

**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO**

**POSGRADO EN CIENCIAS  
BIOLOGICAS**

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**“ESTUDIOS SOBRE LA BIOLOGÍA Y DEMOGRAFIA  
DE *Echinocactus platyacanthus* Link et Otto, EN  
ZAPOTITLAN DE LAS SALINAS, PUEBLA”**

**TESIS**

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE

**DOCTORA EN CIENCIAS (BIOLOGÍA)**

**PRESENTA**

**CECILIA LEONOR JIMÉNEZ SIERRA**

DIRECTOR DE TESIS: Dr. Luis Enrique Eguiarte Fruns

MEXICO, D. F.

ENERO, 2008.



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.

Este trabajo fue dirigido por del Dr. Luis E. Eguiarte Fruns del Laboratorio de Evolución Molecular y Experimental (Departamento de Ecología Evolutiva) del Instituto de Ecología de la Universidad Nacional Autónoma de México y asesorado por la Dra. María del Carmen Mandujano del Laboratorio de Dinámica de Poblaciones y Evolución de Historias de Vida (Departamento de la Biodiversidad) del Instituto de Ecología de la Universidad Nacional Autónoma de México. Constituyó un Proyecto de Investigación del Área de Ecología (Departamento de Biología-CBS) de la Universidad Autónoma Metropolitana – Iztapalapa.

Fue apoyado por los proyectos: L-009 de la CONABIO; CONACyT-SEP-2004-C01-46475-Q; CONACyT-Fondo Sectorial de Investigación para la Educación “Diversificación de angiospermas de México: relojes moleculares, tasas de especiación, biomecánica y espacios ecológicos”; CONACyT-SEMARNAT 0350 y Proyecto PAEP 002333 de la Dirección General de Estudios de Posgrado de la Universidad Nacional Autónoma de México. Durante parte de su desarrollo se contó con la beca para estudios Nacionales de Doctorado de la Dirección General de Asuntos del Personal Académico de la Universidad Nacional Autónoma de México.

## **AGRADECIMIENTOS**

Agradezco el apoyo de mis compañeros, amigos y alumnos sin quienes este trabajo no hubiera podido realizarse. Especialmente estoy en deuda con René Cerritos por su apoyo en el trabajo de campo y de laboratorio; con Marco Aurelio Pérez Hernández por su colaboración en el trabajo de campo; con Roberto Torres Orozco Bermeo por su ayuda en el campo y en la preparación de este manuscrito. También estoy en deuda con Miriam Sotero, César Sosa, María Loraine Matias Palafox, Monserrat Barrios, Rossana Castrejón, Mariana Rojas y Jordan Golubov por el auxilio que me brindaron en distintas fases durante la realización de este trabajo ¡Mil gracias por su apoyo!

Agradezco al Dr. Ricardo Ayala la determinación de los insectos colectados.

Mi agradecimiento especial al Dr. Luis E. Eguiarte por su guía y paciencia en la dirección de este trabajo; a la Dra. Ma. del Carmen Mandujano por su tiempo, apoyo y amistad; a los doctores Juan Núñez Farfán y Francisco Molina por haber participado como miembros de mi Comité Tutoral, así como a los doctores Daniel Piñero Dalmau, Tere Valverde y Alejandro Casas por sus valiosas observaciones y su participación como miembros del jurado.

Con cariño

A mis padres, Juan Francisco José Jiménez de la Torre y María de los Dolores Elsa de Sierra y Manrique de Lara (con todas sus letras), a quienes debo todo lo que soy,

A Roberto, por acompañarme en tiempos buenos y no tan buenos (¡Mil gracias!),

A mis hijos Daniel y Andrés quienes me han contagiado su entusiasmo y alegría por la vida,

A mis hermanos: Maria Elsa, Juan Manuel, Martha Elena, Manuel, Rafael, Carlos y Miguel, con quienes compartí mi infancia y con los que sé que siempre contaré.

## RESUMEN

La "biznaga dulce", *Echinocactus platyacanthus* es una cactácea toneliforme endémica de México que se utiliza como forraje vivo y con la que se elabora el "acitrón". La especie ha sido catalogada como amenazada y vulnerable, así como sujeta a protección especial. Este trabajo presenta los primeros estudios sobre la reproducción, dinámica poblacional y genética de las poblaciones de *E. platyacanthus* en Tehuacán (Puebla), donde se realizaron observaciones en seis poblaciones durante dos años. La reproducción sexual en esta especie es el único medio para dejar descendencia. Las flores son diurnas y los principales polinizadores son himenópteros solitarios. A través del índice de entrecruzamiento de Cruden y de la proporción de polen/óvulo de las flores se determinó que el sistema de apareamiento es xenogámico facultativo. Los experimentos de polinización indican un sistema de cruce mixto, en donde el mayor éxito reproductivo se logra por entrecruzamiento. Aunque la producción de semillas es alta, el establecimiento de las plántulas y sus probabilidades de supervivencia son bajas ( $2 \times 10^{-6}$ ). Las tasas de crecimiento poblacionales ( $\lambda$ ), calculadas a través de las matrices de transición de Leftkovitch, oscilan entre 0.9285 y 1.005. El análisis de respuesta de las tablas de vida indica que la permanencia, especialmente de los adultos, es el proceso que más contribuye a los valores de  $\lambda$  ( $S=0.982$ ); seguido por el crecimiento ( $G=0.017$ ) y la fecundidad ( $F=0.001$ ). Los análisis de electroforesis (12 isoenzimas - 19 alelos), arrojaron valores bajos de variabilidad genética ( $P=23.5$ ) y número de alelos por locus ( $A=1.35$ ) y una heterocigosis observada (0.0169) menor a la esperada (0.0259). El Índice de fijación  $F_i$  indica una escasez de heterocigos (endogamia). El valor medio de variación genética interpoblacional ( $F_{ST}=0.003$ ) y el flujo génico interpoblacional ( $Nm=77.34$ ), indican que las poblaciones estudiadas conforman una sola población panmíctica, por lo que es probable que las poblaciones de *E. platyacanthus* de esta zona, hayan pasado por un cuello de botella reciente (tal vez en el Plioceno) en el cual se redujo su variabilidad genética. Las cabras son actualmente los principales consumidores de estas plantas. Su uso como forraje y para consumo humano es similar en los estados de Puebla, Querétaro e Hidalgo y aunque su demanda comercial es elevada, no se han desarrollado estrategias para su cultivo. La conservación de las poblaciones naturales de la biznaga dulce requiere de la creación de planes de manejo a nivel regional y nacional, que impulsen tanto el aprovechamiento sustentable de este recurso como el uso múltiple de los ecosistemas de las zonas semiáridas de México.

## ABSTRACT

The candy barrel cactus, *Echinocactus platyacanthus* is a plant endemic to Mexico. It is used as live forage and for "acitron" manufacture, a traditional Mexican candy. This plant has been catalogued as endangered, vulnerable and threatened species. This is the first work that shows data about reproduction, population dynamics and population genetics of *E. platyacanthus* in Tehuacán (Puebla), where observations were done in six populations during a two- year study. Sexual reproduction in this species is the only way to leave descendants. Flowers are diurnal and their principal pollination agents are solitary hymenopters. The Cruden's outcrossing index and the pollen/ovule rate suggested that mating system is exogamic facultative. Pollination experiments suggested a mix crossing system; where the better reproductive success is obtained by out crossing. Although seed production is high, seedling recruitment and survival are low ( $2 \times 10^{-6}$ ). Population growth rates ( $\lambda$ ), calculated by Leftkovitch transition matrix, varies between 0.9285 and 1.005. Life table responses analyses showed that permanence, mainly of adults, is the process that most contributes to the  $\lambda$  values ( $S=0.982$ ); followed by growth ( $G=0.017$ ) and fecundity ( $F=0.001$ ). Isozyme electrophoresis (12 allozymes - 19 alleles), resulted in both low genetic variability values ( $P=23.5$ ) and number of alleles per locus ( $A=1.35$ ). Also, observed heterozygosity was lower (0.0169) than the expected (0.0259). Mean fixation index  $F_i$ , indicates a low heterozygosity (high endogamy). The genetic variation among populations ( $F_{ST}=0.003$ ) as well as their genetic flow ( $Nm=77.34$ ), suggest that the studied populations conform a single panmictic population; so it is probable that *E. platyacanthus* populations in the studied area, had passed by a recent bottle neck (Pliocene) which lead to a reduction of its genetic variability. Nowadays, goats are the main consumers of this plant. Their uses as forage and as human food are similar in Puebla, Querétaro and Hidalgo states, but despite its high demand there are not agricultural strategies for this species. Conservation of candy barrel cactus populations requires the development of both regional and national management strategies which could allow a sustainable use of this resource, as well as of the multiple uses of the ecosystems of Mexican semiarid zones.

## ÍNDICE

Introducción.....	1
1. Antecedentes.....	3
1.1. <i>Echinocactus platyacanthus</i> .....	4
1.2. Formas geográficas.....	8
1.3. Importancia económica y estatus de conservación.....	11
1.4. Estudios previos sobre la especie.....	12
1.5. El Valle de Zapotitlán Salinas.....	13
1.6. Objetivos.....	17
2. El hábitat de <i>E. platyacanthus</i> .....	18
2.1. Métodos.....	18
2.2. Resultados.....	22
2.3. Discusión.....	35
3. ¿Están en riesgo las poblaciones de la biznaga dulce ( <i>Echinocactus platyacanthus</i> ) en el desierto de Tehuacán, México? Matriz de proyección poblacional y análisis de respuesta de tablas de vida.....	39
4. Ecología reproductiva y estructura genética de las poblaciones de <i>E. platyacanthus</i> (Cactaceae) en la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán, México.....	55
4.1 Introducción .....	56
4.2 Material y método.....	61
4.3 Resultados.....	70
4.4 Discusión.....	84
5. <i>Echinocactus platyacanthus</i> Link et Otto (Cactaceae): Un recurso tradicional de México sujeto a la extracción y el pastoreo no controlados.....	102
5.1 Introducción .....	104
5.2 Métodos.....	109
5.3 Resultados.....	111
5.4 Discusión.....	118
5.5 Conclusiones.....	121
6. Conclusiones Generales.....	124
7. Bibliografía.....	126



## INTRODUCCIÓN

Este trabajo constituye el primer estudio acerca de la dinámica y genética poblacional de la biznaga dulce, *Echinocactus platyacanthus*. Ésta es una cactácea toneliforme, endémica de México, con importancia ecológica y económica, ya que es relativamente abundante en la zona y se emplea como recurso alimenticio, tanto para los seres humanos como para el ganado. La forma *grandis* de *E. platyacanthus* es endémica del Valle de Tehuacán y está aislada de las otras formas de la especie que habitan al Norte del Eje Neovolcánico. *Echinocactus platyacanthus* ha sido catalogada como especie amenazada (categoría 4) por Hernández y Godínez (1994) y como vulnerable por la IUCN (1990) aunque no se hace mención a ella en el listado reciente (UICN, 2004), y como sujeta a protección especial por el gobierno de México (SEMARNAP, 1994; SEMARNAT, 2002). Sin embargo, la falta de estudios demográficos precisos sobre sus poblaciones hace difícil una evaluación objetiva de su estatus de conservación.

Por las razones anteriores decidimos estudiar algunos aspectos sobre la distribución, demografía, genética y reproducción de las poblaciones que se encuentran dentro del Valle de Tehuacán. Los conocimientos aportados por este trabajo serán de utilidad para el planteamiento de estrategias para la conservación de la especie en el valle de Tehuacán-Cuicatlán, el cual fue decretado Reserva de la Biosfera hace casi 10 años (Diario Oficial de la Federación, 18 de septiembre de 1998).

Este trabajo consta de seis capítulos. En el primero se presenta un panorama de la importancia de las zonas áridas y de las cactáceas en México; se describen las principales características de la especie; su estatus de conservación e importancia; las características del Valle de Zapotitlán Salinas y se establecen los objetivos del estudio. El Capítulo 2 atiende a las características abióticas y bióticas de los sitios donde se desarrolla la especie. El Capítulo 3 presenta el artículo: "Are populations of candy barrel cactus (*Echinocactus platyacanthus*) in the desert of Tehuacán, Mexico at risk?"

Population projection matrix and life table response analysis”, publicado en Biological Conservation (Jiménez-Sierra *et al.* 2007), en el que se evalúa a través del uso de matrices de transición las tasas finitas de crecimiento poblacional  $\lambda$  para seis poblaciones y dos años de observación. En el Capítulo 4 se describen los procesos involucrados en la reproducción sexual y se estima el sistema de apareamiento y de cruce de la especie, así como la estructura genética de sus poblaciones en la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán, a partir del análisis de 12 isoenzimas. En el Capítulo 5 se reseñan las maneras como este recurso se aprovecha para la elaboración del acitrón y como forraje vivo y se ofrece un panorama general de la situación de las poblaciones silvestres y de sus ambientes en la región central de México (Puebla, Hidalgo y Querétaro). Finalmente, se concluye resumiendo los principales hallazgos en torno a la investigación realizada.

## 1. ANTECEDENTES

México es uno de los países con mayor diversidad biológica en el mundo (Mittermeir, 1988; Toledo, 1988; Ramamoorthy *et al.*, 1993; Toledo y Ordóñez, 1998). Se ha sugerido que tan alta diversidad en este país se debe a varios factores que incluyen: a) su posición latitudinal, ya que se ubica en la zona intertropical, en donde generalmente se observa la mayor diversidad de especies; 2) su biogeografía, toda vez que el territorio mexicano se encuentra en la intersección entre los dos reinos o dominios biogeográficos del continente Americano (Neártico y Neotropical) y 3) su complejo relieve y su intrincada historia geológica (Toledo, 1988). La amplia variedad de ambientes en el territorio mexicano ha propiciado el desarrollo de una alta diversidad de comunidades bióticas adaptadas a las condiciones particulares de los mismos. Además, el aislamiento de muchas de estas zonas ha favorecido el desarrollo de numerosos endemismos, tanto de plantas como de animales (Ramamoorthy *et al.*, 1993).

Las zonas áridas y semiáridas tienen una importancia especial en nuestro país; constituyen cerca del 60% de la superficie nacional y en ellas se ha registrado el mayor número de endemismos (Rzedowski, 1962; Toledo, 1988; Ramamoorthy *et al.*, 1993; Hernández, 2006). Tales circunstancias han motivado el desarrollo de investigaciones en estas zonas, así como la elaboración de propuestas tendientes a su conservación.

Las cactáceas constituyen elementos estructurales muy relevantes y notorios en las comunidades vegetales de las zonas áridas y semiáridas. México es el centro más importante de concentración de cactáceas en el mundo, con un total de 48 géneros y 563 especies (Hunt, 1992) y posee un alto índice de endemismo, tanto de géneros (73%) como de especies (78%) (Guzmán *et al.*, 2003).

En las últimas décadas muchas especies de cactáceas han experimentado la reducción de sus poblaciones naturales (Bravo-Hollis, 1978; Sánchez-Mejorada, 1982; Anderson *et al.*, 1994; Oldfield, 1997). Esto se ha debido, principalmente, a la colecta directa de ejemplares en el campo y a pérdida progresiva de los hábitats necesarios para su desarrollo. Se sabe que la extracción y comercialización ilegal de cactáceas es una práctica cotidiana; así por ejemplo, Toledo (1988) estimó que al menos 100 000 ejemplares de cerca de 5.5 millones de cactáceas que se introdujeron a Estados Unidos

en 1979 debieron haber provenidos de los desiertos mexicanos. Por otro lado, se estima que la tasa de pérdida de hábitats naturales en México es del orden de 1.5 millones de hectáreas por año (Toledo, 1988; Maass *et al.*, 2003). Aunado a la colecta y destrucción del hábitat debe tomarse en cuenta la limitada habilidad de las cactáceas para recuperar el tamaño de sus poblaciones después de algún evento de perturbación, debido a su lento crecimiento y sus largos ciclos de vida (Hernández y Godínez, 1994; Martínez-Avalos, 2004; Carrillo Angeles, 2005; Matias-Palafox y Jiménez-Sierra, 2006; Valverde y Zavala-Hurtado, 2006; Jiménez-Sierra *et al.*, 2007).

Dada la situación anterior, la familia completa de las cactáceas ha sido incluida en el Apéndice II de la Convención Internacional sobre el Tráfico de Especies Silvestres y de Flora y Fauna Amenazadas (CITES) (Inskipp y Gillett, 2003). Hernández y Godínez (1994) han enlistado 197 especies de cactáceas en peligro de extinción, lo que representa cerca del 35% de las especies presentes en nuestro país. La NOM-059-ECOL-2001 incluye 285 especies de cactáceas en alguna categoría de riesgo (Semarnat, 2002). Sin embargo, al actualizar esta lista tomando en cuenta la lista base de Guzmán y colaboradores (2003), el número de especies en riesgo se reduce a 239 especies más 16 subespecies (Arias, *et al.*, 2005). La Lista Roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza y los Recursos Naturales (UICN ó IUCN por sus siglas en Inglés) incluye sólo 66 especies en riesgo (IUCN, 2004), mismas que al ser homologadas con la lista base antes citada conforman 59 especies más seis subespecies (Arias *et al.*, 2005). Es interesante observar que sólo 47 taxones (especies y subespecies) son comunes a las listas de la IUCN y la NOM-059-ECOL-2001. Esto se debe a que los criterios y la información para asignar el estado de conservación de las especies difieren entre los organismos evaluadores, lo que aunado a los problemas taxonómicos y de nomenclatura complica los procedimientos para proteger las especies en riesgo.

### 1.1. *Echinocactus platyacanthus*

El género *Echinocactus* (Subfamilia cactoideae; Tribu Cacteeae) se distribuye exclusivamente en la región denominada Megaméxico por Rzedowski (1991), ya que las

seis especies que comprende: *E. grusonii*, *E. platyacanthus*, *E. polycephalus*, *E. parry*, *E. horizonthalonium* y *E. texensis*, se encuentran en México. Aunque algunas de estas especies penetran al suroeste de EUA, las cuatro primeras son endémicas de nuestro país. *E. platyacanthus* es conocida comúnmente como "biznaga dulce", debido a su principal uso para la elaboración de acitrón.

La clasificación del género y la especie ha sido compleja ya que, como ocurre en otras cactáceas, el patrón de espinación de los pocos ejemplares colectados ha sido un carácter importante; estos patrones, sin embargo, cambian con la edad de los individuos, lo que ha ocasionado confusiones y la proliferación de sinonimias.

De acuerdo con Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991) *E. platyacanthus*, presenta tallos de color verde oscuro a glauco, de forma globosa a toneliforme, que pueden alcanzar hasta 2 m de alto y 80 cm de diámetro (Fig. 1.1a). La principal característica de esta especie es su ápice hundido en forma circular o elíptica, con abundante lana amarillenta (Fig. 1.1.b). Sus costillas son gruesas y duras y su número aumenta con la edad llegando a 60 en los individuos más viejos. En los individuos jóvenes las areolas están distantes entre sí de 1 a 3 cm, mientras que en los individuos adultos se unen por medio de un surco (Fig. 1.1.a).

Las espinas son grandes y gruesas, más o menos aplanadas y estriadas transversalmente. Al emerger éstas son amarillentas con tintes rojizos, y con el tiempo se vuelven castañas o negruzcas. El número de espinas por areola varía en función de la edad de los organismos; las plantas jóvenes presentan de ocho a 10 espinas radiales (de 3 a 4 cm de longitud), y cuatro espinas centrales más largas (de 5 a 10 cm de longitud). Los organismos más grandes producen un menor número de espinas por areola.

Cada año los individuos producen numerosas flores, las cuales emergen de entre la lana del ápice. Éstas son diurnas de color amarillo intenso y miden de 5 a 7 cm de diámetro. Su pericarpelo y la región receptacular están indiferenciados. El nectario se encuentra en la periferia del estilo, formando una cavidad de cerca de 1 cm de profundidad. Los estambres son muy numerosos, con filamentos amarillos y anteras de

color amarillo cromo. Su estilo es grueso, de 3 a 3.5 cm de longitud, amarillento y estriado longitudinalmente y el estigma presenta varios lóbulos (Fig. 1.2a).

a)



b)



Figura 1.1. *Echinocactus platyacanthus* en el valle de Zapotitlán (Sitio Cecilia) : a) individuo monopódico donde se observan las costillas y el surco que une a las areolas; b) ápice del tallo donde se observan frutos emergiendo del tejido lanoso.

a)



b)



Figura 1.2. *Echinocactus platyacanthus*: a) ápice con flores; b) Interior de un fruto donde se observan las semillas.

Los frutos son secos, alargados, de 5 a 7 cm de longitud, amarillentos, con muchas escamas escariosas con lana y pelos axilares que cubren la pared del fruto, y conservan adheridos los restos del perianto (Arias *et al.*, 1997). Las semillas son pequeñas y negras, de alrededor de 2.5 mm de longitud (Fig. 1.2b).

## 1.2. FORMAS GEOGRÁFICAS

La distribución geográfica de *E. platyacanthus* está comprendida entre los paralelos 18° y 25° de latitud Norte y los meridianos 97° y 102° de longitud Oeste, siguiendo una distribución SSE-NNW (Trujillo, 1984). Aunque Guzmán y colaboradores (2003) sólo reconocen la especie sin tomar en cuenta variedades, Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991) reconocen tres formas distintas, separadas espacialmente por el Eje Neovolcánico Transversal: la forma *grandis*, que habita en el valle de Tehuacán-Cuicatlán (Puebla y Oaxaca); la forma *visnaga*, que se distribuye en el norte, en los estados de Guanajuato, San Luis Potosí, Zacatecas, Coahuila, Nuevo León y el suroeste de Tamaulipas, ocupando la región del desierto Chihuahuense; y la forma *platyacanthus*, que se encuentra en los valles intermontanos y barrancas profundas de los estados de Hidalgo y Querétaro (Fig. 1.3). En la Tabla 1.1, se resumen las principales características morfológicas de estas formas.



Figura 1.3. Provincia geográfica del Eje Neovolcánico Transversal y distribución de *E. platyacanthus*: ■ forma *visnaga*; ▲ forma *platyacanthus*; \* forma *grandis*.



Como ocurre con otras especies de ambientes desérticos, la distribución geográfica de *Echinocactus platyacanthus* forma *grandis* es irregular, y sólo en algunas áreas se encuentran manchones de alta densidad (> 300 ind/ha). Los límites de la distribución de esta forma mencionados en la bibliografía son: al Noreste hasta Azumbilla, al Noroeste hasta Tecamachalco, al Suroeste hasta Huajuapán de León, Oax., y al Sureste, hasta Santa María Tecomavaca, Oax. (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991; Arias *et al.*, 1997) (Fig. 1.4).

Tabla 1.1. Características de las formas geográficas de *E. platyacanthus* (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991)

CARACTERÍSTICAS		<i>grandis</i>	<i>platyacanthus</i>	<i>viznaga</i>
Localidad tipo		Tehuacán, Puebla.	Estado de México	Concepción del Río, Zacatecas
Distribución		Puebla, Oaxaca	Hidalgo, Querétaro	Guanajuato, S. L. P., Zacatecas, Coahuila, Nuevo León, Tamaulipas
Color del tallo		Verde oscuro	Verde claro	Glaucos
Espinas	Color	Negruzcas	Amarillas-negruzcas	Amarillas-rojizas
	Espinas centrales	5-6 (3-4 cm long)	4 (12-16mm long)	
	Espinas radiales	1(4-5 cm long)	3-4 (6-8 cm longitud, ligeramente curvas)	4 (6-10 cm longitud, rectas)
Flor	Diámetro	4-5 cm	3-4 cm	7-8 cm
	Color	Amarillo	Amarillo	Amarillo
	Segmentos del perianto	Oblongos, apiculados	Lanceolados	Aserrados
	Lóbulos del estilo	8-12	10	12 – 20
Sinonimias		<i>Echinocactus grandis</i>	<i>E. platyacanthus</i> , <i>E. karwinskii</i> , <i>E. ingens</i>	<i>E. viznaga</i> , <i>E. saltillensis</i> , <i>E. ingens subinermis</i> , <i>E. ingens viznaga</i> , <i>E. Palmeri</i>

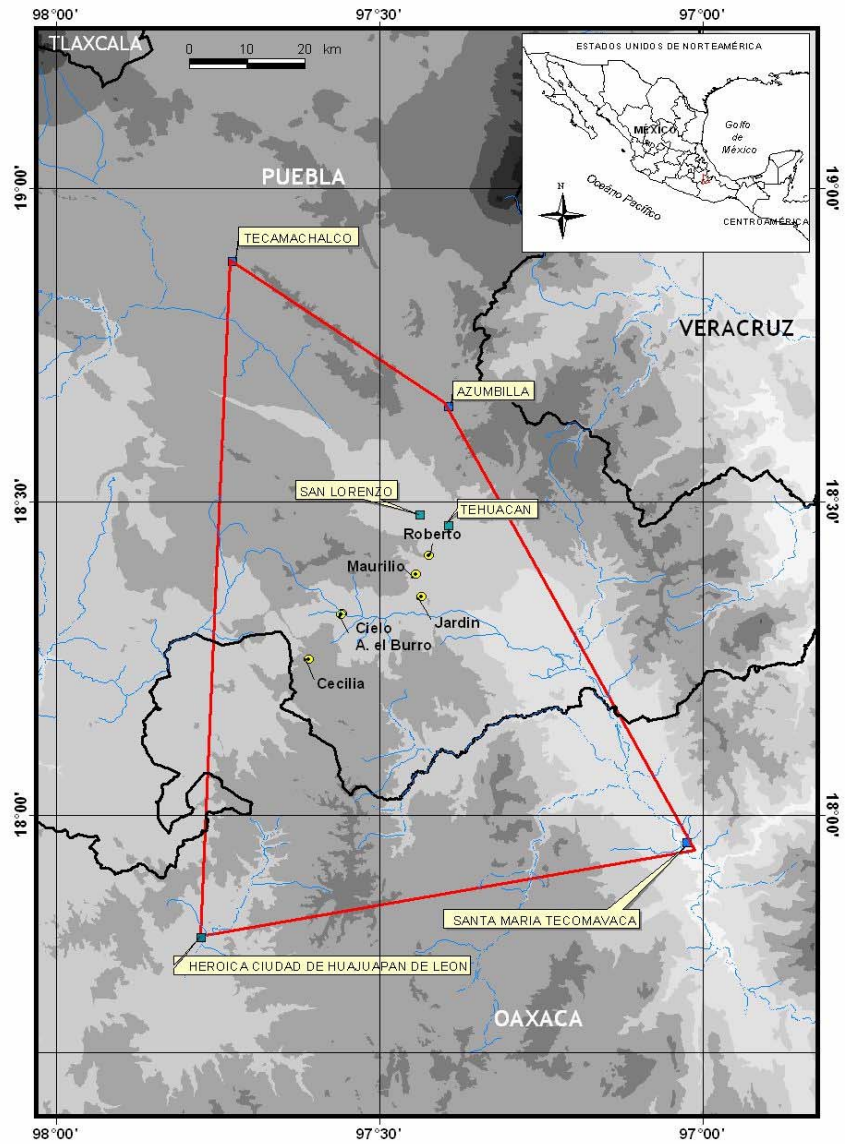


Figura 1.4. Polígono de distribución de *Echinocactus platyacanthus* forma *grandis*, en el Estado de Puebla y Oaxaca. Se señalan las poblaciones de *E. platyacanthus* consideradas en estudio.

En 1980, Meyrán citó cuatro localidades importantes en donde habitaba la forma *grandis* de *E. platyacanthus*, todas éstas ubicadas en áreas de la periferia de Tehuacán que en la actualidad se observan fuertemente alteradas por las actividades humanas. De dichas localidades, San Lorenzo y El Riego, presentan actualmente muy bajas densidades de la planta; otra localidad entonces importante, ubicada a 8 km al Suroeste de Tehuacán, está actualmente convertida en un tiradero de basura y la zona Noreste de Santiago Acatepec es hoy aprovechada para fines agrícolas y sólo persisten en ésta algunos manchones de vegetación natural (obs. pers.).

### 1.3. IMPORTANCIA ECONOMICA Y ESTATUS DE CONSERVACION

*Echinocactus platyacanthus* es una especie económicamente importante en las zonas semiáridas de México, ya que es utilizada para la alimentación humana y animal, además de como planta ornamental (Trujillo, 1984). Indudablemente, su mayor importancia radica en que es la base para la elaboración del "acitrón", un dulce tradicional mexicano que se prepara con el tallo de esta biznaga en diversos pueblos del norte y centro del país (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991; ver Capítulo 5). Los frutos maduros de la planta son consumidos por el ganado caprino. Los pastores de la región también suelen comer los frutos, al igual que las semillas (obs. pers.). Del Castillo y Trujillo (1991) señalan que hasta hace poco tiempo el indumento apical de *E. platyacanthus* era usado como relleno de cojines y para la elaboración de tejidos y comentan que su importancia como recurso aumenta en función de la aridez de la tierra y la dificultad para cultivarla. También se le aprovecha como alimento para el ganado caprino y asnar cuando el follaje de los arbustos es escaso, uso que ocasiona daños tanto a nivel individual como poblacional (ver Capítulo 5).

En México, el uso indiscriminado de la flora y fauna silvestres junto con la introducción de especies exóticas y la destrucción de los ambientes naturales para su aprovechamiento con diversos fines ha puesto en peligro a numerosas especies. Por mucho tiempo, el estado de conservación de las especies fue asignado por especialistas de manera un tanto subjetiva, a partir de sus conocimientos acerca de la

distribución y abundancia de las poblaciones silvestres. No fue sino hasta 1994 cuando en México aparece el “Método para la Evaluación del Riesgo de las Especies” conocido por sus siglas como MER (SEMARNAT, 1994), mediante el cual es posible asignar a las poblaciones silvestres cierta categoría o estatus de conservación y cuyo uso ha sido incorporado recientemente en la legislación ambiental. En la práctica, sin embargo, el empleo del MER resulta complejo, pues para aplicarlo se requiere de datos precisos acerca de la distribución, biología y demografía de las poblaciones que se pretende evaluar, los cuales muchas veces son parciales o simplemente desconocen.

En cuanto se refiere al estatus de conservación de *Echinocactus platyacanthus*, existen varias propuestas. Hernández y Godínez (1994), con base en el listado nomenclatural de Hunt (1992), propusieron considerar a *E. platyacanthus* como una especie amenazada, asignándole la categoría 4, que corresponde a las especies que tienen áreas de distribución relativamente extensas, que llegan a ocupar porciones de varios estados de la República, pero cuyos individuos frecuentemente se presentan en densidades evidentemente bajas (aunque no se determina su número). En esta categoría se encuentran especies cuyos individuos son conspicuos, relativamente fáciles de detectar, y cuyas densidades poblacionales se han reducido debido a factores antropogénicos. Por su parte, la IUCN consideraba en 2001 a la especie como vulnerable (VU), aunque en el último listado ya no se le menciona (IUCN, 2004; Arias *et al.*, 2005). La Norma Oficial Mexicana NOM-0590-ECOL-1994; 2001) la refiere como una especie sujeta a protección especial (Pr), lo que implica que su aprovechamiento debe limitarse por el hecho de tener poblaciones reducidas o una distribución geográfica restringida. Finalmente, Del Castillo y Trujillo (1991), han señalado que es necesario proteger el hábitat en donde se desarrolla *E. platyacanthus*, así como elaborar programas para su propagación artificial, con el fin de evitar su extinción.

#### 1.4. ESTUDIOS PREVIOS SOBRE LA ESPECIE

Son muy pocos los trabajos que han abordado algunos aspectos de la ecología de *E. platyacanthus*. Trujillo (1982) y Del Castillo y Trujillo (1991) estudiaron las poblaciones de *E. platyacanthus* del estado de San Luis Potosí, encontrando que éstas se presentan

en climas secos en donde se desarrollan comunidades vegetales xerófilas (matorrales rosetófilo, submontano y microfilo), en altitudes que van de los 1,180 a 2,350 msnm, pendientes superiores a 20°, sustratos calizos y suelos alcalinos y poco profundos (litosoles). Estos mismos autores postularon que las características edafológicas son determinantes de los patrones de distribución de esta especie, tanto en escala geográfica (macrodistribución) como ecológica (microdistribución) y comprobaron esta relación a partir de experimentos de germinación en el laboratorio (Del Castillo, 1996; Del Castillo y Trujillo, 1997).

### 1.5. EL VALLE DE ZAPOTITLÁN SALINAS

El Valle de Zapotitlán Salinas es parte del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, localizado en la región sudeste del Estado de Puebla y noreste del Estado de Oaxaca, entre los 17° 39' y 18° 53' de latitud norte y 96° 55' y 97° 44' de longitud oeste (Villaseñor *et al.*, 1990) (Fig. 1.4). Tiene una orientación general nor-noroeste - sur-sureste y una extensión aproximada de 170 km de largo por 40 de ancho. Está limitado al noreste por la Sierra Madre Oriental, que en esta zona se denomina Sierra de Zongolica y limita los estados de Veracruz y Oaxaca; al norte por el Cerro Tlacotepec y el labio sur de la Mesa Central, al suroeste por la Sierra de Zapotitlán y al sur por la Sierra de Juárez (Zavala, 1980). Esta región abarca los valles de Cuicatlán, Huajuapán, Tehuacán, Tepelmeme y Zapotitlán, los cuales están delimitados por una serie de serranías que, en conjunto, se conocen como Sierra Mixteca. Estos valles forman parte de la Cuenca del Río Papaloapan y, en menor proporción, de la Cuenca del Río Balsas. La altitud promedio de esta zona es de 1,500 msnm, aunque debido a lo accidentado del relieve la altitud varía entre los 545 y 2,458 m (Villaseñor *et al.*, 1990).

Desde el punto de vista geológico el Valle de Tehuacán-Cuicatlán pertenece a la provincia geológica de Tlaxiaco; presenta afloramientos de diversa naturaleza y edad en un complejo mosaico de características singulares (López, 1981). El terreno en general corresponde al Terciario Inferior y las rocas sedimentarias corresponden a calizas y evaporitas del Cretácico Inferior y Medio. En los límites con Oaxaca existen depósitos continentales del Cenozoico con afloramientos rojizos. Cerca de Zapotitlán Salinas

afloran depósitos fosilíferos del Cretácico Medio y que en sus partes bajas están en contacto con el Cretácico Inferior (Brunet, 1967 en Zavala, 1980).

El clima seco del Valle de Tehuacán-Cuicatlán está determinado en gran parte por la Sierra de Zongolica, que detiene los vientos húmedos provenientes del Golfo de México al formar con sus crestas de hasta 2,600 msnm una sombra de lluvias sobre el Valle. Aunque parte de esta humedad atraviesa dicha Sierra, la precipitación en los valles es escasa, sobre todo en los alrededores de Tehuacán y de la Sierra de Zapotitlán. El clima de la región de Zapotitlán es semiárido, con lluvias irregulares que suelen acumularse en ciertas épocas durante el verano y producen el desbordamiento de ríos, lo cual, aunado al accidentado relieve, determina que el Valle esté sujeto a una intensa erosión natural. El clima corresponde, de acuerdo con la clasificación de Köppen (modificada por García 1973), a un BSohw"(w)(e) g (Zavala, 1980), es decir, un clima de tipo semiárido, con temperatura alta, régimen de lluvias de verano con canícula y con poca a extrema oscilación de temperatura (Villaseñor *et al.*, 1990).

Dentro del Valle de Tehuacán-Cuicatlán se encuentran suelos de tipo cambisol cálcico, los cuales han sufrido cambios en color, estructura y consistencia debido a intemperismo *in situ*. También se encuentran xerosoles cálcicos, que son suelos propios de zonas áridas y semiáridas, además de litosoles, que son suelos con 10 cm o menos de espesor, dispuestos sobre tepetate (Zavala, 1980).

En la región de Tehuacán-Cuicatlán existen diversos tipos de vegetación, que van desde el bosque tropical caducifolio, bosque espinoso, bosque de encinos y pastizal al matorral xerófilo (Fig. 1.5). Este último se encuentra ampliamente distribuido y presenta gran variación dependiendo de los elementos fisonómicos dominantes; entre los más evidentes están las tetecheras de *Neobuxbaumia tetetzo* (F.A.C. Weber) Backeb., los izotales de *Yucca periculosa* Baker, los cardonales de *Cephalocereus columna-trajani* (Karw.), los quiotillales de *Escontria chiotilla* (F.A.C. Weber ex K.Schum.) Rose y diversos tipos de matorrales espinosos, inermes o parvifolios-esclerófilos. Bordeando los ríos y algunos arroyos intermitentes se encuentran también bosques de galería (Villaseñor *et al.*, 1990).

Por su diversidad, complejidad geográfica y gran cantidad de endemismos, la zona ha llamado la atención de un gran número de botánicos. Entre algunos de los primeros trabajos realizados en la zona se encuentran los de Miranda (1947; 1948) y de Smith (1965) y, más recientemente, los de Ledezma (1979), Cruz-Cisneros y Rzedowski (1980), Jaramillo y González Medrano (1983), Dávila (1983), Zavala (1980; 1982), Dávila *et al.*, 1993, 1995 y 2002), Osorio *et al.*, 1996), Montaña y Valiente-Banuet (1998) y Méndez-Larios *et al.*, 2005), entre otros.

Se ha propuesto que la elevada diversidad y el alto número de endemismos de la región de Tehuacán-Cuicatlán se deben a su posición fitogeográfica entre los reinos Neártico y Neotropical, a su accidentado relieve y a su diversidad de condiciones climáticas (Dávila *et al.*, 1995). Cerca del 9.1% de las 1910 especies de plantas vasculares identificadas en la zona son especies endémicas de la Reserva (Méndez-Larios *et al.*, 2005). Este porcentaje de endemismos es muy superior al que se observa en otras zonas áridas y aunque su causa es aún desconocida se ha propuesto que podría deberse, principalmente, al fuerte aislamiento y estabilidad al que la zona ha estado sujeta, tal vez desde la aparición, en el Plioceno, del Eje Neovolcánico Transversal (Rzedowski, 1978), hace 5.2 a 1.6 millones de años (Demant, 1978; Demant *et al.*, 1976; Demant y Robin, 1975).

La importancia de la familia Cactaceae en la flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán se evidencia al observar que esta ocupa el cuarto lugar en cuanto al número de géneros (21), pues sólo es superada por las familias Compositae, con 82 géneros; Gramineae, con 51 y Leguminosae, con 48. Aunque aún no se cuenta con una lista completa de las especies endémicas del Valle, de las 34 especies reconocidas como tales hasta la fecha, 15 pertenecen a la familia Cactaceae (Dávila, *et al.*, 1995).

Debido a su alta diversidad biológica, la región de Mesoamérica, que incluye a México, Guatemala, Honduras, Costa Rica y Panamá es considerada por la International Union for the Conservation of Nature (IUCN, 1990) como una de las 12 regiones mundiales prioritarias para la investigación y protección ecológica. Por la misma razón pero a nivel nacional, el Valle de Tehuacán-Cuicatlán se cuenta entre las siete regiones más importantes de México (Dávila *et al.*, 1995; Méndez-Larios *et al.*, 2005).

La necesidad de proteger esta zona y su biodiversidad se reconoció oficialmente al decretar, en mayo de 1997 y septiembre de 1998 (Diario Oficial de la Federación, 28 de mayo, 1997 y 18 septiembre, 1998) la creación de la Reserva de la Biosfera de Tehuacán-Cuicatlán con una superficie de casi 500,000 ha. Además se ha creado un plan de manejo y se han realizado estudios para determinar las zonas núcleo, tomando en cuenta la diversidad de especies y el sitio donde se encuentra el mayor número de endemismos (Méndez-Larios *et al.*, 2005).



Figura 1.5. Vista del Valle de Zapotiltán Salinas desde la región Norte, donde se observan ejemplares de *E. platyacanthus* “biznaga” y de la cactácea columnar *Neobuxbaumia macrocephala*.



## 1.6. OBJETIVOS

### OBJETIVO GENERAL

Determinar las características demográficas, reproductivas y genéticas de las poblaciones de *Echinocactus platyacanthus* del Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, y emplear dicha información para el diseño de estrategias adecuadas para su manejo y conservación.

### OBJETIVOS ESPECIFICOS

1. Evaluar la dinámica de las poblaciones de *E. platyacanthus* mediante el análisis matricial y explorar a través de las matrices de elasticidad y del análisis de experimentos de tablas de vida, la importancia relativa de los organismos de diferentes categorías de tamaño, así como de los procesos demográficos (permanencia, crecimiento y reproducción) sobre los valores de las tasas finitas de crecimiento ( $\lambda$ ) de las poblaciones.
2. Documentar algunas características de la reproducción de *E. platyacanthus*: fenología reproductiva, morfometría floral, sistema de apareamiento y de cruza, esfuerzo reproductivo y tasa de germinación de las semillas en condiciones de laboratorio.
3. Examinar la diversidad y la estructura genéticas de las poblaciones de *E. platyacanthus* mediante el uso de isoenzimas y calcular: a) la proporción de loci polimórficos y el número promedio de alelos por locus; b) la heterocigosidad observada y esperada; c) el índice de fijación ( $F$ ); d) la tasa de polinización cruzada ( $t$ ); e) los estadísticos  $F$  de Wright y, f) la distancia genética entre las poblaciones estudiadas.
4. Documentar a través de entrevistas informales el uso de *E. platyacanthus* como recurso en la zona de estudio y en la zona centro de su distribución en el país.
5. Elaborar, a partir de la información generada, una propuesta para el manejo y conservación de la especie a nivel regional y nacional.

## 2. EL HÁBITAT DE *Echinocactus platyacanthus*

### INTRODUCCION

La ecología se ocupa del estudio de la abundancia y diversidad de los organismos (Krebs, 1978), la cual está determinada por las características del ambiente que incluye tanto factores bióticos como abióticos. Entre los factores bióticos se encuentran tanto las relaciones de los organismos con otros de su misma especie (relaciones intraespecíficas) como aquellas con organismos de especies distintas (relaciones interespecíficas). El ambiente abiótico incluye el medio físico donde se encuentran los organismos, es decir su ubicación geográfica (la cual está determinada por factores históricos y geográficos) y las características físicas del ambiente, como el tipo de relieve, pendiente, características del suelo, cantidad de nutrimentos y clima. En este capítulo, como un primer acercamiento al estudio de la ecología de *Echinocactus platyacanthus*, forma *grandis*, del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, se ofrece una descripción de las características físicas y bióticas (comunidades) del ambiente en donde habitan sus poblaciones.

### 2.1. MÉTODOS

#### a) DISTRIBUCIÓN DE *Echinocactus platyacanthus* EN EL VALLE DE ZAPOTITLÁN.

A partir del análisis de la literatura y de varios recorridos de exploración efectuados en el área, se reconocieron dentro del Valle de Zapotitlán Salinas 14 localidades en donde la densidad de *E. platyacanthus* es elevada. Estas zonas fueron ubicadas con la ayuda de un geoposicionador (Ensing GPS Trimble Navigation) y señaladas en una carta topográfica (Escala 1:50,000; INEGI: Tehuacán E14B75). En cada sitio se registró: a) pedregosidad (%); b) topografía (pendiente, %); c) tipo de vegetación, y d) estado de conservación de la comunidad; esto último asignando a partir de la observación directa un valor de 1 a 4, en donde el 1 corresponde a las zonas con poca alteración, es decir, con evidencias escasas de pastoreo; 2 y 3 a las zonas con evidencia de pastoreo moderado e intenso, respectivamente, y 4 a las zonas intensamente perturbadas, con muy poca cobertura vegetal y evidencias de erosión del suelo.

## b) SELECCIÓN DE LOS SITIOS DE ESTUDIO

De los 14 sitios mencionados, se eligieron los seis más accesibles: Roberto, Maurilio, Jardín, Cecilia, Cielo y Agua el Burro (Fig. 1.4), para efectuar un análisis más detallado acerca de las características abióticas y bióticas del ambiente.

En cada uno de estos sitios se delimitó de modo permanente una parcela de 50 m por lado, en la cual se realizaron los estudios de demografía, dinámica poblacional (Capítulo 3), biología reproductiva y de genética de las poblaciones de *E. platyacanthus* (Capítulo 4).

## c) TIPOS DE SUELO

En cada sitio seleccionado se determinaron, mediante observación directa, las características físicas del suelo. Posteriormente, en distintos puntos de cada parcela se tomaron muestras de suelo, las cuales se mezclaron y tamizaron a fin de obtener una muestra combinada de cada sitio. Estas muestras se analizaron en el Laboratorio de Análisis de Suelo del Instituto de Ecología de la UNAM a efecto de determinar los factores siguientes: a) porcentaje de materia orgánica, mediante la técnica de oxidación húmeda de Walkley (1946); b) nitrógeno total, con el procedimiento de Kjeldhal, adaptado para análisis automatizados (Technicon Industrial Systems, 1977); c) fósforo asimilable, extraído con una solución de Mehlich 2 (0.2N ácido acético, 0.5N,  $\text{NH}_4\text{F}$ , 0.2N  $\text{NH}_4\text{Cl}$  y 0.1N HCl) y determinado por colorimetría en un autoanalizador IIAA (Technicon Industrial Systems, 1977); d) cationes, que fueron extraídos con acetato de amonio 1N a pH 7 y medidos con un espectrómetro de absorción atómica modelo 2380 (Perkin Elmer, 1976); e) color, utilizando las tablas de Munsell (1975); f) textura, con un hidrómetro de Bouyoucos (1963) y g) pH, con un potenciómetro Corning en una relación 1:2.5 en agua (Bates, 1959).

## d) CARACTERÍSTICAS DE LA COMUNIDAD VEGETAL

A fin de conocer las características de las comunidades vegetales que acompañan a *E. platyacanthus*, en cada sitio se delimitó un área 200 m<sup>2</sup> (50 x 4 m), que fue subdividida en 20 subcuadrantes de 5 x 2 m (10 m<sup>2</sup>), dentro de la cual se registraron todos

los individuos de las especies perennes. Como puede observarse en la Figura 2.1, esta área resultó ser adecuada, pues alrededor del catorceavo subcuadrante muestreado la aparición de nuevas especies alcanza una asíntota. Otros investigadores han utilizado áreas similares para caracterizar la composición de las comunidades en estos ambientes; Zavala (1982) por ejemplo, utilizó cuadrantes de 250 m<sup>2</sup>.

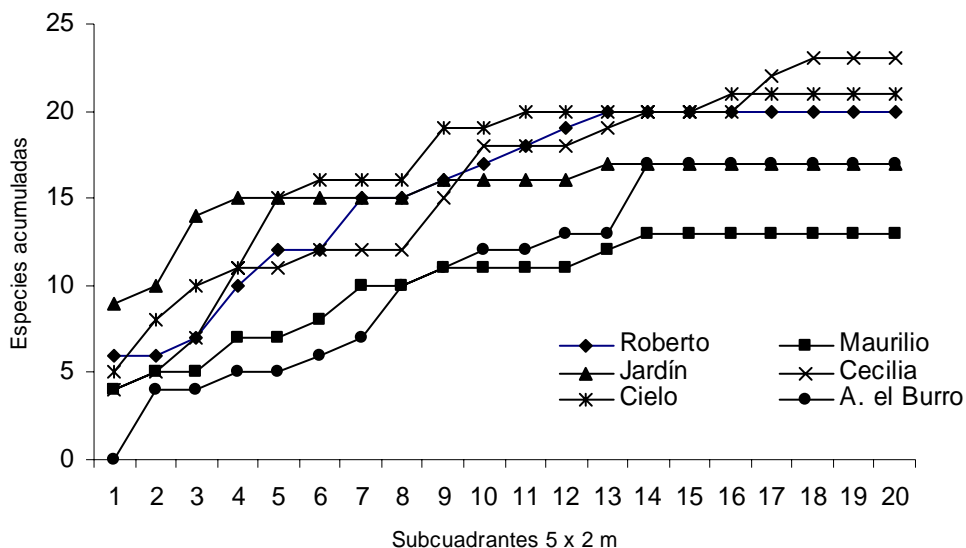


Figura 2.1. Curvas acumulativas del número de especies en función del número de subcuadrantes de (10 m<sup>2</sup>) analizados en los distintos sitios de estudio.

De cada planta encontrada en los subcuadrantes se determinaron los siguientes parámetros: altura total, diámetro mayor (DM), diámetro transversal o menor (dm), forma de crecimiento y estado fenológico (presencia de hojas, flores y frutos). A partir de estos datos se determinaron los siguientes parámetros por especie: densidad, densidad relativa, dominancia, dominancia relativa, frecuencia, frecuencia relativa, valor de importancia por sitio y diversidad (ver Tabla 2.1).

Tabla 2.1. Ecuaciones utilizadas para evaluar diversos parámetros de las comunidades asociadas a *E. patyacanthus* (Krebs, 1978; Cox, 1981; Brower y Zar, 1979)

Parámetro	Ecuación		Unidades
Densidad	= $\frac{\text{núm. individuos sp } i}{\text{área muestreada}}$		Ind/m <sup>2</sup>
Densidad relativa	= $\frac{\text{densidad de sp } i}{\Sigma \text{ densidad de todas las especies}}$	*100	%
Dominancia	= $\frac{\text{cobertura (C)* de la especie } i}{\text{área muestreada}}$	*100	%
Dominancia relativa	= $\frac{\text{dominancia de la especie } i}{\Sigma \text{ dominancia de todas las especies}}$	*100	%
Frecuencia	= $\frac{\text{núm. cuadrantes donde esta presente la sp } i}{\text{núm. total de cuadrantes}}$		Número
Frecuencia relativa	= $\frac{\text{Frecuencia de la sp } i}{\Sigma \text{ frecuencia de todas las especies}}$	*100	%
Valor de importancia	= Densidad relativa + Dominancia relativa + Frecuencia relativa		
Índice de diversidad ( $H_s$ )	= $-\Sigma p_i \ln p_i$		

\*La cobertura  $C = ((\text{diámetro mayor} + \text{diámetro menor})/4)^2 \cdot \pi$

#### e) SIMILITUD ENTRE LAS COMUNIDADES

Para comparar la similitud florística de las seis comunidades analizadas se utilizó el Índice de Jaccard ( $C_j$ ), expresado como porcentaje (Brower y Zar, 1979):

$$C_j = i / [(a+b) - i] * 100,$$

en donde  $a$  y  $b$  son el número de especies en las comunidades 1 y 2, y  $i$  es el número de especies presentes en ambas comunidades. Este índice va de 0, cuando no hay especies en común entre las comunidades, hasta 1, cuando todas las especies se encuentran en ambas comunidades.

Para comparar composición específica de dos comunidades también puede emplearse el índice de diversidad  $\beta$  (Wilson y Schmida, 1984), el cual proporciona una medida del recambio de especies tomando en cuenta las especies que aparecen o desaparecen en el par de comunidades que se comparan. De esta forma,  $\beta = (a+b) / 2\alpha$ ; en donde  $a$  es el número de especies de la comunidad A que aparecen también en la comunidad B;  $b$  es el número de especies de la comunidad A que no están en B; y  $\alpha$  es el número promedio de especies en las dos comunidades. Este índice varía entre 0 y 1, y mientras mas grande sea el valor obtenido, mayor es la diferencia entre las comunidades comparadas (Magurran, 1989).

A partir de estas diversidades  $\beta$  parciales ( $\beta_i$ ), se calculó una diversidad beta total,  $\beta_\tau$ , de la siguiente manera:  $\beta_\tau = 1/n * \sum \beta_i$ ; donde  $n$  = número de combinaciones obtenidas para el cálculo de la diversidad  $\beta_\tau$  (Magurran, 1989).

## 2.2. RESULTADOS

### a) DISTRIBUCIÓN DE *Echinocactus platyacanthus*, EN EL VALLE DE ZAPOTITLÁN

En la región de Zapotitlán se reconocieron y ubicaron 14 localidades en donde *E. platyacanthus* es abundante (Densidad > 250 ind/ha; Tabla 2.2). El área de distribución de *E. platyacanthus* está comprendida entre los 18° 16' y 18° 25' de latitud norte y 97°25' y 99° 38' de longitud oeste; sin embargo, esta distribución no es continua, ya que existen mosaicos de vegetación en donde está presente, intercalados con otros donde esta ausente o se presenta en muy bajas densidades.

Las características generales de estos 14 sitios se resumen en la Tabla 2.2. En seis de estas localidades posteriormente se calculó el Índice de Perturbación (Disturbance Index, (ID) propuesto por Peters y Martorell (2000) y Martorell y Peters (2005) (ver Capítulos 3 y 5).

*E. platyacanthus* habita en altitudes que van entre los 1,500 y 1,900 msnm, con un promedio cercano a los 1,700 msnm, en pendientes de 8° a 35° (promedio = 20°) y sobre suelos de origen cálcico (ver más adelante). Se le encuentra en laderas con diferentes orientaciones, aunque en siete de los 14 sitios predomina la orientación Norte.

Los tipos de vegetación en donde se desarrolla *E. platyacanthus* también varían. De los 14 sitios de alta densidad identificados, ocho corresponden a matorral espinoso, tres a tetecheras de *Neobuxbaumia* sp., uno a cardonal de *Cephalocereus columna-trajani* (*sensu* Zavala, 1982) y otro a una mezcla de matorral y selva baja espinosa.

El grado de perturbación encontrado en los sitios es variable, pero más bien alto. Sólo dos sitios están bien conservados, otros dos sugieren una perturbación moderada, seis presentan pastoreo intenso y en cuatro sitios la perturbación es muy alta, con signos de erosión del terreno (ver Capítulo 5).

Tabla 2.2. Características y ubicación de 14 sitios de *E. platyacanthus* en el Valle de Zapotitlán de las Salinas.

SITIO	LATITUD	LONGITUD	ALTITUD (msnm)	PENDIENTE	ORIENTACION	TIPO DE VEGETACION	PERTUR- BACION *
1 Roberto	18°25'	97°25'	1720	15°	SE	Matorral espinoso	3
2 Maurilio	18°23'	97°27'	1640	35°	O	Tetechera	4
3 Jardín	18°21'	97°26'	1700	28°	NO	Cardonal	1
4	18°20'	97°27'	1650	28°	E	Cardonal	1
5 Cecilia	18°15'	97°37'	1600	10°	NO	Tetechera	2
6	18°13'	99°38'	1900	15°	NO	Matorral- selva baja espinosa	3
7	18°22'	97°26'	1500	25°	NO	Matorral espinoso	2
8	18°17'	97°30'	1670	20°	NE	Matorral espinoso	3
9 Cielo	18°19'	97°33'	1770	15°	NE	Matorral espinoso	3
10	18°19'	97°34'	1650	21°	SO	Matorral espinoso	3
11	18°22'	97°36'	1770	10°	SE	Matorral espinoso	4
12	18°21'	97°38'	1760	25°	SE	Matorral espinoso	4
13	18°20'	97°38'	1780	15°	E	Matorral espinoso	4
14 A. el Burro	18°19'	97°36'	1710	25°	NO	Tetechera	3

\*Categorías de perturbación: 1) bien conservado; 2) pastoreo moderado; 3) pastoreo intenso; 4) escasa vegetación y evidencias de erosión.

## b) SELECCIÓN DE LOS SITIOS DE ESTUDIO

Se eligieron seis sitios para realizar los estudios de las características físicas y bióticas del ambiente, así como los estudios de dinámica poblacional, biología reproductiva y diversidad genética de las poblaciones. Estos sitios fueron elegidos tratando de englobar la diversidad de ambientes y la distribución total de la población de *E. platyacanthus* dentro del Valle de Tehuacán. Las principales características de estos sitios se muestran en la Tabla 2.3.

Tabla 2.3. Localización y características de los sitios de estudio de *E. platyacanthus* en el Valle de Zapotitlán de las Salinas, Oaxaca.

Sitio	Ubicación	Latitud (N)	Longitud (W)	Altitud (msnm)	Orientación	Pendiente (%)	Perturbación
Roberto	km 11 <sup>a</sup>	18°24.89	97°25.41	1720	SSE	24	3
Maurilio	km 17 <sup>a</sup>	18°23.06	97°26.64	1640	O	58	4
Jardín	km 22 <sup>a</sup>	18°20.908	97°26.115	1700	NO	55	1
Cecilia	km 38 <sup>ab</sup>	18°14.93	97°36.61	1600	ENE	18.5	2
Cielo	km 6.5 <sup>b</sup>	18°19'17.6	97°33'30.1	1770	E	21	3
Agua el Burro	km 8 <sup>b</sup>	18°19.19	97°33.55	1650	SE	14	3

<sup>a</sup> Carretera libre Tehuacán-Oaxaca; <sup>b</sup> Camino a Santa Ana

Los sitios más lejanos entre sí (Roberto y Cecilia), distan más de 26.96 km mientras que los más cercanos (Cielo y Agua el Burro) tan sólo 2.1 km (Tabla 4.10).

El sitio Jardín es aparentemente el mejor conservado, el sitio Cecilia presenta poca evidencia de pastoreo; mientras que los sitios Roberto, Cielo y Agua el Burro presentan un intenso pastoreo. Por último, el sitio Maurilio es el más perturbado, con escasa vegetación en el estrato bajo y clara evidencia de erosión del suelo.

## c) TIPOS DE SUELO

Las características edafológicas de los sitios estudiados se muestran en la Tabla 2.4. En general, se trata de suelos someros de origen calcáreo, ligeramente básicos, con una profundidad menor a 40 cm, muy pedregosos y fácilmente erosionables.



Tabla 2.4. Características edafológicas de los sitios de estudio.

Parámetro	Roberto	Maurilio	Jardín	Cecilia	Cielo	Agua el Burro
pH	7.7	8.1	8.3	8.7	7.9	8.4
Nitrógeno total (%)	0.024	0.051	0.015	0.012	0.115	0.004
Fósforo asimilable (ppm)	840	790	670	780	750	700
M.O (%)	4.05	7.62	5.68	1.78	15.4	0.81
Color seco	2.5 Y 7/2	2.5 Y 5/2	2.5 Y 6/2	2.5 Y 6/2	2.5 Y 4/2	2.5 Y 7/2
Color húmedo	2.5 Y 6/3	5 Y 4/2	5 Y 4/3	2.5 Y 4/3	2.5 Y 2.5/1	2.5 Y 5/3
Ca (meq/100g)	18.75	16.93	10.82	10.62	23.4	11.82
K (meq/100g)	0.59	1	0.72	0.34	0.97	0.91
Mg (meq/100g)	3.01	1.77	1.77	1.66	1.56	2.19
Textura	Limosa	Arcillosa	Arcillo-arenosa	Arcillosa	Limo-arcillosa	Franca
% Arcilla	18	50	38	46	34	28
% Limo	62	36	16	32	28	24
% Arena	20	14	26	22	38	48

El contenido de nitrógeno total fue generalmente bajo (media = 0.037%), aunque el sitio Cielo posee 100 veces más nitrógeno que el promedio, mientras que el sitio Agua el Burro es el más pobre, con tan solo 0.004%. En lo que se refiere al fósforo asimilable, éste presentó poca variación entre los sitios; el contenido más bajo fue de 0.067 ppm en Jardín y el más alto es de 0.084 en el sitio Roberto.

El contenido de materia orgánica oscila entre 0.81% y 15.4%. El sitio Agua de Burro, presenta 0.81% y el sitio Cecilia, 1.78%, y ambos pueden considerarse como pobres en materia orgánica. Los sitios Maurilio, Roberto, Jardín (con 4.05, 7.62 y 5.68% respectivamente) son ricos, mientras que el sitio Cielo puede considerarse como extremadamente rico en materia orgánica (>10%). Los colores del suelo son en general claros, a excepción del sitio Cielo que es un poco más oscuro, lo que concuerda también con su alto contenido de materia orgánica y nitrógeno. Esto puede deberse a que aquí existen árboles y arbustos más altos que en los otros sitios y a que el suelo se encuentra contenido en oquedades formadas entre el estrato rocoso. Las texturas de estos suelos son diversas, aunque predominan las arcillosas.

En lo que se refiere a los cationes intercambiables, todos los suelos presentaron un alto contenido de calcio (>10meq/100g) que osciló entre 10.62 (Cecilia) y 23.4

meq/100g (Cielo). Esto obedece a la naturaleza calcárea de la roca madre. Con relación al potasio, los valores fluctuaron entre 0.34 y 1 meq/100g, que corresponden a suelos con contenidos medios a altos de este nutrimento ( $>0.6$  meq/100g). El contenido promedio de magnesio, varió entre 1.56 y 3.01 meq/100g. El sitio Cielo tuvo el más alto contenido de nitrógeno total, de materia orgánica y de calcio, mientras que el sitio Agua el Burro puede considerarse el más pobre, tanto por su contenido de nitrógeno como de materia orgánica.

#### d) CARACTERÍSTICAS DE LAS COMUNIDADES VEGETALES

En la Tabla 2.5 se presenta la lista de las plantas perennes presentes en cada sitio. En total se registraron 49 especies de plantas, pertenecientes a 14 familias.

Las familias con mayor número de especies fueron las cactáceas y las leguminosas, con 15 y 12 especies, respectivamente. Le siguieron las agaváceas y euforbiáceas, con cuatro especies cada una (Fig. 2.2).

Los parámetros calculados para cada especie (densidad, cobertura y frecuencia), variaron entre los sitios, lo que se refleja en el cambio de los valores de importancia de las especies en cada localidad (Tabla 2.6). En la Tabla 2.7 se presenta un resumen de las principales características de cada comunidad y los valores promedio de los seis sitios de las variables consideradas.

Tabla 2.5. Lista de especies perennes presentes en los censos de vegetación.

	Espece	Familia	
1	<i>Acacia coulteri</i> Benth	Leguminosae	Mimosoideae
2	<i>Aeschynomene compacta</i> Rose	Leguminosae	Papilionoideae
3	<i>Agave kerchovei</i> Lemaire	Agavaceae	
4	<i>Agave macroacantha</i> Zucc.	Agavaceae	
5	<i>Agave marmorata</i> Roezl	Agavaceae	
6	<i>Bursera fagaroides</i> (Kunth) Engelm	Burseraceae	
7	<i>Caesalpinia melanadenia</i> (Rose)	Leguminosae	Caesalpinioideae
8	<i>Castela tortuosa</i> Liebm.	Simaroubaceae	
9	<i>Cephalocereus columna-trajani</i> (Karw.)	Cactaceae	
10	<i>Cercidium praecox</i> (Ruiz & Pavón)	Leguminosae	
11	<i>Cnidoscolus tehuacanensis</i> Breckon	Euphorbiaceae	
12	<i>Cordia cylindrostachya</i> (Ruiz & Pav.)	Boraginaceae	
13	<i>Coryphantha pallida</i> Britton & Rose	Cactaceae	
14	<i>Coryphantha retusa</i> (Pfeiff.)	Cactaceae	
15	<i>Croton ciliato glandulosus</i>	Euphorbiaceae	
16	<i>Dalea versicolor</i>	Leguminosae	Papilionoideae
17	<i>Echinocactus platyacanthus</i> Link et Otto	Cactaceae	
18	<i>Euphorbia antisiphilitica</i> Zucc.	Euphorbiaceae	
19	<i>Ferocactus flavovirens</i> (Scheidw.)	Cactaceae	
20	<i>Ferocactus latispinus</i> (Haw.)	Cactaceae	
21	<i>Ferocactus robustus</i> (Pfeiff.)	Cactaceae	
22	<i>Gymnosperma glutinosum</i> Less.	Compositae	
23	<i>Hechtia aff. podantha</i>	Bromeliaceae	
24	<i>Hechtia stenopetala</i> Klotzsch	Bromeliaceae	
25	<i>Ipomea arborescens</i> (Humb. & Bonpl.)	Convolvulaceae	
26	<i>Lippia graveolens</i> H.B.K.	Verbenaceae	
27	<i>Mammillaria carnea</i> Zucc. ex Pfeiff.	Cactaceae	
28	<i>Mammillaria haageana</i> Pfeiff.	Cactaceae	
29	<i>Mammillaria sphaelata</i> Mart.	Cactaceae	
30	<i>Mascagnia seleriana</i> Loes.	Malpighiaceae	
31	<i>Mimosa benthamii</i> Macbr.	Leguminosae	Mimosoideae
32	<i>Mimosa luisana</i> Brandegee	Leguminosae	Mimosoideae
33	<i>Morkillia mexicana</i> (Moc. & Sessé)	Zygophyllaceae	
34	<i>Neobuxbaumia macrocephala</i> (F.A.C. Weber)	Cactaceae	
35	<i>Neobuxbaumia tetetzo</i> (F.A.C. Weber)	Cactaceae	
36	<i>Opuntia cizurea</i>	Cactaceae	
37	<i>Opuntia imbricata</i> (Haw.)	Cactaceae	
38	<i>Opuntia pilifera</i> F.A.C.	Cactaceae	
39	<i>Pedilanthus aphyllus</i> Boiss	Euphorbiaceae	
40	<i>Prosopis laevigata</i> (Willd.)	Leguminosae	Mimosoideae
41	<i>Senna wislizeni</i> var. <i>pringlei</i> (Rose) Irwin & Barneby	Leguminosae	Caesalpinioideae
42	<i>Tillandsia recurvata</i> (L.) L.	Bromeliaceae	
43	<i>Yucca periculosa</i> Baker	Agavaceae	
44	<i>Acacia constricta</i>	Leguminosae	Mimosoideae
45	<i>Fouquieria formosa</i>	Fouquieriaceae	
46	<i>Acacia cochliacantha</i>	Leguminosae	Mimosoideae
47	<i>Acacia bilimekii</i>	Leguminosae	Mimosoideae
48	<i>Calliandra grandiflora</i>	Leguminosae	Mimosoideae
49	<i>Bursera aloexylon</i> Engelm	Burseraceae	

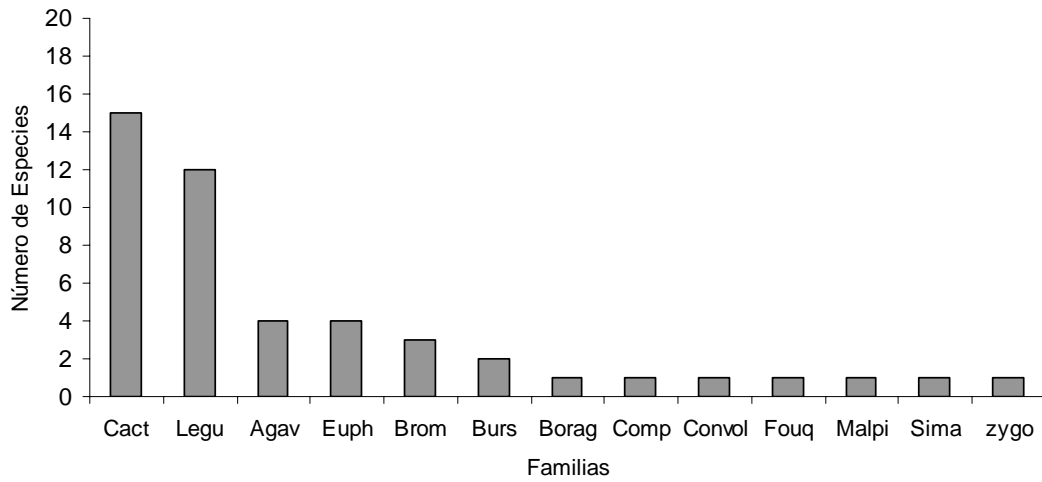


Figura 2.2. Número de especies por familia encontradas en el área total muestreada (1,000 m<sup>2</sup>): Cact= Cactaceae; Legu= Leguminosae; Agav= Agavaceae; Euph= Euphorbiaceae; Brom= Bromeliaceae; Burs= Burseraceae; Borag= Boraginaceae; Comp= Compositae; Convol= Convolvulaceae; Fouq= Fouquieriaceae; Malpi= Malpighiaceae; Sima= Simaroubaceae; Zygophy= Zygophyllaceae.

Tabla 2.6. Abundancia, densidad, cobertura y frecuencia de las especies que componen cada comunidad. Se presenta el valor de importancia para cada especie y el índice de diversidad por comunidad

a)

Sitio Roberto			Densidad	Cobertura	Frecuencia	Valor de	Orden de
Especie	ni	Densidad	Relativa	Relativa	Relativa	Importancia	Importancia
1 <i>Acacia coulteri</i>	2	0.01	0.64	0.49	1.87	2.00	13
2 <i>Agave marmorata</i>	8	0.04	2.55	1.00	5.61	9.16	7
3 <i>Agave kerchovei</i>	3	0.02	0.96	0.65	0.94	2.53	14
4 <i>Bursera fagaroides</i>	1	0.01	0.32	0.54	0.93	1.79	16
5 <i>Castela tortuosa</i>	1	0.01	0.32	0.86	0.93	1.51	19
6 <i>Echinocactus platyacanthus</i>	8	0.04	2.55	0.64	7.48	10.66	6
7 <i>Hechtia aff. podantha</i>	126	0.63	40.13	16.01	18.69	74.83	1
8 <i>Ipomea arborescens</i>	3	0.02	0.96	0.34	2.80	4.10	5
9 <i>Lippia graveolens</i>	14	0.07	4.46	2.52	7.48	14.45	9
10 <i>Cnidioscolus tehuacanensis</i>	8	0.04	2.55	0.86	4.67	8.08	21
11 <i>Mammillaria haageana</i>	1	0.01	0.32	0.01	0.93	1.25	20
12 <i>Mammillaria sphacelata</i>	1	0.01	0.32	0.01	0.93	1.26	12
13 <i>Coryphantha pallida</i>	4	0.02	1.27	0.01	1.87	3.15	18
14 <i>Yucca periculosa</i>	1	0.01	0.32	0.32	0.93	1.57	11
15 <i>Calliandra grandiflora</i>	7	0.04	2.23	0.92	3.74	6.89	10
16 <i>Gymnosperma glutinosum</i>	38	0.19	12.10	11.78	13.06	36.97	3
17 <i>Bursera fagaroides</i>	4	0.02	1.27	30.91	1.87	34.04	4
18 <i>Aeschynomene compacta</i>	71	0.36	22.61	31.62	18.69	72.92	2
19 <i>Pedilanthus aphyllus</i>	10	0.05	3.18	0.28	4.67	8.14	8
20 <i>Dalea versicolor</i>	2	0.01	0.64	0.38	0.93	1.95	15
21 <i>Acacia costricta</i>	1	0.01	0.32	0.40	0.93	1.65	17
Total	314	1.57	100	100	100		
Riqueza de especies	21						
Indice de diversidad (Shanon-Wiener)	1.9						

b)

Sitio Maurilio			Densidad	Cobertura	Frecuencia	Valor de	Orden de
Especie	ni	Densidad	Relativa	Relativa	Relativa	Importancia	Importancia
1 <i>Agave kerchovei</i>	42	0.21	27.81	34.31	20.69	82.82	1
2 <i>Castela tortuosa</i>	28	0.14	18.54	27.56	16.09	62.19	2
3 <i>Cephalocereus columna-trajani</i>	14	0.07	9.27	0.67	10.34	20.28	5
4 <i>Coryphantha pallida</i>	2	0.01	1.32	0.01	2.30	3.63	12
5 <i>Echinocactus platyacanthus</i>	8	0.04	5.30	1.36	6.90	13.55	7
6 <i>Euphorbia antisyphilitica</i>	11	0.06	7.28	0.92	10.34	16.55	6
7 <i>Ferocactus latispinus</i>	2	0.01	1.32	0.03	2.30	3.65	10
8 <i>Hechtia aff. podantha</i>	27	0.14	17.88	12.28	13.94	45.10	3
9 <i>Mammillaria haageana</i>	9	0.05	5.96	0.17	6.90	13.03	8
10 <i>Morkillia mexicana</i>	1	0.01	0.66	5.57	1.15	7.38	9
11 <i>Neobuxbaumia tetetzo</i>	2	0.01	1.32	0.02	2.30	3.64	11
12 <i>Prosopis laevigata</i>	4	0.02	2.65	17.10	4.60	24.35	4
13 <i>Tillandsia recurvata</i>	1	0.01	0.66	0.01	1.15	1.82	3
Total	151	0.755	100	100	100		
Riqueza de especies	13						
Indice de diversidad (Shanon-Wiener)	2						

c)

Sito Jardín		Densidad	Cobertura	Frecuencia	Valor de	Orden de	
Especie	<i>ni</i>	Densidad	Relativa	Relativa	Importancia	Importancia	
1 <i>Agave kerchovei</i>	18	0.09	7.38	8.26	8.46	24.1	5
2 <i>Aeschynomene compacta</i>	3	0.02	1.23	1.66	2.31	5.19	12
3 <i>Bursera fagaroides</i>	3	0.02	1.23	1.51	2.31	5.05	13
4 <i>Cephalocereus columna-trajani</i>	1	0.01	0.41	0.63	0.77	1.81	16
5 <i>Caesalpinia melanadenia</i>	8	0.04	3.28	7.11	5.39	15.78	7
6 <i>Cnidocolus tehuacanensis</i>	2	0.01	0.82	0.31	1.54	2.67	15
7 <i>Croton ciliato glandulosus</i>	9	0.05	3.69	1.46	5.39	10.53	11
8 <i>Echinocactus platyacanthus</i>	12	0.06	4.92	0.16	6.92	12	10
9 <i>Hechtia aff. podantha</i>	15	0.08	6.15	4.57	6.15	16.87	6
10 <i>Acacia bilimeke</i>	64	0.32	26.23	24.48	14.62	65.32	1
11 <i>Lippia graveolens</i>	21	0.12	8.61	10.73	10.77	30.11	4
12 <i>Mammillaria haageana</i>	17	0.09	6.97	0.49	7.69	15.15	8
13 <i>Mascagnia seleriana</i> Loes.	18	0.09	7.38	18.61	7.69	33.68	3
14 <i>Mimosa luisana</i>	7	0.04	2.87	5.41	4.65	12.9	9
15 <i>Pedilanthus aphyllus</i>	1	0.01	0.41	0.02	0.77	1.2	17
16 <i>Senna wislizeni</i> var. <i>Pringlei</i>	43	0.22	17.62	13.93	13.1	44.63	2
17 <i>Tillandsia recurvata</i>	2	0.01	0.82	0.65	1.54	3.01	14
Total	244	1.28	11	100	100		
Riqueza de especies	17						
Indice de diversidad (Shanon-Wiener)	2.3						

d)

Sito Cecilia		Densidad	Cobertura	Frecuencia	Valor de	Orden de	
Especie	<i>ni</i>	Densidad	Relativa	Relativa	Importancia	Importancia	
1 <i>Acacia coulteri</i>	7	0.04	4.24	31.58	7.37	43.18	1
2 <i>Aeschynomene compacta</i>	3	0.02	1.82	0.45	2.11	4.38	15
3 <i>Agave kerchovei</i>	6	0.03	3.64	3.44	4.21	11.29	10
4 <i>Agave macroacantha</i>	8	0.04	4.85	5.65	4.21	14.71	7
5 <i>Agave marmorata</i>	1	0.005	0.61	1.54	1.06	3.2	17
6 <i>Castela tortuosa</i>	4	0.02	2.42	0.75	3.16	6.34	14
7 <i>Cordia cylindrostachya</i>	34	0.17	20.61	7.32	12.63	40.56	3
8 <i>Coryphantha retusa</i>	2	0.01	1.21	0.05	1.05	2.31	19
9 <i>Echinocactus platyacanthus</i>	4	0.02	2.42	2.61	4.21	9.25	11
10 <i>Ferocactus robustus</i>	1	0.005	0.61	1.27	1.06	2.93	18
11 <i>Hechtia stenopetala</i>	10	0.05	6.06	4.25	3.16	13.47	8
12 <i>Ipomea arborescens</i>	1	0.005	0.61	0.63	1.06	2.29	20
13 <i>Mammillaria haageana</i>	2	0.01	1.21	0.009	1.06	2.27	21
14 <i>Mammillaria sphaelata</i>	2	0.01	1.21	0.13	2.11	3.44	16
15 <i>Mascagnia seleriana</i>	6	0.03	3.64	1.97	6.32	11.92	9
16 <i>Mimosa benthamii</i>	4	0.02	2.42	11.95	4.21	18.58	6
17 <i>Neobuxbaumia macrocephala</i>	5	0.03	3.03	0.02	5.26	8.31	13
18 <i>Opuntia cizurea</i>	6	0.03	3.64	14.49	4.21	22.36	5
19 <i>Opuntia pilifera</i>	1	0.005	0.61	0.39	1.06	2.05	23
20 <i>Gymnosperma glutinosum</i>	20	0.1	12.12	0.05	12.63	24.81	4
21 <i>Fouquieria formosa</i>	6	0.03	3.64	2.03	3.16	8.82	12
22 <i>Acacia cochliacantha</i>	31	0.155	18.79	8.89	13.68	41.36	2
23 <i>Acacia bilimeke</i>	1	0.005	0.61	0.53	1.05	2.19	22
Total	165	0.84	100	100	100		
Riqueza de especies	23						
Indice de diversidad (Shanon-Wiener)	2.6						

e)

Sitio Cielo		Densidad	Cobertura	Frecuencia	Valor de	Orden de	
Especie	<i>ni</i>	Densidad	Relativa	Relativa	Relativa	Importancia	Importancia
1 <i>Aeschynomene compacta</i>	11	0.06	5.76	1.48	7.14	14.38	7
2 <i>Agave kerchovei</i>	8	0.04	4.19	2.15	5.95	12.29	9
3 <i>Agave marmorata</i>	3	0.02	1.57	0.22	1.19	2.98	20
4 <i>Castela tortuosa</i>	2	0.01	1.05	1.76	1.19	4	17
5 <i>Cercidium praecox</i>	7	0.04	3.67	4.68	4.76	13.11	8
6 <i>Cnidoscolus tehuacanensis</i>	2	0.01	1.05	0.11	2.38	3.53	18
7 <i>Coryphantha retusa</i>	7	0.04	3.67	0.006	3.57	7.24	11
8 <i>Croton ciliato glandulosus</i>	14	0.07	7.33	4.22	8.33	19.88	4
9 <i>Echinocactus platyacanthus</i>	11	0.06	5.76	3.07	10.71	19.55	5
10 <i>Euphorbia antisiphilitica</i>	4	0.02	2.09	0.21	4.78	7.07	12
11 <i>Ferocactus flavovirens</i>	1	0.005	0.52	0.3	1.19	1.75	21
12 <i>Hechtia aff. podantha</i>	2	0.01	1.47	0.01	2.38	3.44	19
13 <i>Lippia graveolens</i>	26	0.13	13.61	27.52	8.33	49.46	2
14 <i>Mammillaria haageana</i>	7	0.04	3.65	0.02	2.38	6.06	13
15 <i>Mascagnia seleriana</i>	43	0.22	22.51	28.67	14.29	65.47	1
16 <i>Mimosa luisana</i>	16	0.08	8.38	3.93	4.76	17.07	6
17 <i>Neobuxbaumia tetetzo</i>	2	0.01	1.05	0.61	2.38	4.04	16
18 <i>Opuntia imbricata</i>	5	0.03	2.62	0.35	2.38	5.35	14
19 <i>Prosopis laevigata</i>	7	0.04	3.69	17.61	7.14	28.43	3
20 <i>Yucca periculosa</i>	11	0.06	5.76	1.83	2.38	9.98	10
21 <i>Bursera aloexylon</i>	2	0.01	1.05	1.73	2.38	5.16	15
Total	191	1.005	100	100	100		
Riqueza de especies	21						
Indice de diversidad (Shanon-Wiener)	2.6						

f)

Agua el burro		Densidad	Cobertura	Frecuencia	Valor de	Orden de	
Especie	<i>ni</i>	Densidad	Relativa	Relativa	Relativa	Importancia	Importancia
1 <i>Aeschynomene compacta</i>	12	0.6	3.13	2.41	7.45	12.98	3
2 <i>Agave kerchovei</i>	1	0.005	0.26	0.06	1.06	1.41	15
3 <i>Castela tortuosa</i>	170	0.85	44.27	84.61	20.21	149.1	1
4 <i>Cercidium praecox</i>	4	0.02	1.04	1.1	2.13	4.27	13
5 <i>Echinocactus platyacanthus</i>	10	0.05	2.8	2.67	7.45	12.92	4
6 <i>Ferocactus latispinus</i>	5	0.03	1.3	0.07	4.24	5.63	12
7 <i>Gymnosperma glutinosum</i>	9	0.05	2.34	2.26	7.45	12.05	5
8 <i>Hechtia aff. podantha</i>	6	0.03	1.56	2.69	4.26	8.51	9
9 <i>Lippia graveolens</i>	1	0.005	0.28	0.65	1.06	1.98	14
10 <i>Mammillaria carnea</i>	12	0.06	3.13	0.07	6.38	9.58	7
11 <i>Mammillaria haageana</i>	121	0.61	31.51	0.53	18.09	50.12	2
12 <i>Mascagnia seleriana</i>	9	0.05	2.34	1.51	6.38	10.23	6
13 <i>Mimosa luisana</i>	1	0.005	0.26	0.0002	1.06	1.32	16
14 <i>Neobuxbaumia tetetzo</i>	1	0.005	0.26	0.0001	1.06	1.32	17
15 <i>Opuntia imbricata</i>	6	0.03	1.56	0.14	5.32	7.02	10
16 <i>Pedilanthus aphyllus</i>	10	0.05	2.8	1	2.12	5.74	11
17 <i>Prosopis laevigata</i>	6	0.03	1.56	3.51	4.26	9.33	8
Total	384	2.48	100.4	103.2803	99.98		
Riqueza de especies	17						
Indice de diversidad (Shanon-Wiener)	1.7						

Tabla 2.7. Resumen de las principales características bióticas de las comunidades de los sitios de estudio.

	Roberto	Maurilio	Jardín	Cecilia	Cielo	A. el Burro	Promedio	EE
Tipo de vegetación	Matorral roseto filo espinoso	tetechera de <i>N. tetetzo</i>	Cardonal de <i>C. columna-trajani</i>	Tetechera de <i>N. macrocephala</i>	Matorral espinoso con <i>Yucca</i>	Matorral espinoso		
Total de individuos	314	151	244	165	191	384	242.67	85.83
Riqueza de especies	21	13	17	23	21	17	18.67	3.35
Cobertura total (m <sup>2</sup> )	168.88	61.01	36.26	48.46	129.95	56.54	83.61	48.5
Índice de diversidad	1.95	2.05	2.33	2.59	2.62	1.67	2.21	0.34
Altura promedio	68.94	53.84	52.34	49.53	74.71	26.8	54.36	15.34
Número de estratos	4	2	4	3	5	2	3.3	1.1
Índice de cobertura (Cob. Total/Área)	84.44	30.5	18.13	24.23	64.97	28.27	41.8	24.25
Abundancia absoluta de <i>E. platyacanthus</i>	8	8	12	4	11	10	8.83	1.28
Densidad relativa de <i>E. platyacanthus</i>	2.55	5.3	4.92	2.42	5.76	2.6	4.22	1.3
Cobertura relativa de <i>E. platyacanthus</i>	0.64	1.36	0.16	2.61	3.06	2.87	1.93	1.31
Frecuencia relativa de <i>E. platyacanthus</i>	7.48	6.9	6.92	4.21	10.71	7.45	7.76	2.21
Valor de importancia de <i>E. platyacanthus</i>	6° (de 21)	7° (de 13)	10° (de 17)	11° (de 23)	5° (de 21)	4° (de 17)	7.17	2.54

En general, las comunidades presentan una baja densidad vegetal, con 1.21 ind/m<sup>2</sup>. La cobertura promedio, expresada como cobertura vegetal/área muestreada, fue de 41.8%. La riqueza de especies (diversidad  $\alpha$ ) oscila entre 13 y 23 con un promedio de 19 especies por sitio. Los índices de diversidad,  $H_s$ , son relativamente bajos (de alrededor de 2.21). La equitatividad entre las especies es baja, ya que si, por ejemplo, se toma en cuenta el número de individuos por especie como un estimador de su valor de importancia, existen sólo dos o tres especies con un gran número de individuos, mientras que la mayor parte de las especies están representadas por muy pocos individuos (Fig. 2.3).



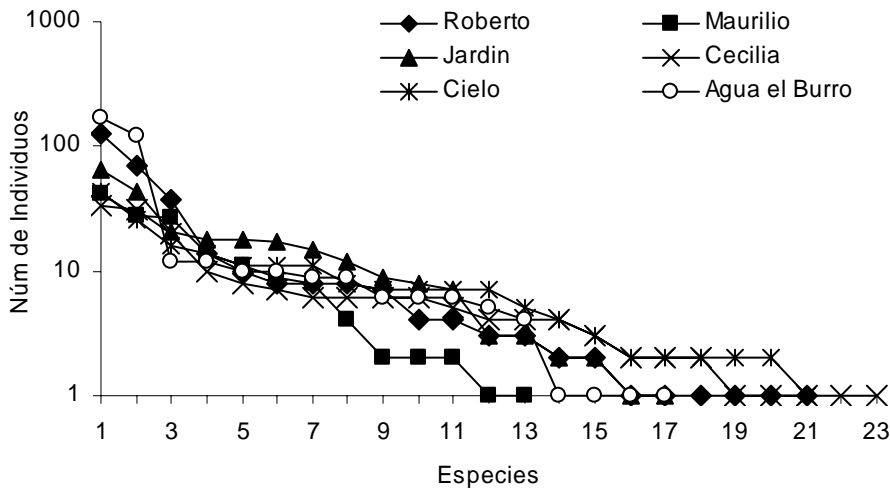


Figura 2.3. Distribución de la dominancia de las especies, en términos del número de individuos por especie, en los sitios de estudio.

Aunque la altura de las plantas en las comunidades estudiadas fue baja, 54.4 cm en promedio, existen algunos árboles de más de 3 m y cactus columnares que rebasan los 7 m de altura.

La densidad promedio de *E. platyacanthus* en las parcelas analizadas fue de 0.044 ind/m<sup>2</sup> (i.e., 1 ind/22.73 m<sup>2</sup>). La menor densidad correspondió al sitio Cecilia (0.02 ind/ m<sup>2</sup>) y la más alta al sitio Jardín (0.06 ind/m<sup>2</sup>). Cabe señalar que estos son valores de densidad que resultan del conteo de individuos en transectos de 200 m<sup>2</sup> y que, dado que la especie tiene una distribución espacial del tipo agregada, las estimaciones pueden diferir notablemente cuando se aumenta el área muestreada (esto se aprecia en la siguiente sección, en donde se estudiaron áreas de 2,500 m<sup>2</sup>).

La cobertura relativa promedio de *E. platyacanthus* equivale al 1.93% de la cobertura vegetal total. La menor cobertura de *E. platyacanthus* se observó en el sitio Jardín (0.16%) y el la más alta en sitio Cielo, con 3.06%. La frecuencia relativa promedio

de *E. platyacanthus* es de 7.76%, con un valor mínimo de 4.21% en el sitio Cecilia y un máximo de 10.71%, en el sitio Cielo.

Las especies de plantas de cada comunidad fueron ordenadas de acuerdo con sus valores de importancia. Para ello, se asignó el número uno a la especie con mayor valor de importancia y así sucesivamente. En promedio, el lugar de importancia de *E. platyacanthus* fue el 7.17, aunque fluctuó entre 4, en el sitio Agua el Burro (con 17 especies) y 11, en la comunidad Cecilia (de un total de 23 especies). Las variaciones observadas en estos valores de importancia se debieron tanto a los cambios en el número, la cobertura y la frecuencia de *E. platyacanthus* en de cada una de las comunidades estudiadas, como a la diferencia de estas variables en relación con las demás especies presentes en cada sitio.

Los datos anteriores indican que aunque *E. platyacanthus* es un elemento conspicuo en el paisaje, sobre todo en la época de invierno cuando los árboles y arbustos han perdido su follaje, no es un elemento especialmente importante por su cantidad, cobertura o frecuencia en las comunidades donde se presenta.

En la Tabla 2.8 se ofrece una comparación entre los sitios estudiados, en cuanto al número de especies compartidas en la comunidad vegetal. Los valores obtenidos mediante el índice de Jaccard oscilaron entre 12.5% y 52%, lo que indica una similitud de baja a media entre cada uno de los 15 pares de comunidades comparadas. El valor más alto de similitud se encontró entre los sitios Cielo y Agua el Burro ( $C_j = 52\%$ ), que son los más cercanos entre sí (2.1 km; Tabla 4.8). Las comunidades con menor similitud ( $C_j = 12.5$ ) fueron Cecilia y Maurilio, las cuales están separadas por una distancia de 23.1 km. Al comparar la diversidad  $\beta$  obtenida entre los pares de comunidades se aprecia la misma tendencia: la mayor diversidad se observa entre los sitios Cecilia y Mauricio (81%) y la menor entre Cielo y Agua el Burro (32%). La diversidad total  $\beta\tau$  calculada fue de 57%, lo que indica un gran recambio de especies entre los sitios comparados.

Tabla 2.8. Índices de similitud entre pares de comunidades. Índice de Jaccard=casillas bajo la diagonal y Diversidad  $\beta$ =casillas sobre la diagonal. Los valores de la diagonal señalan el número de especies presentes en cada comunidad (área muestreada=200 m<sup>2</sup>/comunidad).

	Roberto	Maurilio	Jardín	Cecilia	Cielo	A. el Burro
Roberto	21	64.71	50	52.27	42.86	52.63
Maurilio	21.43	13	46.67	80.56	41.18	53.33
Jardín	31.04	25	17	65	52.63	40.91
Cecilia	29.42	12.5	21.21	23	56.82	62.5
Cielo	40	43.48	31.03	18.92	21	31.58
A. el Burro	31.03	30.44	30.77	21.21	52	17

## 2.3 DISCUSIÓN

*Echinocactus platyacanthus* se distribuye en altitudes de 1,500 a 1,900 msnm, en laderas con pendientes moderadas a fuertes y con diversas orientaciones, aunque con predominio de la orientación Noroeste. Habita en suelos calcáreos, con un pH ligeramente básico, generalmente pobres en nitrógeno, alto contenido de calcio y potasio y una textura predominantemente arcillosa. Si bien no existen otros estudios acerca de las características de los suelos en donde se desarrolla *E. platyacanthus* forma *grandis* en el valle de Tehuacán-Cuicatlán, las características topográficas y edafológicas encontradas en este trabajo son similares a las reportadas por Trujillo (1984) para poblaciones de *E. platyacanthus* forma *visnaga* en el estado de San Luis Potosí, quien reporta que esta especie se encuentra distribuida entre los 1180 y 2350 msnm, en sitios con pendientes mayores de 20°, sobre rocas sedimentarias calizas o substrato aluvial calcáreo, en suelos clasificados como litosoles, con una profundidad media de 25 cm, textura franco arcillo arenosa, ricos en materia orgánica (más de 5%) y un pH moderadamente alcalino (pH= 8.4).

Trujillo (1984) ha señalado que la macrodistribución de *E. platyacanthus* está determinada principalmente, además de por el clima, por las características del sustrato,

y que existe una notable coincidencia en el desarrollo de sus poblaciones, tanto en las laderas occidentales semiáridas de la Sierra Madre Oriental como en algunas porciones adyacentes al Altiplano Mexicano, con la presencia de sustratos calcáreos, principalmente de roca caliza y, ocasionalmente, de sustrato aluvial calcáreo. Del Castillo y Trujillo (1997) encontraron que, en condiciones de laboratorio, *E. platyacanthus* germina tanto en suelos silíceos como cálcicos, pero que el desarrollo de las plántulas es óptimo en este último. Debido a lo anterior, la especie ha sido catalogada como calcícola. Del Castillo (1996) señala como calcícolas a otras cactáceas columnares como *Cephalocereus columna-trajani*, *Neobuxbaumia macrocephala*, *N. tetetzo* y *Pachycereus hollianus*, que también habitan en el Valle de Tehuacán y, salvo la última, coexisten con *E. platyacanthus*. Por otro lado, *Cephalocereus senilis*, otra especie calcícola que se desarrolla en la barranca de Metztlán, Hidalgo, se encuentra en sitios en los que también se distribuye *E. platyacanthus* forma *platyacanthus*, aunque ésta última tiene una distribución más amplia (Sánchez Mejorada, 1978).

*E. platyacanthus* forma *grandis*, sólo se encuentra en el Valle de Tehuacán; su separación de otras poblaciones más septentrionales debió ocurrir durante el Plioceno, hace 5.2 millones de años, cuando se inició la actividad volcánica que originó el Sistema Volcánico Transversal Mexicano (Demant, 1978; Demant *et. al.*, 1976; Demant y Robin, 1975). La irrupción de rocas ígneas ocasionó la discontinuidad del sustrato rocoso original, además de cambios climáticos, derivados de un aumento en la altitud. Desde entonces las formas de *E. platyacanthus* (y, probablemente, otras especies de cactáceas que habitaban en la zona) han permanecido aisladas. Así, la macrodistribución de esta planta puede ser considerada un buen ejemplo de distribución disyunta.

Aunque para entender la macrodistribución de *E. platyacanthus* son importantes las condiciones edáficas, éstas no son suficientes para explicar por qué su distribución no es continua en los suelos cálcicos de la zona (Zavala, 1980).

En un estudio realizado en 30 localidades dentro del Valle de Zapotitlán, Zavala (1980) reportó la presencia de *E. platyacanthus* en seis sitios, cinco cardonales y una tetechera, en ninguno de los cuales la especie tuvo un valor de importancia mayor al 5%. Por su parte, Osorio-Beristain *et al.* (1996) estudiaron la vegetación a lo largo de un

gradiente altitudinal en el cerro Cutá, dentro del Valle de Zapotitlán, y registraron a *E. platyacanthus* en una tetechera, en una tetechera-cardonal y en un cardonal de *Cephalocereus columna-trajani* (pero no en el matorral espinoso ni en la selva baja espinosa perennifolia) en densidades bajas (0.002, 0.008 y 0.026 ind/m<sup>2</sup>, respectivamente) e inferiores a la densidad promedio de los sitios aquí estudiados (0.044 ind/m<sup>2</sup>). Esto demuestra que aunque es posible encontrar a *E. platyacanthus* en varios tipos de vegetación, no suele presentarse en altas densidades.

De acuerdo con los resultados de este trabajo, *E. platyacanthus* se presenta en las comunidades vegetales propias de los climas más cálidos y secos del Valle de Zapotitlán: matorral espinoso, tetecheras y cardonales, principalmente. Si bien es una planta muy característica de la zona, generalmente no es muy abundante, ni presenta una amplia cobertura o elevada frecuencia. En los sitios aquí estudiados ocupa un lugar intermedio en la jerarquía de valores de importancia en la comunidad (entre el 4º y el 11º), pero es un elemento fisonómico muy conspicuo en el estrato medio de la vegetación, debido a su forma, color y tamaño.

Aunque *E. platyacanthus* está ampliamente distribuida en el Valle de Zapotitlán, posee un patrón de microdistribución en parches. Esta característica, que comparte con otras plantas de la zona (Osorio-Beristain *et al.*, 1996), puede obedecer a la influencia conjunta de múltiples factores difíciles de separar, entre los que cuentan aquellos de tipo litológico, geomorfológico, histórico, ecológico (dispersión de semillas, efecto nodriza, competencia o depredación), microclimático y antropológico.

Muchos de los sitios en donde habita la planta están alterados. Esta alteración es mayor en la proximidad de los poblados, como es evidente en la periferia de San Lucas, San Juan Raya y San Antonio Texcala. Existen algunas áreas en donde la vegetación ha sido arrasada por completo, con excepción de algunos individuos aislados de *E. platyacanthus* de gran tamaño (> 1.5 m de altura). En otras zonas (como en los sitios Maurilio y Roberto) existen claras evidencias de pérdida de suelo por erosión que al dejar expuestas las raíces de la biznaga le producen la muerte.

El número de estratos verticales de la comunidad vegetal se reduce en los lugares sometidos a una intensa presión de pastoreo. El estrato más bajo (0-10 cm) es el

primero en desaparecer, de tal manera que al ras del suelo subsisten sólo las cactáceas globosas y las plantas menos palatables. Los arbustos reducen su cobertura y sólo persisten las formas vegetales más difíciles de comer (plantas suculentas: cactáceas toneliformes y agaves). Este patrón se refleja en la existencia de una correlación inversa entre los valores de importancia de *E. platyacanthus* y el grado de perturbación de los sitios de estudiados. Así, en los sitios poco perturbados, como Jardín y Cecilia (de categoría 1 y 2, respectivamente, en la escala subjetiva de perturbación) la biznaga dulce ocupa el 10º u 11º lugar importancia, mientras que en los más perturbados como Agua el Burro, Roberto y Maurilio, - con categorías 3, 3 y 4 respectivamente - ocupa el 4º; 6º y 7º lugar de importancia, respectivamente (ver Capítulos 3 y 5 en donde se presenta otra valoración del disturbio). El estrato alto perdura por más tiempo, pero en las laderas el suelo que rodea la base de los árboles a la larga se erosiona y entonces los árboles pequeños pueden ser fácilmente derribados por las cabras. La pérdida gradual y continua de cubierta vegetal, ocasiona que los suelos queden desnudos y cambien sus condiciones microclimáticas (más secos y más cálidos), además de que el tránsito del ganado altera también sus características físicas. Estos factores, a su vez, influyen sobre las probabilidades de establecimiento de nuevos individuos, tanto de *E. platyacanthus* como de otras especies de plantas (Valiente-Banuet *et al.*, 1991 a y b, entre otros).

#### 2.4. Conclusiones

Para la conservación de *Echinocactus platyacanthus* en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, no sólo es necesaria la protección de la especie, sino del ambiente y de las comunidades de plantas y animales. Además, el conocimiento de la dinámica de las poblaciones silvestres de esta especie (Capítulo 3), de sus mecanismos de reproducción sexual y la estructura genética de sus poblaciones (Capítulo 4), así como de los problemas que enfrenta la especie debido a las actividades humanas (Capítulo 5) nos ayuda a proponer medidas adecuadas para su aprovechamiento sustentable (Capítulo 5).

### 3. ¿ESTAN EN RIESGO LAS POBLACIONES DE LA BIZNAGA DULCE (*Echinocactus platyacanthus*) EN EL DESIERTO DE TEHUACÁN, MÉXICO? MATRIZ DE PROYECCIÓN POBLACIONAL Y ANÁLISIS DE RESPUESTA DE TABLAS DE VIDA

#### Resumen

*Echinocactus platyacanthus* es un cactus toneliforme endémico de México que se encuentra en situación de riesgo debido a su explotación y a la destrucción de su hábitat. La dinámica poblacional de esta especie se analizó usando modelos matriciales. Se realizaron tres censos consecutivos (en los años 1997, 1998 y 1999) en seis poblaciones de la especie dentro de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Los frutos contienen gran número de semillas (promedio =  $171 \pm \text{E.E. } 11.03$  semillas/fruto); el establecimiento de las plántulas y su supervivencia es baja ( $2 \times 10^{-6}$ ), y la fecundidad se incrementa con el diámetro de los individuos (62 semillas en los adultos 1- 4322 en adultos 4). La tasa de crecimiento poblacional  $\lambda$  varía de 0.9285 a 1.005. Los valores de elasticidad de los procesos demográficos indican que la permanencia de los adultos proporciona la mayor contribución ( $S = 0.982$ ), seguida por el crecimiento ( $G = 0.017$ ) y la fecundidad ( $F = 0.001$ ) a los valores de  $\lambda$ . Las poblaciones están ubicadas en la arista inferior derecha del triángulo demográfico; sin embargo, existen pequeños desplazamientos interanuales en la ubicación de las mismas. Los experimentos de respuesta de tablas de vida indican que aunque hay variaciones locales, las diferencias más importantes en los valores de  $\lambda$  entre las poblaciones y entre los años están asociadas con cambios en la permanencia de los adultos. Los índices de disturbio de las localidades no están directamente relacionados con la densidad de las poblaciones o con los valores de  $\lambda$ . La protección de los adultos de *E. platyacanthus* resulta entonces de especial importancia para el manejo y conservación de la especie en el área de estudio.

Palabras clave: demografía, análisis de elasticidad, cactus toneliformes, conservación, Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán

available at [www.sciencedirect.com](http://www.sciencedirect.com)journal homepage: [www.elsevier.com/locate/biocon](http://www.elsevier.com/locate/biocon)

## 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

Cecilia Jiménez-Sierra<sup>a,\*</sup>, María C. Mandujano<sup>b</sup>, Luis E. Eguiarte<sup>c</sup>

<sup>a</sup>Departamento de Biología, CBS, Universidad Autónoma Metropolitana – Iztapalapa, Av. San Rafael Atlixco 186, Col. Vicentina, Iztapalapa, C.P. 0934. México, DF, Mexico

<sup>b</sup>Departamento de Ecología de la Biodiversidad, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, UNAM, Apartado Postal 70-275, 04510 México, DF, Mexico

<sup>c</sup>Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, UNAM, Apartado Postal 70-275, 04510 México, DF, Mexico

### ARTICLE INFO

Article history:  
Received 5 June 2006  
Received in revised form  
19 October 2006

Keywords:  
Demography  
Elasticity analysis  
Barrel cacti  
Conservation  
Tehuacán-Cuicatlán biosphere  
reserve

### ABSTRACT

*Echinocactus platyacanthus* is a candy barrel cactus endemic to Mexico and an endangered species owing to its exploitation and the destruction of its habitat. The population dynamic of this species is analyzed using matrix models. Three consecutive censuses were carried out (1997, 1998, and 1999) for six populations of this species in the Tehuacán-Cuicatlán Biosphere Reserve. Fruit contain many seeds (mean =  $171 \pm \text{S.E. } 11.03$  seeds/fruit); seedling establishment and survival are low ( $2 \times 10^{-6}$ ), and fecundity increases as the diameter of the individuals increases (62 seeds in adult 1–4322 in adult 4). The rates of population growth ( $\lambda$ ) range from 0.9285 to 1.0005. Elasticity values for demographic processes indicate that the stasis of the adults is the greatest contribution ( $S = 0.982$ ), followed by growth ( $G = 0.017$ ) and fecundity ( $F = 0.001$ ) to  $\lambda$ . The populations are located in the lower left corner of the demographic triangle; however, there are variations for a given population from one year to the next. Life table response experiments indicate that although there are local variations, the most important differences in the values of  $\lambda$  between populations and between years are associated with changes in the stasis of the adults. The disturbance index is not directly related to population density or to the current value of  $\lambda$ . The protection of adult *E. platyacanthus* must be taken into account for the management of this species and its conservation in the study area.

© 2006 Elsevier Ltd. All rights reserved.

### 1. Introduction

The study of population dynamics is important for understanding the variation in the life histories of different species,

to identify the factors that have influenced their evolution and for implementing programs for the conservation and management of wild species (Horvitz and Schemske, 1986; Menges, 1986; Silvertown et al., 1993; Schemske et al., 1994; Caswell,

\* Corresponding author. Tel.: +52 55 5804 4687; fax: +52 55 5804 4688.

E-mail addresses: [ceci@xanum.uam.mx](mailto:ceci@xanum.uam.mx) (C. Jiménez-Sierra), [mcmdandu@miranda.ecologia.unam.mx](mailto:mcmdandu@miranda.ecologia.unam.mx) (M.C. Mandujano), [fruns@servidor.unam.mx](mailto:fruns@servidor.unam.mx) (L.E. Eguiarte).

0006-3207/\$ - see front matter © 2006 Elsevier Ltd. All rights reserved.

doi:10.1016/j.biocon.2006.10.038



2000; Coates et al., 2006). The use of matrix models allows us to estimate population growth rate ( $\lambda$ ) and to implement prospective analyses that determine the absolute or relative contributions of the main demographic processes (stasis, growth, fecundity and retrogression) to the value of  $\lambda$ . Based on the results of various demographic studies, theories relating the characteristics of life history strategies, growth forms and the life spans of species to the amount of energy that the organisms allocate to different demographic processes have been proposed (Silvertown et al., 1993). The elasticity analysis allows populations to be located in a space delimited by three axes (demographic triangle) that represent the relative contribution (elasticity) of demographic processes (stasis, growth and fecundity) to the values of  $\lambda$  (Silvertown et al., 1993). Within this space perennial species, for example, tend to have higher stasis values and lower values for growth and reproduction, and are therefore located in the lower left corner of the triangle. This contrasts with ephemeral plants which have high values for growth and fecundity (upper corner of the triangle) (Silvertown et al., 1993, 1996; Pierson and Turner, 1998; de Kroon et al., 2000).

Matrix models are deterministic and can be used to calculate the exponential growth of populations, assuming that the behaviour of the individuals of a given class is similar and that the demographic behaviour is constant over time. However, it is unlikely that the latter is constant, given that from year to year there are often demographic variations (Valverde and Silvertown, 1998; Mandujano et al., 2001; Coates et al., 2006). As such, it is interesting to see how changes in the values of the demographic components affect  $\lambda$  that is the dependence of the rate of population increase to the vital rates of fecundity and survival among sites or years (Tickin and Nantel, 2004). Life table response experiments (LTRE) offer a way to explore this (Caswell, 2000, 2001). This analysis is retrospective and compares a series of matrices for the same population or the matrices of several populations for the same species, creating an average matrix from which it is possible to deduce the effect of different factors (year, site and size class) on an observed value of  $\lambda$  (Horvitz et al., 1997; Wisdom and Mills, 1997; Caswell, 2000; Sather and Bakke, 2000; Esparza-Olguín et al., 2005; Tickin and Nantel, 2004).

Among the pioneering demographic studies that have been done on cacti are those carried out on the saguaro (*Carnegiea gigantea*) by Steenberg and Lowe (1969, 1977, 1983) and on *Coryphantha robbinsorum* (W.H. Earle) D.R. Hunt (= *Escobaria robbinsorum*) by Pierson and Turner (1998) and Schmalzer et al. (1995). In Mexico, demographic studies of the Cactaceae are particularly important because it is a major centre of diversification for this family, there are many endemic species and several of them are in danger of extinction (Arias-Montes, 1993; Guzmán et al., 2003; Arias et al., 2005). Demographic studies have been done in Mexico on columnar cacti: *N. tetetzo* (Godínez-Alvarez et al., 1999); *Escontria chiotilla* (Ortega-Baes, 2001); *Neobuxbaumia macrocephala* (Esparza-Olguín et al., 2002); *Stenocereus eruca* (Clark-Tapia et al., 2005); and *N. mezcalaensis* (Esparza-Olguín et al., 2005); globose cacti: *Mammillaria crucigera* (Contreras and Valverde, 2002); *M. magnanima* (Valverde et al., 2004); and the prickly pear *Opuntia rastrera* (Mandujano et al., 1996, 2001). There are, however, no demographic studies for any of the barrel cacti (Godínez-

Alvarez et al., 2003), in spite of the structural and physiognomic importance that these growth forms have in the semi-arid environments of Mexico (Rzedowski, 1978). *Echinocactus platyacanthus* Link et Otto is of economic importance, its stems and fruit are eaten, used for animal forage and as ornamentals.

The results of the demographic studies done to date with cactus populations have demonstrated that the values of lambda ( $\lambda$ ) are generally close to one, indicating that the populations are stable, while elasticity analyses indicate that stasis makes the highest contribution to the rate of population growth (Rosas-Barrera and Mandujano, 2002; Godínez-Alvarez et al., 2003). LTRE analysis has been used to compare the life cycles of different species of cactus, and has revealed that the importance of different demographic processes varies among species of the same genus (Esparza-Olguín et al., 2005).

The analysis of anthropogenic environmental disturbance allows us to objectively estimate the degree of disturbance of the environment where the populations grow. These analyses are based on the evaluation of factors that produce environmental change in desert landscapes such as foraging, the presence of roads, human activities, erosion and the loss of vegetation, among others. Attempts have been made to relate habitat disturbance to the response of different population variables (Peters and Martorell, 2000; Martorell and Peters, 2005; Ureta, 2006).

The objective of our study was to describe the demographic behavior of the barrel cactus *E. platyacanthus*, a species that is of physiognomic, ecological and economic importance in the semi-arid region of central eastern Mexico, and to determine the magnitude and consequences of the space-time variations in its demographic parameters. We also set out to see whether habitat disturbance is related to the densities and growth rates of the populations found in this region. We used transition and elasticity matrices and LTRE to understand the processes involved in the population dynamics of this species and to provide the basis for developing effective management and conservation programs (de Kroon et al., 1986; Caswell, 2001; Silvertown et al., 1993; Horvitz and Schemske, 1995; Esparza-Olguín et al., 2005).

## 2. Materials and methods

### 2.1. Study sites and species

Our research was conducted in the semiarid valley of Zapotitlán Salinas, Puebla, which is located in the central eastern region of Mexico. The valley lies within the Tehuacán-Cuicatlán Biosphere Reserve, which has a high percentage of endemic plants (Villaseñor et al., 1990; Dávila et al., 1993). Climate, according to Köppen's classification and modified by García (1973) is *Bshw*<sup>w</sup>(w)(*eg*) (Zavala, 1982). The dominant vegetation of the region is xerophilous scrub (sensu Rzedowski, 1978). Mean annual precipitation is 380 mm, with the rainy season occurring from June to September (Zavala-Hurtado and Díaz Solís, 1995). The topography is heterogeneous with plains, hills and mountains. The soils of the region are mainly calcareous and clayey (Brunet, 1967; Jiménez-Sierra et al., 2000).

*Echinocactus platyacanthus* is a barrel cactus that is endemic to Mexico and grows in the Chihuahuan Desert in the central northern part of the country. It is abundant in the states of Puebla and Oaxaca, and is geographically isolated from the populations in the north by the Transverse Neovolcanic Axis (Trujillo, 1984; Bravo-Hollis and Sánchez-Mejorada, 1991). This cactus is physiognomically important in the study zone. It can reach a height of 2 m and a diameter of more than 80 cm and in some zones is the largest and most abundant barrel cactus. In the Zapotitlán Valley *E. platyacanthus* has two growth forms: (a) monopodial and (b) multi-stemmed forming large clusters, typically found after the apical meristem has been damaged. These growth forms are also found in other species of *Echinocactus* (Anderson, 2001). Tissue from inside the stem is used to prepare a traditional candy known as *acitrón*, although currently it is mainly used as live forage for goats and donkeys that feed on both the reproductive structures (flowers and fruit), and on the stems without spines. The species is not under cultivation nor has any attempt been made to develop programs that would ensure the sustainable use of this cactus, so use is entirely from natural populations.

The study of the biology of this cactus is important because it is a valuable resource in the region, both as a source of food and as forage, and also for the conservation of natural communities. *E. platyacanthus* has been designated an endangered species (class 4) by Hunt (1992) and by Hernández and Godínez (1994). It is classed as a vulnerable species by the IUCN (1983) and is listed as a threatened species under Mexican legislation (NOM-059-ECOL-2001). There are, however, no studies of its life history nor of its population dynamics.

## 2.2. Abundance, spatial distribution and population structure

Six populations of *E. platyacanthus* that cover the area of distribution of this species in the valley were selected. The closest populations were 2 km apart, while the furthest were 40 km away from each other (Fig. 1). The climate of the study sites is characteristic of the region, but the sites differ in the degree of disturbance they have been subjected to, and in the importance of local disturbance factors as well as the plant species composition. At each of the sites, a 50 × 50 m (2500 m<sup>2</sup>) permanent observation plot was set up. In December 1996 individual plants of *E. platyacanthus* within the plot were tagged and their location, total height, maximum diameter and number of ribs counted. For multi-stemmed individuals these variables were measured for each stem. To ensure that small individuals were included, within each site ten 1 m<sup>2</sup> subplots were randomly set up to identify seedlings. The interpopulation distribution was calculated using the variance-to-mean ratio (Brower and Zar, 1979; Cox, 1981).

## 2.3. Stage classification

Sampled individuals were assigned to one of six size classes depending on diameter: (a) seedlings include individuals from true seedlings to those measuring 11.28 cm in diameter and having 5–8 ribs; (b) juveniles include nonreproductive individ-



Fig. 1 – Location of the study area in Mexico and each of the six populations of *Echinocactus platyacanthus* studied in the Zapotitlán Salinas Valley. I, Roberto; II, Maurilio; III, Jardín; IV, Cecilia; V, Cielo; and VI, Agua el Burro. Triangles represent human settlements and broken lines access roads.

uals measuring 11.29–25.23 cm in diameter, with incipient yellow wool at the stem tip and occasionally red diagonal strips on the ribs; and (c) adults are defined as reproductive individuals greater than 25.23 cm in diameter with yellow wool at the stem tip. This last class was subdivided into four classes, the last of which (adult 4) had individuals with the largest diameter and, consequently, the greatest number of ribs and potentially reproductive areoles (Table 1). Plant size (diameter in cm) was used as the variable for structuring the population. The total diameter of each organism was the sum of the maximum diameter of each branch. To avoid the problem caused by changes in volume owing to the sea-

Table 1 – Estimated size and height intervals of *Echinocactus platyacanthus*

Category	Diameter (cm)	Height (cm)
Seedling (S)	< 11.28	<9
Juvenile (J)	11.28 < x < 25.23	9 < x < 17
Adult 1 (A1)	25.23 < x < 35.68	17 < x < 30
Adult 2 (A2)	35.68 < x < 56.42	30 < x < 55
Adult 3 (A3)	56.42 < x < 79.79	55 < x < 70
Adult 4 (A4)	>79.79	>70

Values for diameter used to classify individuals and prepare the transition matrices are given. Also given is the approximate height according to the morphometric relationships of the monopodial or unbranched organisms.

sonal accumulation of water in the tissues of cacti (Nobel, 1978, 1988; Gibson and Nobel, 1986), all measurements were made during the dry season (December 1996, January 1998 and January 1999). Stasis and growth of the individual plants were recorded yearly and with these data the probability of survival was estimated for individuals of each size class.

2.4. Flowering and fruiting phenology

Plant phenology was recorded and germination rates under ideal conditions were determined to estimate fecundity. The production of flowers and fruit was evaluated monthly from September 1997 to September 1998. For the transition matrices, the quantity of fruit and seeds produced per individual during the most productive month (September for 1997 and August for 1998) was used. To estimate the number of seeds, 40 fruits were collected from different individuals, ensuring that all size classes were represented for each site (September 1997) and the number of seeds per fruit was counted. The number of seeds obtained was multiplied by the total number of fruits produced by each population.

2.5. Germination

Percentages of germination were obtained from trials carried out with 360 seeds obtained from each site. The seeds were disinfected in 20% hypochlorite solution for 20 min, sown in Petri dishes with 1% agar and then placed in growth chambers (26 °C, white light, 80% relative humidity and 12/12 h photoperiod). The number of seeds that germinated was recorded

10 days after the seeds had been sown. Any seed with a visible radicle was considered to have germinated.

2.6. Population dynamics

Transition matrix models (Lefkovich, 1965; Usher, 1976) were used to estimate population growth rate ( $\lambda$ ) and the stable age structure. These models assume that parameters such as fecundity, growth and survival rate of organisms are age-dependent (Leslie, 1945) or size-dependent (Lefkovich, 1965). In this study we used the Lefkovich model, given that we did not know the age of the individuals and because plant demography can be adequately described using stage and size classes.

Data from the life cycle diagram for each population (Fig. 2) were arranged in  $m \times m$  matrices, where  $m (=7)$  is the number of rows and columns considered. Each value  $a_{ij}$  in matrix **A** is the probability of transition from class to class  $i$  in a year. The values of the first row represent the contribution of each class  $j$  to the seed class. The elements in the main diagonal ( $a_{ij}$  with  $i = j$ ) represent the probability of stasis of the individuals in the same class (S). The values of the lower diagonal ( $a_{ij}$  with  $i - 1 = j$ ) are the probabilities of transition, in a year, from one class to the next (growth, G); while the values of the upper diagonal  $a_{ij}$  with  $(i + 1 = j)$  are the probabilities that an organism will make the transition from one class to a smaller one; which happens when a plant loses stems (Fig. 1).

Eigenvectors,  $w$  and  $v$ , provide an estimate of the stable age and reproductive value distribution per class, respectively. Finite rate of population increase ( $\lambda$ ),  $v$  and  $w$  were calculated using MATLAB, 1994. The stable size distribution was

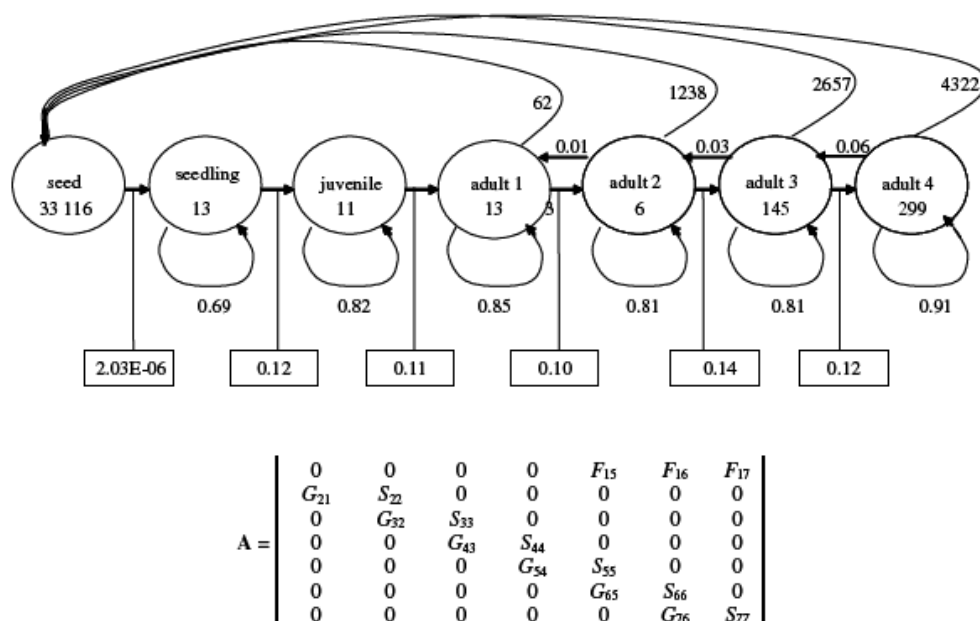


Fig. 2 – Mean life cycle graph of the population of *Echinocactus platyacanthus* (six populations, two transits,  $n = 12$  matrices, see Table 4) and the corresponding transition matrix  $A = (a_{ij})$ , fecundity (F, first row), stasis (S, main diagonal) and growth (G, subdiagonals). Nodes (ovals) indicate stage or size categories. Figures inside the ovals indicate the number of individuals per hectare for each category. Arrows indicate possible transitions (permanence, transition or regression) and the numbers beside them indicate the transition probability of an organism for follows that path. The contribution of each size class to reproduction by seed is also given in the upper arrows connecting nodes.

compared with the distribution of observed sizes using the G test (Zar, 1984). The analytical method was used to estimate the 95% confidence intervals for  $\lambda$  (Caswell, 2001).

To determine the most critical size class of the life cycle for each population, elasticity analyses were performed. These analyses allowed us to calculate the relative effects on population growth rate ( $\lambda$ ) of changes in the values or entries of the matrices **A** (Caswell, 2001; de Kroon et al., 1986; de Kroon et al., 2000; Silvertown et al., 1993). The results obtained were summarized according to the main demographic processes: stasis (S), growth (G) and fecundity (F), where the sum of the values obtained for a given population is 1 (Silvertown et al., 1993).

### 2.7. Life table response experiments (LTRE)

Life table response experiments (Caswell, 2000, 2001) were used to identify the entries of the matrices that make the highest contribution to the observed variation in  $\lambda$  for each population and year. This analysis explores the contribution of vital rates to the mean observed variation of  $\lambda$  retrospectively given information about the magnitude of the change in  $\lambda$  relative to a given entry from the transition matrices (Horvitz et al., 1997; Wisdom and Mills, 1997; Caswell, 2000; Sather and Bakke, 2000; Tickin and Nantel, 2004). This analysis is based on the construction of contribution matrices derived from the observed variation in the vital rates combined with its sensitivities (Caswell, 2000, 2001). The contribution matrices indicate the degree to which each vital rate was responsible for the change in the value of  $\lambda$  of its respective transition matrix compared with the value of  $\lambda$  for a mean matrix. The goal is to explore the functional dependence of  $\lambda$  on the population or the patterns observed for a given year. The results of this analysis can also be evaluated by adding the entries in the matrix as demographic processes i.e., stasis: the diagonal entries, growth: subdiagonal entries, fecundity: first row

entries and retrogression: upper diagonal entries, and by size class (adding entries by column). The between year and between population variations can then be compared, where positive contributions affect the value of  $\lambda$  positively and negative contributions reduce  $\lambda$ .

### 2.8. Disturbance index (DI)

Disturbance at the sites was calculated using the method proposed by Peters and Martorell (2000) and Martorell and Peters (2005). At each site two sets of two orthogonal 50 m transects were set up to evaluate: (a) the impact of livestock activity by measuring the density of large and small livestock dung, browsing, livestock paths and soil compaction; (b) the impact of human activities including plant cutting, fires, footpaths and roads, distance to towns, proximity to nuclei of human activity, changes in land use, and (c) habitat deterioration by measuring erosion, the presence of vegetation islands and the presence of completely modified areas. Each variable was multiplied by a preestablished coefficient, and using the algebraic sum of the products obtained (Martorell and Peters, 2005) DI was calculated for each site. This index has been applied in the study region by the authors and values are close to zero in well preserved areas, and close to 100 in areas with significant disturbance. In the study zone, the habitats analyzed by this method exhibit a range from moderate (24 points) to high degree (59 points) of disturbance (Martorell and Peters, 2005).

## 3. Results

### 3.1. Abundance, distribution and population structure

All populations are in xerophilous scrub but there are differences in the dominant plant species at each site (Table 2). The mean density of *E. platyacanthus* is 516 individuals/ha, ranging

**Table 2 – Characteristics of the sites studied**

Population	Slope (%)	Orientation (0 and 360 = N)	Elevation (m asl)	Vegetation type (dominant species)
Roberto	24	145	1720	Xerophilous scrub ( <i>Hechtia podantha</i> )
Maurilio	58	270	1640	Xerophilous scrub ( <i>Cephalocereus columna-trajani</i> )
Jardín	55	315	1700	Xerophilous scrub ( <i>Cephalocereus columna-trajani</i> )
Cecilia	18.5	295	1600	Xerophilous scrub ( <i>Neobuxbaumia macrocephala</i> )
Cielo	21	45	1770	Xerophilous scrub ( <i>Yucca periculosa</i> )
A. el Burro	14	225	1650	Xerophilous scrub ( <i>Neobuxbaumia tetetzo</i> )

The name, slope, orientation, elevation and vegetation type indicating dominant species, are given for the sites where the populations of *Echinocactus platyacanthus* were studied.

**Table 3 – Demographic characteristics of *Echinocactus platyacanthus* populations**

Population	Roberto	Maurilio	Jardín	Cecilia	Cielo	Agua el Burro
Density (ind/ha)	276	564	1016	516	300	404
Many-stemmed individuals (%)	34.8	4.2	16.1	16.3	10.7	12.9
Individuals with fruit (%)	59.57	50.69	44.49	61.24	50.5	56.44
Fruit/reproductive individual	21.42	20.45	23.97	64.8	22.24	30.98
Mean number of seeds/fruit	185	206	92.7	209	189	136
Number of organisms censused	69	146	254	129	75	101

from 276 individuals/ha at Roberto to 1016 individuals/ha at Jardín (Table 3). The spatial distribution pattern of the individuals was clumped for five of the six populations (t test;  $p < 0.05$ ).

Multi-stemmed individuals accounted for 14.6% of the total number of individuals. Some plants were very large (basal diameter = 2.5 m) with more than 37 branches. Multi-stemmed individuals represented from 4.2% of the population at Maurilio to 34.8% at Roberto (Table 3).

In all populations the adult class was the most abundant and, within it, adult 2 and adult 3 size classes represented the highest proportion (Fig. 3). At Roberto, Cecilia, Cielo and Agua el Burro sites the percent of plants from class adult 1 (A1) was lower. Adult 4 plants comprised of very large multi-stemmed individuals, were scarce at Maurilio and Agua el Burro, but very abundant at Roberto, Jardín and Cecilia. In all populations the seedling class was the least abundant (Fig. 3).

The values of DI for the study sites ranged from 44.29 (Maurilio) for the most disturbed site to 10.85 (Jardín) for the least altered site, the mean value for all six sites was 26.17. The main disturbance factors were related to the deterioration of the habitat (relative importance (RI) at Maurilio was 38.02% and in Agua el Burro was 52.57%) and with human activities (all the other populations, 56.62%), owing to the proximity of towns or nuclei of human activity, and to areas where there has been a change in land use. There was, however, evidence of goat grazing at all study sites and goat and donkey grazing at Cielo (RI = 15.98%) and Agua el Burro (RI = 12.63%).

### 3.2. Phenology

Flowering occurred throughout the year, except in March. Peak flower production occurred between May and August,

coinciding with the warmest and wettest season of the year. Fruits took 8 weeks to ripen and the highest number of fruits was recorded from June to October. Annual fruit production varied from 4112 fruit/ha in Roberto to 20476 fruit/ha in Cecilia (Table 3). The mean production of the reproductive plants was 31 fruit/year and adult 4 class was the most productive.

The time fruit spent on the plant varied. It appears that fruits are mainly consumed by goats. Fruit produced in populations where grazing is moderate can stay on the plant for more than 10 months, while in populations with more intense grazing the fruits quickly disappear. As a result of this, seeds appear to be incorporated into the soil throughout the year.

### 3.3. Seed production

A little over 20% of the fruits collected were sterile. The highest number of seedless fruits was collected from the population at Cielo (25%) and the lowest at Cecilia (12.5%). The number of seeds per fruit varied from one to 611, with a mean value for all populations of 171 (1 SE ± 11.03).

### 3.4. Germination

Germination success varied between populations with values from 70.6% (Roberto) to 91.4% (Jardín). Mean germination was 80%. Rojas-Aréchiga (1995) reported a germination success of 50.4% for this species, in the absence of pre-germination treatments.

### 3.5. Mortality

Mean annual mortality was 4.7%. In general, mortality was highest for seedlings (19.7%) and lowest for adult 3 (2.5%).

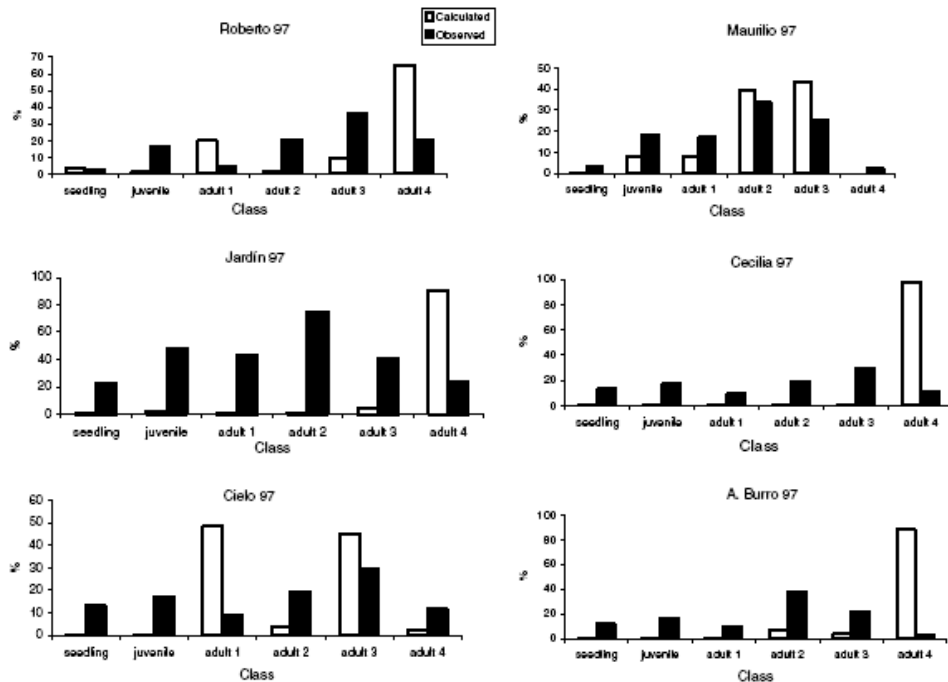


Fig. 3 – Observed and expected structure (calculated for populations in equilibrium) for each population of *Echinocactus platyacanthus* in 1997. All differences between observed and expected frequencies were significant (G test;  $p < 0.05$ ).

Mortality by size class and population,  $m_i$ , was highest (40% annual) in the seedlings of the Roberto population (Table 4).

### 3.6. Population dynamics

From the mean life cycle graph of *E. platyacanthus* (Fig. 2) we identified: (a) the probability of seedling establishment is very low ( $2 \times 10^{-6}$ ), (b) there are regressions or changes from a higher to a lower size class (*v. gr.* from adult 3 to adult 2), which generally occurs as a consequence of branch or stem death, (c) larger individuals produce more seeds and (d) reproduction starts in adult 1 size class.

### 3.7. Finite rates of population growth

The annual finite rates of population growth ( $\lambda$ ) calculated from the transition matrices, ranged from 0.9285 to 1.005. There was no difference between sites for mean growth rate between years. Total mean  $\lambda$  was 0.9887 for the first year and 0.9816 for the second year. Using the data for the two consecutive years, mean finite population growth rates were calculated per population. The values for five of the populations were less than 1: Roberto,  $\lambda = 0.9657$ ; Maurilio,  $\lambda = 0.9702$ ; Jardín,  $\lambda = 0.9796$ ; Cecilia,  $\lambda = 0.9657$  and Cielo,  $\lambda = 0.9802$ . Nevertheless, these values are not significantly different from 1, using the method of Caswell (2001). In Agua el Burro, the mean value of  $\lambda$  was 1.0000 (Table 4). Size distribution was significantly different from expected for populations with stable size structure (*G*-test;  $p < 0.05$ ) for all populations and years (Fig. 3).

Elasticity analyses showed that changes in the values of stasis, especially changes in adults 3 and 4, have the greatest impact on population growth, while changes in the probabilities of growth, or in the number of seeds have a small effect on  $\lambda$ . Considering the elasticity values for demographic processes (stasis, growth and reproduction) all populations are located in the lower right corner of the demographic triangle because the high values of stasis ( $S \approx 1$ ), while growth ( $G = 0.017$ ) and fecundity values are very low ( $F = 0.001$ ). The elasticity values from one year to another were slightly different owing to small between year changes in fecundity, growth and survival. Mean elasticity for all populations in all years showed the same pattern, high survival ( $S_{\text{mean}} = 0.982$ ), and low growth ( $G_{\text{mean}} = 0.017$ ) and fecundity values ( $F_{\text{mean}} = 0.001$ ).

### 3.8. Life table response experiment (LTRE)

This analysis allowed us to identify the demographic processes (stasis, growth, fecundity and retrogression) that have the greatest impact on the mean values of  $\lambda$  when the matrices of all populations for all years (12 matrices) were taken into account. Using this analysis it was possible to determine that stasis made the highest contribution to variations in the values of  $\lambda$ , for both annual matrices and for the mean matrix. The population with the highest negative impact on mean  $\lambda$  was Maurilio, 1997. This value was a result of the death of individuals of adult 4 size class. Variations in the importance of demographic processes between years and populations were relevant (Fig. 4). Variation is also observed when popu-

lations and classes for each population and year are considered. Although the most important process is stasis of adults 3 and 4 size classes (Fig. 5), for some populations and years other factors stand out. For example, in the Cecilia population (1997) retrogression was the main factor causing  $\lambda$  to decrease (Fig. 5). The growth of individuals had less impact on  $\lambda$  and fecundity had the lowest values. The importance of the processes for all the populations resides in the larger size classes (adults 3 and 4). Deviations in the values of  $\lambda$  resulting from the behaviour of the other size classes (seedling, juvenile, adults 1 and 2) were very low.

## 4. Discussion

The highest recorded density in this study (1016 individuals/ha, Jardín population) was low compared to the densities of this species in more northern populations in Mexico (e.g., state of Hidalgo, 2000 individuals/ha, Jiménez-Sierra pers. obs.). This could be a result of a natural decrease in density or perhaps a consequence of the disturbance of the original populations over time; historical records suggest that the latter is the case (Meyrán, 1980).

The mean DI for all populations is 26.2, indicating these habitats have been subjected to moderate anthropogenic disturbance (Martorell and Peters, 2005). The populations of Maurilio and Agua el Burro exhibit a more severe disturbance. The areas where these populations are found were heavily used as pasture until the 1970s, and soil erosion, resulting from the loss of plant cover is currently the main problem. Habitat deterioration is lower for the other populations and is caused by human activities, even though there are signs of grazing by goats at all sites, and browsing by donkeys at Cielo and Agua el Burro. There is no relationship between the degree of habitat disturbance and the values of  $\lambda$  or population density. This is because as long as no damage is inflicted directly on the adults, they can persist for many years, even when the habitat has been notably altered and the rest of the shrubby vegetation has almost disappeared. The main problem at these sites is the loss of suitable microhabitats for the establishment of new individuals. The conditions of disturbance that are found at Roberto cause problems for the survival of the populations of *E. platyacanthus*, because this site was subjected to intense grazing for many years. Grazing has recently been halted, but the barrel cacti now face the problem of competition with shrubs that tend to grow over individuals. A similar situation has been reported for *M. hernandezii*, where the complete exclusion of herbivores did not help its population growth (Ureta, 2006).

Although *Echinocactus platyacanthus* has been described as a plant having monopodial growth (Gibson and Nobel, 1986; Bravo-Hollis and Sánchez-Mejorada, 1991; Anderson, 2001), in the Zapotitlán Valley we found multi-stemmed individuals (14.6%). This appears to be the consequence of physical anthropogenic damage that causes the loss of the apical meristem (Gibson and Nobel, 1986) and the production of new heads or branches. However, multi-stemmed individuals may also be a natural pattern of growth as seen in other species of barrel cacti such as *E. horizontalis* and *E. polycephalus* (Anderson, 2001).

**Table 4 – Transition matrices by site and year for *Echinocactus platyacanthus* populations**

Roberto 1997										Maurilio 1997										Maurilio 1998										Cecilia 1997									
Seed	S	J	A1	A2	A3	A4	W	$V_i$	$\lambda$	Seed	S	J	A1	A2	A3	A4	W	$V_i$	$\lambda$	Seed	S	J	A1	A2	A3	A4	W	$V_i$	$\lambda$	Seed	S	J	A1	A2	A3	A4	W	$V_i$	$\lambda$
Seed	0	0	0	0	0	0	2E-05	1.0000	±0.03	0	0	0	0	0	0	0	9E-08	1.0000	±0.03	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
S	0.5	0	0	0	0	0	0.0311	0.0311	±0.03	0.8	0	0	0	0	0	0	0.0311	0.0311	±0.03	0.8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
J	0	0.18	0.73	0	0	0	0.0114	5.0045	±0.03	0.2	0.63	0	0	0.04	0.03	0	0.0114	5.0045	±0.03	0.2	0.63	0	0	0.04	0.03	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A1	0	0	0	0.99	0	0	0.1981	7.5192	±0.03	0	0.30	0.68	0	0	0	0	0.1981	7.5192	±0.03	0	0.30	0.68	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A2	0	0	0	0.01	0.86	0	0.0138	7.8577	±0.03	0	0	0.28	0.08	0.05	0	0	0.0138	7.8577	±0.03	0	0	0.28	0.08	0.05	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A3	0	0	0	0	0.07	0.99	0.0944	15.6472	±0.03	0	0	0	0	0.06	0.9	0.33	0.0944	15.6472	±0.03	0	0	0	0	0.06	0.9	0.33	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
A4	0	0	0	0	0	0.01	0.6511	14.0015	±0.03	0	0	0	0	0	0.02	0.33	0.6511	14.0015	±0.03	0	0	0	0	0	0.02	0.33	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
$m_i$	0.4	0.09	0	0.07	0	0.001				0	0.07	0.039	0.04	0	0.33					0	0.07	0.039	0.04	0	0.33					0	0.07	0.039	0.04	0	0.33				
Roberto 1998										Maurilio 1998										Cecilia 1998																			
Seed	0	0	0	0	0	0	1E-10	1.0000	±0.09	0	0	0	0	0	0	0	9E-07	1.0000	±0.09	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
S	0.5	0	0	0	0	0	2.51E-07	2.51E-07	±0.09	0.8	0	0	0	0	0	0	2.51E-07	2.51E-07	±0.09	0.8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
J	0	0.1	0.88	0	0	0	5.07E-07	4.3000	±0.09	0	0.2	0.79	0	0	0	0	5.07E-07	4.3000	±0.09	0	0.2	0.79	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A1	0	0	0.13	0.8	0	0	5.02E-07	1.6538	±0.09	0	0	0.05	0.65	0	0	0	5.02E-07	1.6538	±0.09	0	0	0.05	0.65	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A2	0	0	0	0.1	0.5	0	1.17E-07	2.1500	±0.09	0	0	0	0.12	0.80	0.03	0	1.17E-07	2.1500	±0.09	0	0	0	0.12	0.80	0.03	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
A3	0	0	0	0	0.42	0.85	0	2.2012	±0.09	0	0	0	0	0.12	0.86	0	2.2012	±0.09	0	0	0	0	0.12	0.86	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
A4	0	0	0	0	0	0.12	1.4675	1.4675	±0.09	0	0	0	0	0	0.01	0.99	1.4675	1.4675	±0.09	0	0	0	0	0	0.01	0.99	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
$m_i$	0.4	0	0.1	0.08	0.04	0.07				0	0.16	0.23	0.08	0	0	0			0	0.16	0.23	0.08	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
Roberto 1997–1998										Maurilio 1997–1998										Cecilia 1997–1998																			
Seed	0	0	0	0	0	0	1.02E-05	1.0000	±0.08	0	0	0	0	0	0	0	5E-07	1.0000	±0.08	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
S	0.5	0	0	0	0	0	0.0214	0.0214	±0.08	0.8	0	0	0	0	0	0	0.0214	0.0214	±0.08	0.8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
J	0	0.15	0.80	0	0	0	0.0130	4.6568	±0.08	0.2	0.71	0	0	0.02	0.01	0	0.0130	4.6568	±0.08	0.2	0.71	0	0	0.02	0.01	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
A1	0	0	0.15	0.90	0	0	0.0283	4.9946	±0.08	0	0	0.17	0.67	0	0	0	0.0283	4.9946	±0.08	0	0	0.17	0.67	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
A2	0	0	0	0.06	0.68	0	0.0054	6.4183	±0.08	0	0	0	0.2	0.83	0.04	0	0.0054	6.4183	±0.08	0	0	0	0.2	0.83	0.04	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
A3	0	0	0	0	0.24	0.92	0	7.5335	±0.08	0	0	0	0	0.09	0.88	0	7.5335	±0.08	0	0	0	0	0.09	0.88	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
A4	0	0	0	0	0.06	0.96	0.9040	5.4912	±0.08	0	0	0	0	0	0.02	0.57	0.9040	5.4912	±0.08	0	0	0	0	0	0.02	0.57	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
$m_i$	0.4	0.05	0.049	0.08	0.02	0.04				0	0.12	0.14	0.14	0.06	0.05	0.17			0	0.12	0.14	0.14	0.06	0.05	0.17			0	0.12	0.14	0.14	0.06	0.05	0.17					
Roberto 1997										Maurilio 1997										Cecilia 1997																			
Seed	0	0	0	0	0	0	1E-06	1.0000	±0.07	0	0	0	0	0	0	0	1E-07	1.0000	±0.07	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
S	0.70	0	0	0	0	0	0.0058	0.0058	±0.07	0.71	0	0	0	0	0	0	0.0058	0.0058	±0.07	0.71	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
J	0	0.30	0.92	0	0	0	0.0222	0.9863	±0.07	0.24	0.91	0	0	0	0	0	0.0222	0.9863	±0.07	0.24	0.91	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
A1	0	0	0.04	0.91	0	0	0.0104	1.8720	±0.07	0	0.09	0.83	0.04	0	0	0	0.0104	1.8720	±0.07	0	0.09	0.83	0.04	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
A2	0	0	0	0.07	0.91	0	0.3852	2.3852	±0.07	0	0	0.08	0.76	0.03	0	0	0.3852	2.3852	±0.07	0	0	0.08	0.76	0.03	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
A3	0	0	0	0	0.08	0.92	0.6539	2.6539	±0.07	0	0	0	0.20	0.74	0	0	0.6539	2.6539	±0.07	0	0	0	0.20	0.74	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
A4	0	0	0	0	0.88	0.95	0.9062	2.9352	±0.07	0	0	0	0	0.24	0.98	0	0.9062	2.9352	±0.07	0	0	0	0	0.24	0.98	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
$m_i$	0	0.04	0.02	0.01	0	0				0.06	0	0.08	0.00	0	0	0.02			0.06	0	0.08	0.00	0	0	0.02			0.06	0	0.08	0.00	0	0	0.02					

(continued on next page)

**Table 4 – continued**

Roberto 1997		S	J	A1	A2	A3	A4	$\lambda = 1.0005 \pm 0.03$	Maurilio 1997		S	J	A1	A2	A3	A4	$\lambda = 0.9745 \pm 0.08$
Seed	Seed	S	J	A1	A2	A3	A4	$\lambda = 0.9630 \pm 0.07$	Seed	Seed	S	J	A1	A2	A3	A4	$\lambda = 1.000 \pm 0.07$
Seed	Seed	S	J	A1	A2	A3	A4	$\lambda = 0.9630 \pm 0.07$	Seed	Seed	S	J	A1	A2	A3	A4	$\lambda = 1.000 \pm 0.07$
Seed	Seed	0	0	0	220	580	665	$V_i$	0	0	0	0	279	6688	13724	24732	$V_i$
S	2E-07	0.65	0	0	0	0	0	1.0000	1E-07	0.93	0	0	0	0	0	0	1.0000
J	0	0.04	0.73	0	0	0	0	8.0305	0	0.01	0.83	0	0	0	0	0	7.1541
A1	0	0	0.10	0.85	0.01	0	0	19.4593	0	0	0.17	0.77	0.05	0	0	0	7.1589
A2	0	0	0	0.07	0.88	0	0	29.0753	0	0	0	0.23	0.81	0	0	0	7.1623
A3	0	0	0	0	0.08	0.95	0	27.2722	0	0	0	0	0.05	0.88	0	0	21.4916
A4	0	0	0	0	0	0.02	0.96	12.1108	0	0	0	0	0	0.12	0.96	0	21.4990
$m_i$	0.3077	0.18	0.07	0.03	0	0.04	0	$m_i$	0.06	0	0.00	0	0.00	0.10	0	0.00	0.3284
Jardin 1997-1998		S	J	A1	A2	A3	A4	$\lambda = 0.9796 \pm 0.07$	Seed	S	J	A1	A2	A3	A4	$\lambda = 0.9657 \pm 0.07$	
Seed	Seed	0	0	0	230	648	1055	$V_i$	0	0	0	183	3783	7998	15313	$V_i$	
S	7E-07	0.67	0	0	0	0	0	1.0000	1E-07	0.82	0	0	0	0	0	0	1.0000
J	0	0.17	0.82	0	0	0	0	1.7784	0	0.12	0.87	0	0	0	0	0	4.6568
A1	0	0	0.07	0.88	0.01	0	0	4.0344	0	0	0.13	0.80	0.04	0	0	0	4.9946
A2	0	0	0	0.07	0.89	0.00	0	5.6045	0	0	0	0.16	0.78	0.01	0	0	6.4183
A3	0	0	0	0	0.08	0.49	0.03	5.7289	0	0	0	0	0.12	0.81	0	0	7.5335
A4	0	0	0	0	0	0.45	0.96	6.2391	0	0	0	0	0	0.18	0.97	0	5.4912
$m_i$	0.15385	0.11	0.05	0.02	0	0.02	0	$m_i$	0.06	0	0.04	0	0.05	0	0.01	0	0.9040
Cielo 1997		S	J	A1	A2	A3	A4	$\lambda = 0.9804 \pm 0.14$	Seed	S	J	A1	A2	A3	A4	$\lambda = 1.003 \pm 0.01$	
Seed	Seed	0	0	0	1860	2901	1593	$V_i$	0	0	0	0	760	1338	1710	$V_i$	
S	4E-07	0.77	0	0	0	0	0	1.0000	6E-07	0.83	0	0	0	0	0	0	1.0000
J	0	0.08	0.88	0	0	0	0	2.7455	0	0.17	0.81	0	0	0	0	0	1.0020
A1	0	0	0.11	0.98	0	0	0	0.4835	0	0	0.06	0.9	0	0	0	0	3.0116
A2	0	0	0	0.02	0.74	0	0	0.0529	0	0	0	0.1	0.89	0.18	0	0	3.0218
A3	0	0	0	0	0.26	0.95	0.25	0.0454	0	0	0	0	0.11	0.81	0	0	3.0270
A4	0	0	0	0	0	0.01	0.75	0.0528	0	0	0	0	0	0.01	0.99	0	3.1658
$m_i$	0.15	0.01	0	0	0	0	0	0.0197	0	0	0.13	0	0	0	1.0E-05	0	0.8822
Cielo 1998		S	J	A1	A2	A3	A4	$\lambda = 0.9990 \pm 0.03$	Seed	S	J	A1	A2	A3	A4	$\lambda = 1.000 \pm 0.004$	
Seed	Seed	0	0	0	959	2707	3245	$V_i$	0	0	0	0	1052	1503	3375	$V_i$	
S	2E-07	0.57	0	0	0	0	0	1.0000	1E-07	0.50	0	0	0	0	0	0	1.0000
J	0	0.07	0.88	0	0	0	0	5.9861	0	0.14	0.87	0	0	0	0	0	3.5000
A1	0	0	0.01	0.8	0	0	0	71.2406	0	0	0.07	0.99	0	0	0	0	7.0000
A2	0	0	0.2	0.86	0	0	0	70.8877	0	0	0	0.01	0.85	0.09	0	0	7.0003
A3	0	0	0	0.14	0.99	0	0	70.3950	0	0	0	0	0.10	0.77	0	0	10.4992
A4	0	0	0	0	0.01	1.00	63.3719	0.9967	0	0	0	0	0	0.05	0.99	0	38.4915
$m_i$	0.36	0.11	0	0	0	0	0	$m_i$	0.357143	0.07	0	0.05	0	0	1.0E-05	0	0.9919



Cielo 1997–1998		Seed S		J		A1		A2		A3		A4		λ = 1.000 ±0.004	
Seed	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	W
S	3E-07	0.67	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1.0000
J	0	0.07	0.88	0	0	0	0.88	0	0	0	0	0	0	0	2.1540
A1	0	0	0.06	0.89	0	0	0.06	0.95	0	0	0	0	0	0	5.3513
A2	0	0	0	0.11	0.80	0	0	0.80	0.06	0.87	0	0	0	0	5.3540
A3	0	0	0	0	0.20	0.97	0.13	0.9023	0.9080	0.10	0.79	0	0	0	6.6734
A4	0	0	0	0	0.01	0.87	1.1834	0.0859	A4	0	0	0	0	0	24.6797
$m_i$	0.26	0.06	0	0	0.02	0	0	0.18	0.10	0	0.02	0	0	0	1.0E-05

S, seedling; J, juvenile; A, adult (t-4),  $m_i$ , mortality. In the first row, seeds per class are given. Values in the main diagonal indicate the probability of stasis, values below the diagonal are transitions or growth, and values above the diagonal indicate regression or loss of biomass from branch death. Reproductive value ( $V_i$ ) and stable size structure ( $W$ ) as seedling newborn equivalents, and instantaneous rates of growth ( $\lambda \pm S.E.$ ) are given.

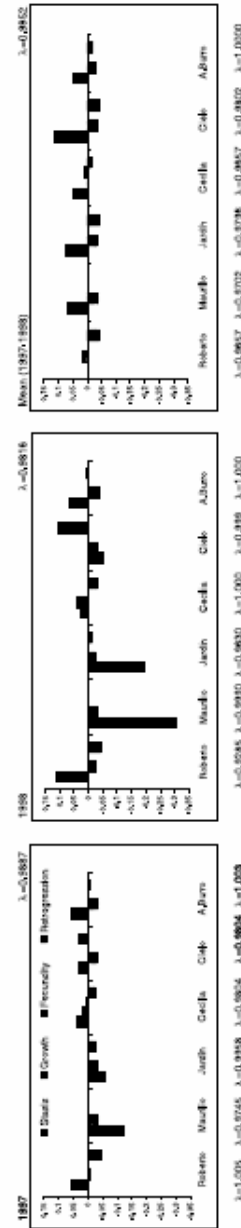


Fig. 4 – Contribution by demographic process (stasis, growth, fecundity and regression) from analyzing the life table response experiments (LTRE) by year (1997 and 1998) and site (Roberto, Mauricio, Jardín, Cecilia, Cielo and Agua el Burro), as well as the mean for both years. Mean values of  $\lambda$  are given in the upper left corner of each graph and population  $\lambda$  values are given under the name of each population. Ascending bars are associated with increases in the values of  $\lambda$ , while descending bars (negative values) are responsible for a decrease of  $\lambda$ .

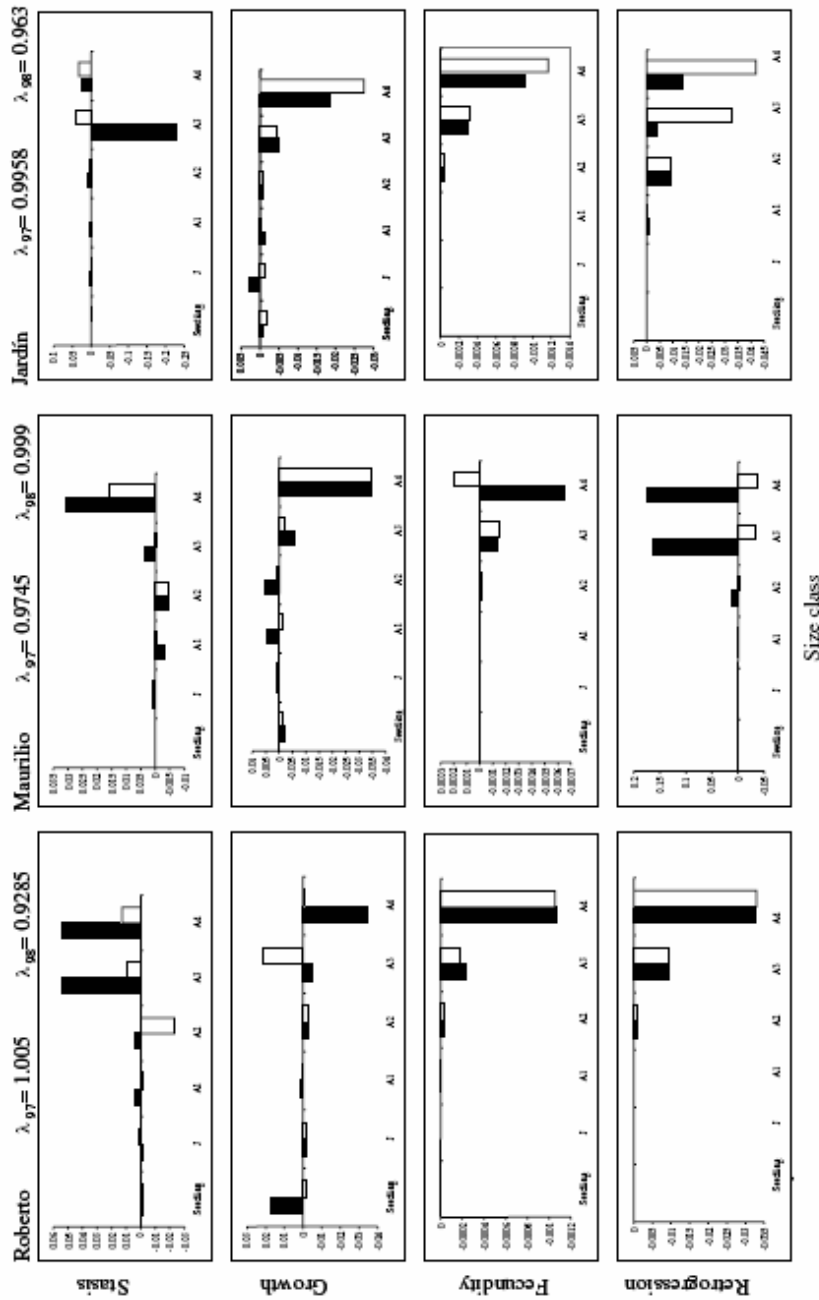
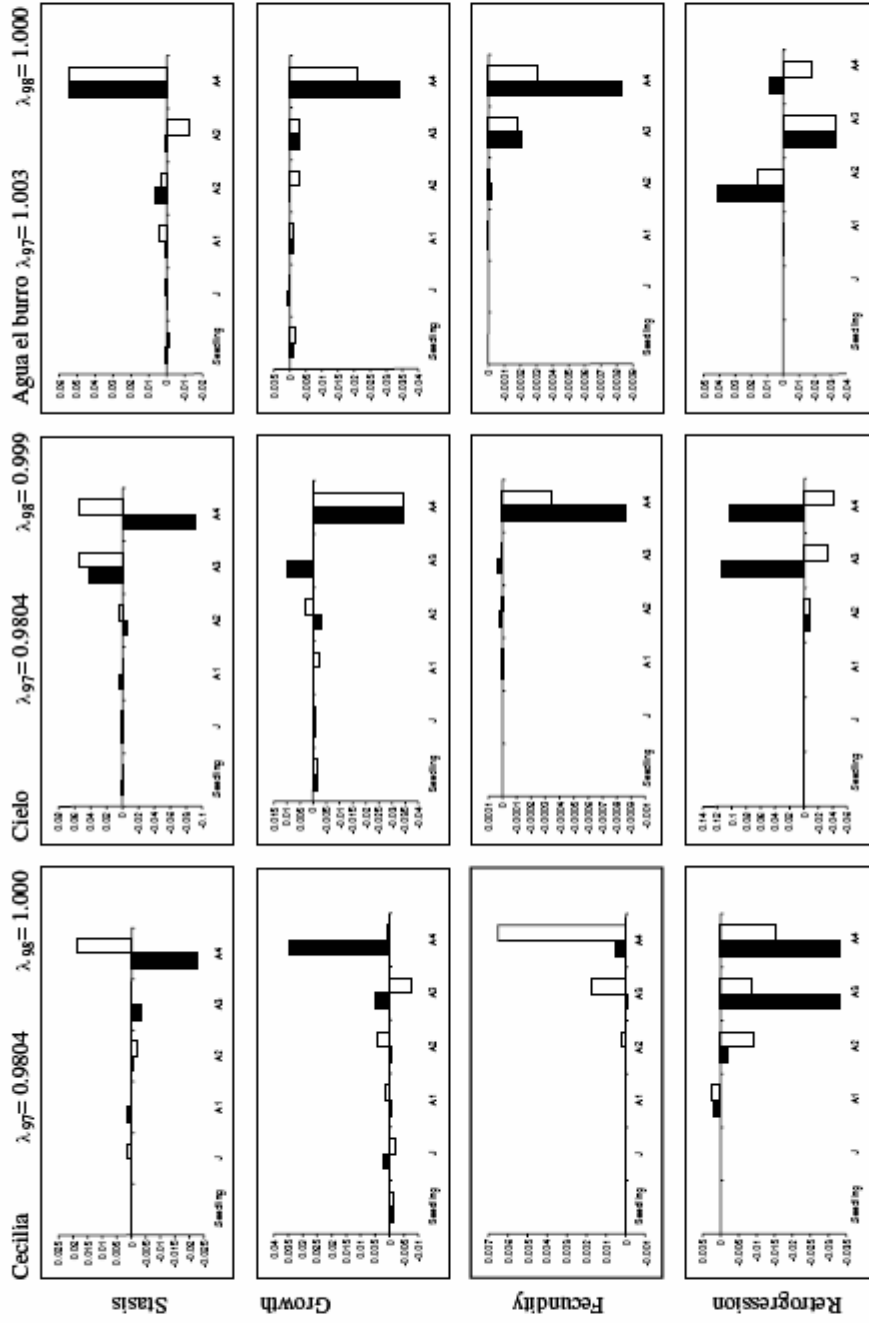


Fig. 5 – Results of the contribution of demographic processes (stasis, growth, fecundity and retrogression) from the analysis of the life table response experiments (LTRE) for each population, year and size class (seedling, juvenile, adult 1, adult 2, adult 3 and adult 4).  $\lambda$  values for year are given above. The size of the bars indicates the importance of the factors. Ascending bars (positive values) are associated with increases in the values of  $\lambda$ , and descending bars with a decrease in  $\lambda$ . The factors that exert a greater influence (larger bars) were always on the left of the graphs, and this coincides with the behaviour of adult 3 and 4 individuals. Changes resulting from contributions in the behaviour of other classes were very small. The main demographic process is stasis for almost all populations (the highest absolute values). Deviations resulting from behavior (survival, growth and reproduction) of the other size intervals (seedling, juvenile, adult 1 and adult 2) are almost undetectable. Solid bars 1997 and empty bars 1998.



Size class

Fig. 5 – continued

The observed spatial distribution appears to respond to the influence of biotic and/or abiotic factors that favour the survival of individuals under nurse plants or rocks that provide microsites for the establishment of seedlings that are protected from insolation, dehydration, trampling and foraging (Gibson and Nobel, 1986; Valiente-Banuet and Ezcurra, 1991; Godínez-Alvarez et al., 1999; Jiménez-Sierra and Jiménez-González, 2002). We found *E. platyacanthus* seedlings established in both cracks between rocks and under the shade of other plants such as *Agave macroacantha*, *Castela tortuosa* and *Acacia coulteri*. Individuals measuring 5 cm in diameter were generally found growing in cracks, which indicates that these sites provide enough protection for the plants to survive the early stages of development.

Another factor that influences the spatial distribution of the individuals is the dispersal of propagules and seeds, and this is related to the activity of seed predators and the characteristics of the reproductive structures. The fruits are dry with woolly tissue and no pulp; seeds are small (ca. 2.5 mm long) lack an aril therefore not attractive to birds or ants. The number of seeds produced per fruit is an order of magnitude greater than values reported for other barrel cacti (Johnson, 1992; Figueira et al., 1994). Although rats, squirrels and other small mammals could be acting as dispersers, it appears that the introduced goats are the main consumers and dispersers given that seeds collected from goat dung were still viable. Germination in the laboratory indicates that under adequate conditions, this species has no trouble germinating and therefore do not depend on dispersers for successful germination.

The observed size structure differs from the expected in stable size distributions. The general pattern observed indicates that individuals in the first classes (seedling, juvenile and adult 1) are less frequent than those of later stages. The most frequent size classes were adult 2 and adult 3. This could indicate that in recent years there has been a decrease in recruitment rate in these populations. However, it is also possible that recruitment cycles or pulses in establishment for this species are supra-annual (Jordan and Nobel, 1979, 1981; Franco and Nobel, 1989; Valiente-Banuet and Ezcurra, 1991; Mandujano et al., 1996), and may be related to climatic factors, or to characteristics intrinsic to the species (Brum, 1973; Steenbergh and Lowe, 1969, 1977).

Seedlings suffered the highest mortality, with recently germinated individuals disappearing a few months after their establishment. This could result from drought intolerance or might be a consequence of predation by vertebrates or insects. The death of adults results primarily from damaged caused by shepherds who expose the inner tissue of plants so their goats can feed. The high mortality of adult 4 individuals at Maurilio in the first year (33% annual) resulted from soil erosion and was also the site with the highest disturbance. The low value of  $\lambda$  in Roberto the second year resulted from the death of adults in all classes. These deaths were probably the result of lack of light since grazing has decreased in this area and shrubs have grown, practically covering individuals of *E. platyacanthus*. The presence of dense grass cover has been reported to decrease population growth rates in other succulent species (Coates et al., 2006).

Values of  $\lambda$  were less than one for 8 of the 12 matrices, but were not significantly different from one. Godínez-Alvarez

et al. (2003) found that for 53% of populations of different species of cacti, values for  $\lambda$  were slightly less than one, and any values over one were slightly greater than one. Our results suggest that these populations of *E. platyacanthus* are close to a stable equilibrium. If recruitment cycles are supra annual for the populations we studied, then the values of  $\lambda$  could eventually increase and reverse a negative tendency.

The summary of the elasticities for demographic processes shows that for all the populations, values for survival ( $S \approx 1$ )  $\gg$  growth ( $G = 0.017$ )  $\gg$  fecundity ( $F = 0.001$ ). It has been proposed that barrel and globose cacti or species with short life cycles could be far from the lower right corner of the triangle where survival is important (Rosas-Barrera and Mandujano, 2002). Our results, however, show that populations of the candy barrel cactus behave in the same way as some columnar species such as *Carnegiea gigantea* (Steenbergh and Lowe, 1977), *Neobuxbaumia tetetzo* (Godínez-Alvarez et al., 1999) and *N. macrocephala* (Esparza-Olguín et al., 2002). Those studies suggest that other factors, such as habitat (Tic-kin and Nantel, 2004), influence the importance of demographic factors and the position of the species within the triangle. It is, interesting that there are small between year variations in all the populations. The LTRE indicate that the variations in the stasis of stages adults 3 and 4 are the main explanatory factors for variations in the values of  $\lambda$ .

However, some local differences require closer observation to determine whether there is any correlation between the observed variation and the environmental or biotic factors that could be influencing demographic processes. A comprehensive approach based on the concept of metapopulations would be useful for visualizing the population dynamics in a given region.

The data obtained indicate the importance of protecting adults in classes 3 and 4, especially in those populations with low values of  $\lambda$ . The conservation of this species can only be achieved if the removal and destruction of adult individuals is stopped, since  $\lambda$  is only just approaching one. The protection of larger adults is also related to seed production since larger individuals produce the most flowers, fruit and seeds. Efforts should also, however, be aimed at preserving the structure of the community that *E. platyacanthus* belongs to since the diversity, density and natural distribution of other plants appears to affect the conservation of the soil and therefore the presence of optimal microhabitats for the survival of seedlings.

The longevity of the barrel cactus, as well as its, slow growth, the fact that larger plants produce more seeds, its low rates of population growth, the degree of habitat disturbance and its constant use as food and forage, imply that if the disturbance is not reduced the population will continue to decrease in size. Therefore, it is necessary to establish mechanisms that would ensure the continued existence of the species and favor its sustainable use.

Among the measures required to promote the conservation of this species are: (a) the establishment of grazing free areas where care is taken to prevent competition of shrubby invader species with *E. platyacanthus*; (b) the collection and storage of seeds from areas that have deteriorated or been subjected to strong grazing pressure, and (c) its cultivation in local greenhouses managed by local inhabitants. The cacti produced could become part of a long term program for

reintroduction into their natural habitat and for commercial sale. These measures should be applied with the support of the local authorities and carried out alongside environmental education programs that allow the inhabitants of the region to gain a broader appreciation for their environment and the sustainable use of this species. The situation of the candy barrel cactus appears to be similar to that of other barrel cacti in Mexico that have yet to be studied, but that are equally exploited and whose density has been decreasing in recent years (e.g. *Ferocactus histrix* and *Echinocactus grusonii*). This study and the protection measures proposed herein, offer a strategy for the protection of similar species of cacti.

### Acknowledgements

This research is part of the doctoral studies of C. Jiménez-Sierra (Facultad de Ciencias, UNAM). Financial support was provided by CONABIO (I009 to LEF); SEMARNAT-CONACYT (0350 to MCM); Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa and DGAPA scholarship to C.J.S. Bianca Delfosse translated the ms. We thank M. Rojas-Aréchiga, R. Torres-Orozco B., M.A. Pérez-Hernández, and R. Cerritos for field and laboratory contributions. We are grateful to Tere Valverde and Jordan Golubov for critical comments on earlier versions of the manuscript. J.G. made Fig. 1.

### REFERENCES

- Anderson, E.F., 2001. The Cactus Family. Timber Press, Oregon, USA.
- Arias, S., Guzmán, U., Mandujano, M.C., Soto Galvan, M., Golubov, J., 2005. Las especies mexicanas de cactáceas en riesgo de extinción. I. Una comparación entre los listados NOM-059-ECOL-2001 (México), La lista Roja (UICN) y CITES. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 50 (4), 100–125.
- Arias-Montes, S., 1993. Cactáceas: Conservación y diversidad en México. In: Gío-Argáez, R., López-Ochoterena, E. (Eds.), *Diversidad Biológica en México*. Sociedad Mexicana de Historia Natural, México, pp. 109–116.
- Bravo-Hollis, H., Sánchez-Mejorada, H., 1991. Las cactáceas de México, vol. II. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Brower, J.E., Zar, J.H., 1979. *Field and Laboratory Methods for General Ecology*. W.C. Brown Co. Publication, Dubuque, USA.
- Brum, G.D., 1973. Ecology of the Saguaro (*Carnegiea gigantea*): phenology and establishment in marginal populations. *Madroño* 22, 195–204.
- Brunet, J., 1967. Geological studies. In: Byer, D.S. (Ed.), *The Prehistory of the Tehuacán Valley Environment and Subsistence*, vol. I. R.S. Peabody Foundation, University of Texas Press, Austin, USA, pp. 66–90.
- Caswell, H., 2000. Prospective and retrospective perturbation analyses: their roles in conservation biology. *Ecology* 81, 619–627.
- Caswell, H., 2001. *Matrix Population Models: Construction, Analysis and Interpretation*. Sinauer, Sunderland, MA, USA.
- Clark-Tapia, R., Mandujano, M.C., Valverde, T., Mendoza, A., 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.
- Coates, F., Lunt, I.D., Tremblay, R.L., 2006. Effects of disturbance on population dynamics of the threatened orchid *Prasophyllum correctum* D.L. Jones and implications for grassland management in south-eastern Australia. *Biological Conservation* 129, 59–69.
- Contreras, C., Valverde, T., 2002. Evaluation of the conservation status of a rare cactus (*Mammillaria crucigera*) through the analysis of its population dynamics. *Journal of Arid Environments* 51, 89–102.
- Cox, G.W., 1981. *Laboratory Manual of General Ecology*. E.C. Brown, Dubuque, USA.
- Dávila, A., Villaseñor, J.L., Medina, R., Ramírez, A., Salinas, A., Sánchez-Ken, J., Tenorio, P., 1993. *Listados florísticos de México. X. Flora del Valle de Tehuacan-Cuicatlan*. Instituto de Biología, UNAM, México.
- de Kroon, H., Plaisier, A., van Groenendael, J., Caswell, H., 1986. Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology* 67, 1427–1431.
- de Kroon, H., van Groenendael, J., Ehrlén, J., 2000. Elasticity: a review of methods and model limitations. *Ecology* 81, 607–618.
- Esparza-Olguín, L., Valverde, T., Vilchis-Anaya, E., 2002. Demographic analysis of a rare columnar cactus (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, Mexico. *Biological Conservation* 103, 349–359.
- Esparza-Olguín, L., Valverde, T., Mandujano, M.C., 2005. Comparative demographic analysis of three *Neobuxbaumia* species (Cactaceae) with differing degrees of rarity. *Population Ecology* 47, 229–245.
- Figueria, J.E., Vasconcellos-Neto, J., García, M.A., Teixeira de Souza, A.L., 1994. Saucocory in *Melocactus violaceus* (Cactaceae). *Biotropica* 26, 295–301.
- Franco, A.C., Nobel, P.C., 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology* 77, 870–886.
- García, E., 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana, UNAM, México.
- Gibson, A.C., Nobel, P.S., 1985. *The Cactus Primer*. Harvard University Press, Cambridge, MA, USA.
- Godínez-Alvarez, H., Valiente-Banuet, A., Valiente-Banuet, L., 1999. Biotic interactions and the population dynamics of the long-lived columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo* in the Tehuacan Valley, Mexico. *Canadian Journal of Botany* 77, 203–208.
- Godínez-Alvarez, H., Valverde, T., Ortega-Baes, P., 2003. Demographic Trends in the Cactaceae. *The Botanical Review* 69 (2), 173–203.
- Guzmán, U., Arias S., Dávila P., 2003. *Catálogo de cactáceas mexicanas*. UNAM, CONABIO, México.
- Hernández, H., Godínez, H., 1994. Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. *Acta Botánica Mexicana* 26, 3–52.
- Horvitz, C.C., Schemske, D.W., 1986. Seed dispersal and environmental heterogeneity in a neotropical herb: a model of population and match dynamics. In: Estrada, A., Fleming, T.H. (Eds.), *Frugivores and Seed dispersal*. Junk Publishers, Dordrecht, pp. 169–186.
- Horvitz, C., Schemske, D.W., 1995. Spatiotemporal variation in demographic transitions of a tropical understory herb projection matrix analysis. *Ecological Monographs* 65, 155–192.
- Horvitz, C., Schemske, D.W., Caswell, H., 1997. The relative "importance" of life history stages to population growth: prospective and retrospective analysis. In: Tuljapurkar, S., Caswell, H. (Eds.), *Structured Population Models in Marine, Terrestrial, and Freshwater Systems*. Chapman and Hall, New York, pp. 247–271.
- Hunt, D., 1992. *Cites. Cactaceae Checklist*. Royal Botanic Gardens, Kew, Surrey, UK.

- IUCN, 1983. Rare, Threatened and Insufficiently Known Endemic Cacti of Mexico. Threatened Plants Committee, Royal Botanic Garden, Kew, UK.
- Jiménez-Sierra, C.L., Sotero, M., Eguiarte, L., 2000. Características edafológicas donde se desarrolla *Echinocactus platyacanthus* en Zapotitlán de las Salinas, Pue. y en Metztlán, Hgo. In: Quintero-Lizaola, R., Reyna-Trujillo, T., Corlay, L., Ibañez-Huerta, A., García-Calderon, N.E. (Eds.), La Edafología y sus perspectivas al siglo XXI, vol. II. Universidad Nacional Autónoma de México, Universidad Autónoma de Chapingo, México, pp. 494–499.
- Jiménez-Sierra, C., Jiménez-González, C., 2002. Heterogeneidad ambiental y distribución de cactáceas en una zona semiárida. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 48 (1), 1–14.
- Johnson, R.A., 1992. Pollination and reproductive ecology of *Acuña cactus*, *Echinomastus erectocentrus* var. *acumensis* (Cactaceae). *International Journal of Plant Sciences* 153, 400–408.
- Jordan, P.W., Nobel, P.S., 1979. Infrequent establishment of seedlings of *Agave deserti* (Agavaceae) in the Northwestern Sonoran Desert. *American Journal of Botany* 66, 1079–1084.
- Jordan, P.W., Nobel, P.S., 1981. Seedling establishment of *Ferocactus acanthodes* in relation to drought. *Ecology* 62 (4), 901–906.
- Lefkovich, L.P., 1965. The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrika* 21, 1–18.
- Leslie, P.H., 1945. On the use of matrices on certain population mathematics. *Biometrika* 33, 183–212.
- Mandujano, M.C., Montaña, C., Eguiarte, L., 1996. Reproductive ecology and inbreeding depression in *Opuntia rastrea* (Cactaceae) in Chihuahuan Desert: Why are sexually derived recruitments so rare? *American Journal of Botany* 83, 63–70.
- Mandujano, M.C., Montaña, C., Franco, M., Golubov, J., Flores-Martínez, A., 2001. Integration of demographic annual variability in a clonal desert cactus. *Ecology* 82, 344–359.
- Martorell, C., Peters, E., 2005. The measurement of chronic disturbance and its effects on the threatened cactus *Mammillaria pectinifera*. *Biological Conservation* 124, 199–207.
- MATLAB, 1994. MATLAB Mathematical Software Version 5.2.0. Tatick, Massachusetts, USA.
- Menges, E.S., 1986. Predicting the future of rare plant populations: demographic monitoring and modeling. *Natural Areas Journal* 6, 13–25.
- Meyrán, J., 1980. Guía Botánica de cactáceas y otras suculentas del Valle de Tehuacán. Sociedad Mexicana de Cactología, México.
- Nobel, P.S., 1978. Surface temperature of cacti, influences of environmental and morphological factors. *Ecology* 59, 986–996.
- Nobel, P.S., 1988. *Environmental Biology of Agaves and Cacti*. Cambridge University Press, Cambridge, USA.
- NOM-059-ECOL-2001. Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de Riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación 6 Marzo de 2002, México.
- Ortega-Baes, P.F., 2001. Demografía de la cactácea columnar *Escontria chiotilla*. M.Sc. Thesis, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Peters, E., Martorell, C., 2000. Conocimiento y conservación de las mamilarias endémicas del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Reporte final, Proyecto R166 ante CONABIO, Mexico.
- Pierson, E.A., Turner, R.M., 1998. An 85-year study of saguaro *Carnegiea gigantea* demography. *Ecology* 79, 2676–2693.
- Rojas-Aréchiga, M., 1995. Estudios sobre la germinación de cactáceas del Valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla. M.Sc. Thesis (Biología) Fac. Ciencias. UNAM, México.
- Rosas-Barrera, M.D., Mandujano, M.C., 2002. La diversidad de historias de vida de Cactáceas, aproximación por el triángulo demográfico. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 47 (2), 33–41.
- Rzedowski, J., 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México.
- Sather, B.E., Bakke, O., 2000. Avian life history and contribution of demographic traits to the population growth rate. *Ecology* 81, 642–653.
- Schemske, D.W., Husband, B.C., Ruckelshaus, H., Goodwillie, I., Parker, M., Bishop, J.G., 1994. Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology* 75, 584–606.
- Schmalzer, J., Reichembacher, W., Rutman, S., 1995. Demographic study of the rare *Coryphantha robbinsorum* (Cactaceae) in southeastern Arizona. *Madroño* 42, 332–348.
- Silvertown, J., Franco, M., Pisanty, I., 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., Franco, M., Menges, E., 1996. Interpretation of elasticity matrices as an aid to management of populations for conservation. *Conservation Biology* 10, 591–597.
- Steenbergh, H., Lowe, H., 1969. Critical factors during the first years of life of saguaro (*Cereus giganteus*) at Saguaro National Monument, Arizona. *Ecology* 50, 825–834.
- Steenbergh, W.F., Lowe, C.H., 1977. *Ecology of the Saguaro: II Reproduction, germination, establishment, growth, and survival of the young plant* National Park Service Scientific Monograph Series, vol. 8. United States Government Printing Office, Washington, DC, USA.
- Steenbergh, W.F., Lowe, C.H., 1983. *Ecology of the Saguaro. III. Growth and Demography*. National Park Service Scientific Monographs Series No. 17. Washington, DC, USA.
- Tickin, T., Nantel, P., 2004. Dynamics of the tropical understory herb *Aechmea magdalenae* in old-growth versus secondary forest. *Biological Conservation* 120, 461–470.
- Trujillo, S., 1984. Distribución geográfica y ecológica de *Echinocactus platyacanthus* un ejemplo de distribución disyunta. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 4, 75–81.
- Ureta, C., 2006. Evaluación del Disturbio Antropogénico Crónico sobre el Comportamiento Demográfico de Dos Especies de *Mammillaria* (Cactaceae), Bachelor Thesis, Fac. Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico.
- Usher, B., 1976. Extensions to models, used in renewable resource management, which incorporate an arbitrary structure. *Journal of Environmental Management* 4, 123–140.
- Valiente-Banuet, A., 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, Mexico. *Journal of Ecology* 79, 961–971.
- Valverde, T., Silvertown, J., 1998. Variation in the demography of a woodland understory herb (*Primula vulgaris*) along the forest regeneration cycle: projection matrix analysis. *Journal of Ecology* 86, 545–562.
- Valverde, T., Quijas, S., López-Villavicencio, M., Castillo, S., 2004. Population dynamics of *Mammillaria magnimamma* Haworth (Cactaceae) in a Mexican lava-field. *Plant Ecology* 170, 167–184.
- Villaseñor, J.L., Dávila, P., Chiang, F., 1990. Fitogeografía del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 50, 135–149.
- Wisdom, J., Mills, S., 1997. Using sensitivity analysis to guide population recovery: Prairie-chickens as an example. *Journal of Wildlife Management* 61, 302–312.
- Zar, H., 1984. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, NJ, USA.
- Zavala-Hurtado, J.A., Diaz Solis, A., 1995. Repair, growth, age and reproduction in the giant columnar cactus *Cephalocereus columna-trajani* (Karwinski ex Pfeiffer) Schumann (Cactaceae). *Journal of Arid Environments* 7, 99–120.
- Zavala, J.A., 1982. Estudios ecológicos en el valle de Zapotitlán, Puebla. I. Clasificación numérica de la vegetación basada en atributos binarios de presencia de especies. *Biotica* 7, 99–120.

#### 4. ECOLOGÍA REPRODUCTIVA Y ESTRUCTURA GENÉTICA DE LAS POBLACIONES DE *Echinocactus platyacanthus* (CACTACEAE) EN LA RESERVA DE LA BIOSFERA TEHUACÁN-CUICATLÁN, MÉXICO.

Cecilia L. Jiménez-Sierra<sup>1</sup>, María del Carmen Mandujano<sup>2</sup> y Luis E. Eguiarte<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Departamento de Biología, DCBS, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, Av. San Rafael Atlixco 186, Col. Vicentina, Iztapalapa, C.P. 0934. México D.F., México. <sup>2</sup>Departamento de Ecología de la Biodiversidad, <sup>3</sup>Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, UNAM, Apartado Postal 70-275, 04510, México D. F., México.  
E-mail: [ceci@xanum.uam.mx](mailto:ceci@xanum.uam.mx)

##### Resumen

En este estudio se analiza la biología reproductiva y la estructura genética de seis poblaciones de la biznaga dulce *Echinocactus platyacanthus* Link et Otto en la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán (México). Las flores son hermafroditas, diurnas, con síndrome melitófilo, abundante polen y escaso néctar, y son polinizadas por himenópteros solitarios. Posee un sistema de apareamiento xenógamo facultativo y un sistema de cruce mixto, aunque con una elevada depresión por autogamia. La probabilidad de paso de una flor a fruto (fruit set) varía entre 0.75 a 0.80 y la de óvulo a semilla (seed set) es de 0.44. Los frutos contienen un gran número de semillas ( $171 \pm 11.03$ ) que exhiben un alto porcentaje de germinación (80%) en condiciones de laboratorio; no obstante, en el campo las plántulas son escasas. Probablemente la dispersión de las semillas es por gravedad, aunque pequeños mamíferos y ganado consumen los frutos. Los análisis de la electroforesis de 12 isoenzimas (19 alelos) sugieren una escasa variabilidad genética. El porcentaje de loci polimórficos ( $P$ ) es de 23.55, el número de alelos por locus ( $A$ ) es de 1.35 y la heterocigosidad observada ( $H_o = 0.0169$ ) es menor a la esperada ( $H_e = 0.0259$ ). El índice de fijación denota una escasez de heterocigos ( $F = 0.463$ ) y la tasa promedio de polinización cruzada en el equilibrio sugiere un bajo entrecruzamiento ( $T_{eq} = 0.402$ ), por lo que es posible que existan cruces entre parientes. La variación genética interpoblacional ( $F_{ST} = 0.003$ ) y el flujo génico estimado ( $Nm = 77.34$ ), sugieren que las poblaciones de esta zona conforman una población panmíctica, lo cual debe estar facilitado por el comportamiento de los polinizadores y los dispersores de semillas. La variabilidad observada es menor a la reportada para otras cactáceas y demás especies con historias de vida semejantes. La estructura genética observada podría explicarse por una reducción en el número de individuos (cuello de botella) o en la variabilidad genética (efecto fundador o deriva génica) tal vez ocasionada por el aislamiento físico y ambiental de las poblaciones de esta zona a partir de la formación del Eje Neovolcánico Transversal (entre 5.2 y 1.6 maap).

Palabras clave: isoenzimas, sistema de apareamiento, sistema de cruce, polinización, variación genética.

## 4.1 INTRODUCCION

Se ha sugerido que las cactáceas constituyen una familia especializada en su polinización ya que sus flores están fuertemente asociadas a la conducta de diversas especies de animales que visitan sus flores (Gibson y Nobel, 1986; Valiente-Vanuet et al., 1996; 2002). Las especies de esta familia son generalmente monoicas y producen flores hermafroditas con androceo y gineceo funcionales. La polinización es generalmente cruzada, aunque existen casos de autopolinización e incluso de agamosperma (producción de semillas sin verdadera fecundación) al menos en *Consolea corallicola* Small (Cariaga et al., 2006). El transporte del polen de una flor a otra requiere de un vector biológico y la importancia de los diversos agentes está relacionada con las características florales de cada especie, con el momento de la antésis y con la distribución espacial de las poblaciones (Gibson y Nobel, 1986).

Las cactáceas columnares generalmente poseen flores con antésis nocturna y síndrome quiroptofílico (*sensu* Faegri y van der Pijl, 1979). Sus flores son tubulares relativamente grandes, de colores claros, aromáticas y con abundante cantidad de polen y néctar (Fleming, 2002; Gibson y Nobel, 1986; Rojas-Martínez et al., 1999; Valiente-Banuet et al., 1996, 1997a, 1997b, 2002) y son polinizadas principalmente por diversas especies de murciélagos (Phyllostomidae: Glossophaginae) (Valiente-Banuet, 2002) y esfíngidos, aunque al amanecer son visitadas también por aves y otros insectos (Arizmendi et al., 2002; Casas et al., 1999; Clark-Tapia y Molina Frenner, 2004; Dar et al., 2006; Fleming 1997; 2002; Fleming et al., 1996; Ibarra-Cerdeña et al., 2005; Rojas-Martínez et al., 1999; Nassar et al., Sahley, 1996 y 2001 y Valiente-Banuet et al., 1996; 1997a; 1997b; 2004; 2005b y 2006, entre otros). Sin embargo algunas cactáceas arborescentes producen flores diurnas como ocurre con los generos *Polaskia* (Otero-Arnaiz et al., 2003a, 2003b), *Myrtillocactus* y *Escontria* (Oaxaca-Villa et al., 2006; Tinocao et al., 2005). Las flores de estas especies son visitadas por diversas especies de insectos (dípteros, abejas y abejorros) y de aves (colibríes). En las cactáceas columnares predomina el sistema de entrecruza, aunque se ha reportada descendencia por autocruza en algunas especies (Clark-Tapia y Molina-Frenner, 2004; Dar et al., 2006; Fleming et al., 1996; Ibarra-Cerdeña et al., 2005, entre otros).



Las cactáceas globosas incluyen varios géneros cuyas flores presentan diversas adaptaciones. *Melocactus curvispinus* Pfeiffer (*Cerrae, Cactoideae*), por ejemplo, es una pequeña globosa, con flores diurnas que presentan síndrome ornitófilico (Nassar y Ramírez, 2004). Sus polinizadores son colibríes (*Leucippus fallax* (Bourcier)) aunque también son frecuentadas por pequeñas abejas (Taylor, 1991; Scobell y Scout, 2002; Nassar y Ramírez, 2004). Esta especie presenta un patrón mixto de cruce, donde el 76% de sus semillas provienen de entrecruzamiento. El género *Mammillaria* constituye un grupo de cactáceas globosas muy importante debido a su gran diversidad ya que tan sólo en México, existen cerca de 127 especies (Guzmán, et al., 2003). Aunque no se ha estudiado su biología reproductiva, estas plantas presentan flores diurnas que van desde unos cuantos milímetros hasta algunos centímetros, de diversos colores según la especie y variedad (blanco, amarillo, rojo o violeta) las cuales presentan síndrome melitófilo.

Las flores del género *Opuntia* (nopales) también presentan síndrome melitófilo; son diurnas, actinomorfas, en forma de tazón, de diversos colores (amarillo, anaranjado, rosa, púrpura, rojo o blanco, según la especie) y poseen numerosos estambres (Anderson, 2001; Bravo Hollis, 1978; Reyes-Agüero *et al.*, 2006). Sus principales visitantes son abejas de diversas especies y al parecer no todas ellas son igualmente efectivas como polinizadores (Grant y Grant, 1979; Osborn *et al.*, 1988; McFerland *et al.*, 1989 y Plasencia, 2003).

La información referente a la biología reproductiva de las cactáceas toneliformes, es escasa. Dos son los géneros principales de cactáceas con esta forma de crecimiento: *Ferocactus* y *Echinocactus*. Sus flores son generalmente amarillas, diurnas, con síndrome melitófilo (actinomorfas, con forma de tazón y gran cantidad de estambres). Las flores de *F. wislizeni* y *F. cylindraceus*, (cactáceas que habitan en el desierto Sonorense) por ejemplo, son visitadas por diversas especies de insectos entre los que se cuentan abejas, dípteros y lepidópteros (McIntosh, 2005). Piña (2000) señala que las flores de *Ferocactus robustus*, una planta toneliforme que forma grandes parches en el valle de Tehuacan-Cuicatlán, son visitadas por diversas especies de abejas (Hymenoptera) entre las que predominan *Ashmeadiella* sp., *Perdita azteca* y *Diadasia* (*aff. rinconis*). El éxito en el paso de flor a fruto en esta especie parece estar relacionado

con la presencia de flores en otros individuos dentro del área de dispersión del polen ( $\approx 15\text{m}$ ). En las tres especies antes mencionadas se presenta entrecruza, aunque algunas flores presentan autopolinización (McIntosh, 2002a; 2002b; Piña 2000).

El estudio de la variación genética de las plantas xerófitas de larga vida es incipiente. De las cerca de 1,600 especies de cactáceas (Gibson y Nobel, 1986) sólo unos 25 taxa han sido sujetos de investigación sobre su diversidad genética (Nassar, 1999; Hamrick *et al.*, 2002; Clark-Tapia, 200; Esparza-Olguín, 2005; Nassar, *et al.*, 2001). Los estudios han estado sesgados a las columnares (Tabla 4.1), en las cuales la polinización y dispersión de semillas se lleva a cabo por animales (aves y murciélagos), que pueden desplazarse hasta 100 Km/día (Horner *et al.*, 1998), lo cual podría favorecer el flujo génico entre las poblaciones por lo que se espera que la diversidad genética intrapoblacional sea alta y que se presente una baja diferenciación interpoblacional, como lo han confirmado los estudios genéticos en este grupo de plantas (Tabla 4.1).

Sin embargo, se cree que especies con diferentes características ecológicas y de historias de vida como ocurre con las cactáceas toneliformes, muestren patrones alternativos de variación genética (Loveless y Hamrick, 1984; Hamrick y Godt, 1989). En general, se espera que al incrementarse los niveles de autocruza, la variación genética intrapoblacional tienda a disminuir y que la diferenciación interpoblacional se incremente. La conducta de los polinizadores y de los dispersores de semillas juegan por lo tanto un papel importante al determinar el flujo génico de las poblaciones (Nassar *et al.*, 2001). Parece ser los principales polinizadores de las especies toneliformes son abejas solitarias cuyos rangos de desplazamiento son mucho menores a los de los murciélagos y las aves. Por ejemplo, Arizmendi (2001) señala distancias de desplazamiento de 5.5 Km para colibríes, mientras que para *Apis mellifera*, éstas son de tan sólo 2.5 Km (Metcalf y Flint, 1974). Sin embargo, para muchas especies se desconoce la conducta de los frugívoros y su papel como depredadores o dispersores potenciales de las semillas.

El movimiento territorial de los colibríes, que actúan como polinizadores de *M. curvispinus* por ejemplo, parece ser un factor importante para determinar el flujo génico, favoreciendo la entrecruza en ciertos parches y la diferenciación genética entre grupos (Nassar y Ramírez, 2004; Nassar *et al.*, 2001) (Tabla 4.1). Estudios realizados con otras

especies de *Melocactus*, muestran que en general este grupo de plantas poseen una baja variabilidad y la diferenciación entre las poblaciones presenta diversos valores que van desde bajos (*M. glaucescens*) a altos (*M. paucispinus*), lo cual puede estar determinado por la distribución y el grado de endemismo de las especies (Tabla 4.1; Lambert *et al.*, 2006; Mota *et al.*, 2006).

Se conoce poco de la biología reproductiva de *E. platyacanthus* a pesar de su importancia económica, ya que se aprovecha como forraje vivo y para consumo humano. El entendimiento de las estrategias reproductivas de esta planta requiere del estudio de su biología floral, fenología reproductiva y de sus mecanismos de polinización, así como de su sistema de apareamiento (cleistógamo, autógamo o xenógamo) y de cruza (auto cruza, entrecruza o mixto) (Harder y Barret, 2006).

La reproducción sexual en *E. platyacanthus* es la única vía para dejar descendientes (obs. personal) y determina, conjuntamente con el comportamiento de sus polinizadores y dispersores, la diversidad genética de la especie (*i.e.*, porcentaje de loci polimórficos, número de alelos por locus, heterocigosis observada y esperada en el equilibrio de Hardy-Weinberg), así como la estructura genética de sus poblaciones (variación dentro y entre las poblaciones).

El objetivo de este trabajo es caracterizar la biología reproductiva y determinar los niveles y patrones de diversidad genética isoenzimática presente en las poblaciones de *Echinocactus platyacanthus* Link et Otto de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán (Puebla), que nos ayuden a fundamentar estrategias tendientes a conservar la diversidad de la especie en la zona de estudio.

Tabla 4.1. Diversidad genética encontrada en estudios con isoenzimas en diversas especies de cactáceas. Se señala la forma de crecimiento, el porcentaje de loci polimórficos (%P), el número de alelos por loci polimórfico (A), la heterocigosis esperada en equilibrio de Hardy-Weiner (He) y la observada (Ho), la variación genética encontrada dentro ( $f$ ) y entre las poblaciones  $\theta$  ( $Gst$ ) y el tipo de polinizador reportado para la especie.

Especie	Crecimiento	P (%)	A	He	Ho	F	? ( $Gst$ )	Nm	Polinizador
<i>Carnegiea gigantea</i> <sup>1</sup>	Columnar	93.3	2.79	0.129		0.057	0.075		Murciélagos, pájaros, abejas
<i>Cereus repandus</i> <sup>1</sup>	Columnar	94.1	3.69	0.242		0.182	0.126		Murciélagos
<i>Escontria chiotilla</i> <sup>2</sup>	Columnar	35.9	1.5	0.134	0.079	9.343	0.74	3.1	Colibríes y abejas
<i>Facheiroa squamosa</i> <sup>3</sup>	Columnar	92.8	2.42	0.401	0.202	0.518			no se sabe
<i>Lophocereus schottii</i> <sup>1</sup>	Columnar	90.3	3	0.145		-0.003	0.242	1.67	Palomilla
<i>Neobuxbaumia macrocephala</i> <sup>4</sup>	Columnar	64.71	2.16	0.335	0.166	0.507	0.017		Murciélagos
<i>Neobuxbaumia mezcalaensis</i> <sup>4</sup>	Columnar	76.47	2.29	0.402	0.336	0.372	0.051		Murciélagos, Androdioécica
<i>Neobuxbaumia tetetzo</i> <sup>4</sup>	Columnar	64.71	2.18	0.307	0.242	0.257	0.075		Murciélagos
<i>Pachycereus pringlei</i> <sup>1</sup>	Columnar	91.7	3.14	0.212		<sup>b</sup>	0.076		Murciélagos, pájaros, abejas
<i>Pereskia guamacho</i> <sup>1</sup>	Columnar	89.5	3.53	0.239		0.18	0.112		Abejas
<i>Pilosocereus aureispinus</i> <sup>3</sup>	Columnar	70.5	2.29	0.284	0.112	0.623	-		Murciélagos
<i>Pilosocereus lanuginosus</i> <sup>1</sup>	Columnar	91.3	3.52	0.274		<sup>b</sup>	0.043		Murciélagos
<i>Pilosocereus machrisii</i> <sup>3</sup>	Columnar	58.9	2.4	0.266	0.144	0.437	0.281	0.782	Murciélagos, pájaros, abejas
<i>Pilosocereus vilaboensis</i> <sup>3</sup>	Columnar	70.5	2.64	0.292	0.207	0.296	-	-	Murciélagos
<i>Praecereus euchlorus</i> <sup>3</sup>	Columnar	66.1	1.94	0.218		0.036	0.128	0.383	no se sabe
<i>Stenocereus eruca</i> <sup>5*</sup>	Columnar	46.2	1.48	0.154	0.04	0.739	0.069	0.3	Esfingidos
<i>Stenocereus griseus</i> <sup>1</sup>	Columnar	100	3.5	0.812		0.145	0.092		Murciélagos, pájaros, abejas
<i>Stenocereus gummosus</i> <sup>6*</sup>	Columnar	81.8	2.1	0.29	0.103	0.608	0.102		Esfingidos
<i>Stenocereus thurberi</i> <sup>1</sup>	Columnar	83.8	3.42	0.201	0.157	0.036	0.128		
Promedio		76.98	2.63	0.28	0.16	0.84	0.15	1.25	
<i>Melocactus albicephalus</i> <sup>7*</sup>	Globosa	7.7	1.2	0.017	0.018				
<i>Melocactus concinnus</i> <sup>8</sup>	Globosa	23.1	1.4	0.066	0.006	0.901	0.022	2.78	Colibríes, abejas
<i>Melocactus curvispinus</i> <sup>9</sup>	Globosa	89.47	3.82	0.145		0.377	0.189		Colibríes, abejas
<i>Melocactus ernestii</i> <sup>7</sup>	Globosa	7.7	1.1	0.009	0.003				
<i>Melocactus glaucescens</i> <sup>7*</sup>	Globosa	25	1.325	0.0625	0.02575	0.579	<b>0.045</b>	<b>2.99</b>	Colibríes, abejas
<i>Melocactus paucispinus</i> <sup>8*</sup>	Globosa	9.98	1.17	0.031	0.008	0.732	0.504	0.2	Colibríes, abejas
Promedio		27.16	1.67	0.06	0.01	0.65	0.19	1.99	

\*= especie endémica; <sup>b</sup> = especie autotetraploide.

Valores tomados de: 1) Hamrick *et al.*, 2002; 2) Tinoco *et al.*, 2005 ; 3) Moraes *et al.*, 2005; 4) Esparza-Olguín, 2005; 5) Clark-Tapia, 2000; 6) Clark-Tapia y Molina, 2003; 7) Mota *et al.*, 2006; 8) Lambert *et al.*, 2006; 9) Nassar *et al.*, 2001.

## 4.2. MATERIALES Y MÉTODOS

### Sitio de estudio

El trabajo se llevó a cabo en la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán, en la región sureste del estado de Puebla, donde se desarrolla un matorral xerófilo (*sensu* Rzedowski, 1978), con un alto porcentaje de plantas endémicas. El clima es semiárido, la temperatura media anual es de 22°C y la precipitación anual es de 380 mm, con una estación lluviosa de junio a septiembre. El suelo es principalmente calcáreo y arcilloso (Brunet, 1967; Jiménez-Sierra *et al.*, 2007).

Se eligieron seis sitios donde se distribuye *E. platyacanthus*. Los sitios distan entre ellos de dos a 40 km (Tabla 4.2). En cada sitio se trazó una parcela de 2,500 m<sup>2</sup> donde se marcaron las plantas de *E. platyacanthus* para ser estudiadas demográfica y reproductivamente. En la periferia de estas áreas se tomaron muestras de tejido vegetativo de diversos organismos (N ≈ 40) para el estudio genético. Las tasas finitas de crecimiento poblacional promedio ( $\lambda$ ) determinadas con el uso de matrices de transición de Leftkovitch para dos años, muestran que aunque éstas no difieren significativamente de uno oscilan entre 0.9657 y 1.0005 (Jiménez-Sierra *et al.*, 2007; Ver Capítulo 3).

Tabla 4.2. Características de los sitios de estudio: localización, número de organismos estudiados, densidad poblacional, porcentaje de individuos ramificados y de organismos reproductivos y lambdas medias ( $\lambda$ ) para los años 1997-1998 (modificado de Jiménez *et al.*, 2007).

Población	Roberto	Maurilio	Jardín	Cecilia	Cielo	A. el Burro
Localización	18°24' 53.4" N 97°25'24.6" W	18°23'03.6" N 97°26'38.4" W	18°20'54.5" N 97°26'06.9" W	18°14' 55.8" N 97°36'36.6" W	18°19'17.6" N 97°33'30.1" W	18°19'11.4" N 97°33' 33" W
Organismos censados	69	146	254	129	75	101
Densidad (ind/ha)	276	564	1016	516	300	404
Organismos ramificados (%)	34.8	4.2	16.1	16.3	10.7	12.9
Organismos con frutos (%)	59.57	50.69	44.49	61.24	50.5	56.44
Lambda media $\lambda$ (E.E)	0.9657 (0.09)	0.9702(0.08)	0.9796(0.07)	0.9657 (0.07)	0.999 (0.03)	1 (0.004)

## Descripción de la especie estudiada

*Echinocactus platyacanthus* es una cactácea toneliforme, conocida como biznaga dulce porque de ella se obtiene un dulce tradicional mexicano llamado acitrón. Es endémica de México y se distribuye en el desierto Chihuahuense, en los estados de Tamaulipas, Nuevo León, Coahuila, Zacatecas, San Luis Potosí, Guanajuato y en los valles de Hidalgo y Querétaro, así como en Puebla y Oaxaca. Las flores emergen de entre la lana del ápice, son diurnas y tienen un diámetro de unos 5 a 7 cm. Son de color amarillo intenso, con pericarpelo y región receptacular indiferenciados. El nectario se encuentra alrededor de la base del estilo. Los estambres son muy numerosos, con filamentos amarillos y anteras de color amarillo (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991). Los frutos son de 4 a 7 cm de largo, y de 1.1 a 1.4 cm de ancho, son alargados, con brácteas largas y lana abundante (Arias *et al.*, 1997). Los individuos generalmente son monopódicos, aunque si se daña el meristemo apical se desarrollan nuevas cabezas o ramas las cuales producen tejido lanoso en su ápice y estructuras reproductoras (flores y frutos). El porcentaje de individuos ramificados en la zona es alto y varía entre sitios (Tabla 4.2).

## BIOLOGIA REPRODUCTIVA

### Características florales

En cinco de los seis sitios de estudio, durante la época de reproducción, se colectaron diez flores de distinto individuos entre las 10 y las 12 horas. Éstas se fijaron en alcohol al 80% y se llevaron al laboratorio. Aquí, con el uso un vernier digital se determinaron las variables morfométricas señaladas en la figura 4.1. Para determinar la presencia de diferencias interpoblacionales en dichos parámetros, se realizó un ANOVA de una vía de efectos fijos sobre cada una de las variables con el sitio como factor (NCSS, 2000).

## Fenología reproductiva

Entre septiembre de 1997 y septiembre de 1998 se realizaron censos mensuales en los que se registró la cantidad de flores y frutos en los individuos de *E. platyacanthus* de las parcelas (Tabla 4.2). Los frutos fueron marcados con pintura de aceite y seguidos a través del tiempo para determinar el tiempo de maduración, así como su persistencia o remoción de la planta madre a través del tiempo. La producción de flores se evaluó en términos del número de flores abiertas presentes en el día del censo. Se colectaron de 16 a 42 frutos de individuos diferentes por sitio, los cuales fueron secados y pesados y se determinó su contenido de semillas.

## Conducta floral

Durante los días 28, 29 y 30 de julio de 1997, en el sitio Cecilia, se realizaron observaciones del comportamiento de 15 flores de distintos individuos (una flor por individuo), desde el momento de la apertura de la flor y hasta su cierre. Cada dos horas se registró la temperatura ambiental, el diámetro del perianto, la apertura de los lóbulos del estigma, el diámetro del área ocupada por las anteras y el porcentaje de anteras con dehiscencia por flor. Otras 15 flores fueron cubiertas con bolsas de organza para evitar que el néctar producido fuera extraído por los insectos. A intervalos de dos horas se intentó extraer el néctar de la cámara nectarial utilizando para ello tubos capilares (Sigma) de 10 $\mu$ L.

## Visitantes florales y patrones de visitas

El 29 de julio de 1997 se llevó a cabo un muestreo y colecta de los insectos visitantes de las flores de *E. platyacanthus* en cinco sitios. Para ello se realizaron observaciones en 10 flores de distintos individuos durante 30 min, a intervalos de dos horas. Los insectos fueron colectados directamente de las flores, sacrificados en cámaras con cianuro y montados en alfileres entomológicos con las etiquetas

correspondientes. Los ejemplares fueron determinados por el Dr. Ricardo Ayala y se encuentran en la colección entomológica de la Estación de campo de Chamela (UNAM).

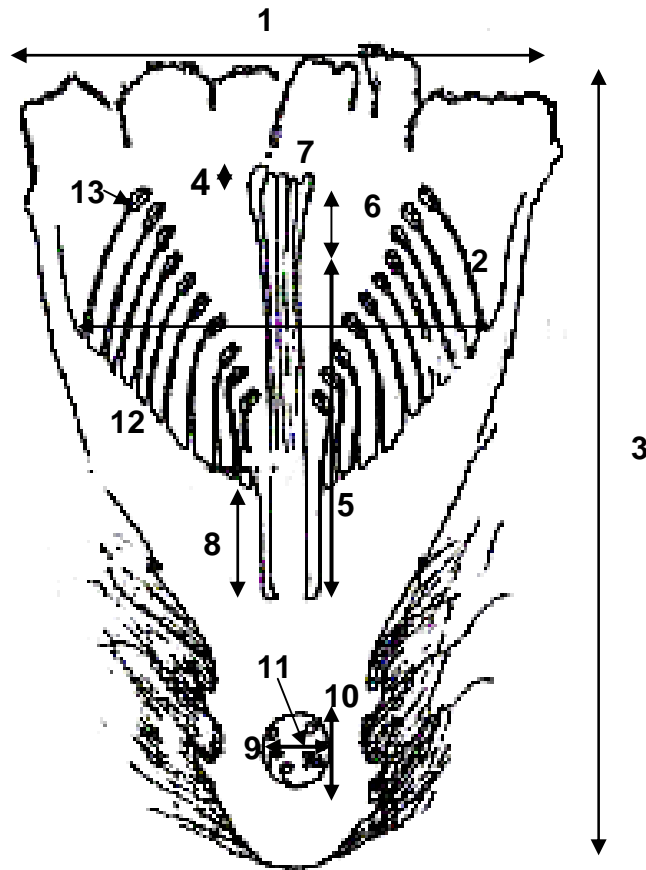


Figura 4.1. Sección longitudinal de la flor de *E. platyacanthus* mostrando las variables morfológicas estudiadas: 1) diámetro del perianto; 2) amplitud de tubo floral; 3) altura de la flor; 4) separación entre el estigma y las anteras; 5) longitud del estilo; 6) longitud de los lóbulos del estigma 7) número de lóbulos del estigma; 8) altura de la cámara nectarial; 9) diámetro ecuatorial y 10) diámetro polar del ovario; 11) número de óvulos; 12) número de estambres; 13) número de granos de polen por antera.



## Sistema de apareamiento

El sistema de apareamiento de la especie se determinó a través del índice de entrecruzamiento (outcrossing index, OCI) y de la proporción de polen/óvulo (Cruden, 1977 y Cruden y Millar-Ward, 1981). El OCI se basa tanto en las características florales, como el diámetro del perianto y la separación espacial entre anteras y el estigma (hercogamia), como en aspectos de la conducta floral, tales como el tiempo transcurrido entre la dehiscencia de las anteras y la receptividad del estigma; así, se dice que hay dicogamia cuando hay separación temporal u homogamia, cuando las funciones femenina y la masculina ocurren simultáneamente (Cruden, 1977) (Tabla 4.3). La relación polen/óvulo está inversamente relacionada con la necesidad de las plantas tanto de atraer polinizadores como de lograr una polinización cruzada. La cantidad de polen tiende a incrementarse en las especies autoincompatibles, a fin de asegurar el éxito en la polinización cruzada (Willson, 1979). El diámetro del perianto y la distancia entre las anteras y el estigma se midieron en el laboratorio. La separación temporal entre la dehiscencia de las anteras y la receptividad del estigma se evaluó en el campo a partir de las observaciones de la marcha floral. El polen por antera fue determinado a partir de la cuenta directa de éste en tres anteras de cinco flores de cada sitio. El número de granos de polen por flor se estimó como el producto del número de granos de polen por antera por el número de estambres de la flor. Para estimar el número de óvulos se realizó un corte longitudinal del ovario y los óvulos fueron contados con la ayuda de un microscopio de disección.

Tabla 4.3. Sistemas de apareamiento en relación al índice de entrecruza de Cruden y a la proporción polen-óvulo (P/O) (Cruden, 1977).

Sistema de Apareamiento	Índice de entrecruzamiento (OIC)	Relación polen/óvulo (P/O)
Cleistógamo	0	4.7:1
Autónomo	1	27.7:1
Autógamo facultativo	2	168.5:1
Xenógamo facultativo	3	796.6:1
Xenógamo obligado	4	5859:1

## Sistema de cruza

Para determinar el sistema de cruza se realizaron cinco tratamientos de polinización controlada en el sitio Cecilia. Para ello se emplearon 67 botones de 40 individuos que abrieron el 5 de junio de 1998. Las polinizaciones se realizaron entre las 12:30 y 15:30 horas, cuando los estigmas presentaron su máxima turgencia (receptividad). Los tratamientos fueron: 1) control: las flores no fueron manipuladas, pero fueron aisladas en bolsas de organza al tercer día, es decir, cuando ya no volverían a abrir; 2) autopolinización natural: las flores fueron embolsadas antes de abrir, para excluir los visitantes florales, pero no fueron manipuladas; 3) autopolinización manual: flores aisladas se polinizaron con la ayuda de un pincel con el polen de sus propias anteras y después se embolsaron; 4) polinización cruzada manual: flores embolsadas fueron polinizadas con polen de otras plantas, distantes al menos 10 m; 5) agamospermia (apomixis): los estigmas se cubrieron con un popote para evitar que el polen se depositara sobre los estigmas.

Transcurridos tres meses (4 de septiembre) se colectaron los frutos y se calculó la proporción de frutos (fruit set), así como el número promedio de semillas por fruto derivadas de cada tratamiento. El índice de autoincompatibilidad (index of self incompatibility, ISI) se estimó tanto para la producción de frutos (fruit-set) (Ruiz-Zapata y Arroyo, 1978) como para la formación de semillas (seed-set) (Jaimes y Ramírez, 1999). El ISI de los frutos se obtuvo dividiendo la probabilidad de paso de flor a fruto del tratamiento de autopolinización manual entre la probabilidad de paso de flor a fruto de la polinización cruzada manual. El ISI de las semillas se obtuvo de dividir la probabilidad de paso de óvulo a semilla de la polinización manual entre la probabilidad de paso de óvulo a semilla de la polinización cruzada manual. Valores del ISI mayores a 0.2 sugieren autocompatibilidad (Ruiz-Zapata y Arroyo, 1978; Nassar y Ramírez, 2004).

## Germinación de las semillas

En 1997, para determinar el porcentaje de germinación bajo condiciones controladas se sembraron 360 semillas de cada sitio en cajas de petri con agar al 16%

(40 semillas por caja). Las semillas fueron desinfectadas con hipoclorito de Sodio al 20% durante 20 min y colocadas en cámaras de crecimiento (Lab-Line Instruments, Inc., 844, Melrose Park Illinois, USA), a 26°C, con luz blanca (R:-FR = 1.73), humedad relativa del 80% y un fotoperíodo luz/obscuridad de 12hrs/12hrs. La germinación se determinó a los 10 días de la siembra, considerándose germinada toda aquella semilla que mostrase una radícula.

## ESTRUCTURA GENETICA DE LAS POBLACIONES

Colecta de material y procedimientos de electroforesis.

Se colectó tejido de las costillas de individuos adultos ( $N \approx 40$  por sitio). Las muestras se mantuvieron a  $-80^\circ \text{C}$  y se llevaron al laboratorio. Sólo se empleó el tejido del clorénquima. Para solubilizar y estabilizar las enzimas se utilizó el buffer de extracción Tris-HCl a un pH de 8.2. Para realizar los análisis, se hicieron pabilos (wicks) de papel cromatográfico saturados con el extracto de las proteínas. Se corrieron electroforesis horizontales en geles de almidón al 10% (Sigma) a  $4^\circ \text{C}$  y con buffer 8 del Sistema de Soltis (pH 7.6 a 8), aplicando una corriente de 60 miliamperes durante un intervalo de 5 a 6 horas. Las enzimas se tiñeron siguiendo las técnicas de Soltis *et al.* (1983). Se trabajó con 8 enzimas que permitieron resolver 12 loci putativos: fosfoglucomutasa (*Pgm-1* y *Pgm-2*), fosfoglucosa-isomerasa (*Pgi-1*, *Pgi-2* y *Pgi-3*), enzima málica (*Me-1* y *Me-2*), esterasa fluorescente (*Fe-1*), menadione reductasa (*Mnr-1*), peroxidasa anódica (*Apx-1*); leucina aminopeptidasa (*Lap-1*) y fosfatasa ácida (*Acph-1*). Los nombres designados a los loci y alelos se basaron en la movilidad relativa de las proteínas. De los 12 loci estudiados, cuatro fueron polimórficos, lo que dio un total de 19 alelos analizados.

### Análisis de los datos de genética de poblaciones

A partir de las lecturas de los geles se calcularon las frecuencias alélicas y se estimaron las siguientes variables: porcentaje de loci polimórficos ( $P$ ), número promedio de alelos por loci ( $A$ ), heterocigosidad observada ( $H_o$ ) y heterocigosidad esperada ( $H_e$ ) de acuerdo al equilibrio de Hardy-Weinberg o diversidad genética ( $H_e = 1 - \sum p_i^2$ ).

Se estimó la diversidad genética dentro de las poblaciones mediante el índice de fijación ( $F = (H_e - H_o) / H_e$ ) que indica si hay desviación de las frecuencias genotípicas observadas con respecto a las esperadas en el equilibrio de Hardy-Weinberg (Wright, 1969); la tasa de polinización cruzada en el equilibrio ( $t$ ), o tasa de entrecruzamiento, calculada como  $t_{eq} = 1 - F / 1 + F$ , la cual varía entre cero, cuando todas

las semillas producidas son producto de autopolinización o cruza entre parientes, y uno, cuando todas las semillas son productos de polinización cruzada (Haldane, 1924; Eguiarte, 1990).

Para estimar la estructura poblacional se utilizaron los coeficientes  $F$  de Wright:  $F_{ST}$ ,  $F_{IT}$ ,  $F_{IS}$ . El coeficiente  $F_{ST}$  constituye una medida de la diferenciación genética sobre las subpoblaciones y siempre tiene un valor positivo que va de cero, cuando la diversidad genética contenida en las poblaciones es igual, a uno, cuando las poblaciones son completamente diferentes. Los coeficientes  $F_{IS}$  y  $F_{IT}$  son medidas de la desviación de las proporciones de Hardy-Weinberg dentro de las subpoblaciones y de la población completa, respectivamente. Los valores positivos de estos coeficientes indican deficiencia de heterocigotos, mientras que los valores negativos indican un exceso de heterocigotos (Hedrick, 2005). Nei (1973), propuso el uso del coeficiente  $G_{ST}$  como una estimación de  $F_{ST}$ , donde  $G_{ST} = (H_T - H_S)/H_T$ , donde  $H_S$  es el promedio de heterocigocidad en Hardy-Weinberg de las subpoblaciones y  $H_T = 1 - \sum p_i^2$  de cualquier número de alelos.

Adicionalmente, se obtuvo la distancia genética de Nei (1972) a partir de la cual se construyó un fenograma de distancias UPGMA (Sokal y Michener, 1958) el cual permite visualizar gráficamente la cercanía o similitudes genéticas existentes entre las poblaciones estudiadas de acuerdo a su variación genética. Finalmente, el flujo génico ( $Nm$ ) se estimó indirectamente a partir de las  $F_{ST}$  ya que  $F_{ST} \approx 1 / (4Nm+1)$  (Hedrick, 2005).

### 4.3. RESULTADOS

#### Características florales

Las flores de *E. platyacanthus* son hermafroditas en todos los individuos de todos los sitios estudiados y presentan un amplio diámetro del perianto y del tubo floral. Las características florales analizadas en las cinco poblaciones estudiadas se muestran en la Tabla 4.4. A pesar de sus semejanzas a nivel global, existen diferencias en algunos parámetros entre los sitios. Las flores de Agua el Burro, por ejemplo, poseen tubos florales más estrechos ( $F=9.74$ ,  $P<0.0001$ ) y largos ( $F=3.53$ ,  $P=0.0137$ ) y lóbulos del estigma más cortos ( $F=3.68$ ,  $P=0.0111$ ); ovario con menor diámetro polar ( $F=4.42$ ,  $P=0.0044$ ), menor número de óvulos ( $F=3.67$ ,  $P=0.0114$ ) y menor número de estambres ( $F=3.46$ ,  $P=0.0152$ ) que las de las demás poblaciones. Sólo en esta población se presentó hercogamia, que se manifestó como una separación espacial entre las anteras más distales y el estigma ( $6.95\text{mm} \pm 0.51$ ). Cada flor presentó un estilo central con 8 a 12 lóbulos en el estigma. El estilo se encuentra rodeado por numerosos estambres. La producción estimada de granos de polen por flor fue  $>238,560$ . Las flores produjeron desde  $263.6$  óvulos  $\pm 70$  (promedio  $\pm$  EE; de aquí en adelante) en el sitio Agua el Burro hasta  $547.6 \pm 68$  en Cecilia (Tabla 4.4).

Tabla 4.4. Características florales en cinco poblaciones de *Echinocactus platyacanthus*

	Roberto media (EE) intervalo (mm)	Jardín media (EE) intervalo (mm)	Cecilia media (EE) intervalo (mm)	Cielo media (EE) intervalo (mm)	A. el burro media (EE) Intervalo(mm)	ANOVA F	P
Diámetro del perianto (mm)	34.712 (1.88) <sup>a</sup> 23.29-45.36	40.35 (1.44) <sup>a</sup> 34.03-46.64	38.73 (1.42) <sup>a</sup> 32.55-44.51	39.00 (2.14) <sup>a</sup> 30.41-48.97	40.98 (1.26) <sup>a</sup> 35.11-45	2.41	0.06
Amplitud del tubo floral (mm)	21.35 (0.78) <sup>b</sup> 18.66-25.16	21.318 (0.71) <sup>b</sup> 15.81-23.53	20.82 (1.03) <sup>b</sup> 14.64-24.58	18.91 (0.99) <sup>b</sup> 14.77-23.13	15.58 (0.51) <sup>a</sup> 13.75-18.71	9.74	<0.0001
Altura de la Flor (mm)	52.26 (1.66) <sup>a</sup> 45.82-59.38	56.08 (1.28) <sup>a b</sup> 50.65-64.5	56.62 (1.12) <sup>a b</sup> 51.57-61.24	56.68 (1.23) <sup>a b</sup> 47.93-61.04	58.53 (1.08) <sup>b</sup> 51.64-63.51	3.53	0.0137
Separación estigma - anteras (mm)	0.74(0.92) <sup>b</sup> -2.08-7.51	-0.84(0.78) <sup>b</sup> -3.94-3.88	0.36(1.19) <sup>b</sup> -4.17-4.64	0.047(1.20) <sup>b</sup> -4.06-5.05	6.95(0.51) <sup>a</sup> 3.94-9.27	11.97	>0.001
Longitud del estilo (mm)	25.99(0.75) <sup>a</sup> 23.33-29.79	26.96 (0.3) <sup>a</sup> 25.33-27.93	26 (0.6) <sup>a</sup> 22.66-28.52	26.46 (0.83) <sup>a</sup> 22.3-30.25	28.67 (0.84) <sup>b</sup> 25.89-32.04	2.65	0.0455
Longitud de lóbulos del estigma (mm)	6.13(0.68) <sup>a b</sup> 3.87-11.1	5.83 (0.64) <sup>a b</sup> 2.79-10.17	7.14 (0.83) <sup>a</sup> 3.39-10.59	5.9 (0.46) <sup>a b</sup> 2.81-7.28	4.17 (0.17) <sup>b</sup> 3.45-4.8	3.52	0.014
Núm.lóbulos del estigma	9.1(0.37) <sup>a b</sup> 8-11	10 (0.44) <sup>a</sup> 8-12	9.4 (0.36) <sup>a b</sup> 8-11	9.5 (0.42) <sup>a b</sup> 8-11	8 (0.44) <sup>b</sup> 8-10	3.68	0.011
Altura cámara Nectarial (mm)	7.42 (0.44) <sup>a</sup> 4.87-9.26	7.46 (0.18) <sup>a</sup> 6.81-8.46	6.58 (0.41) <sup>a b</sup> 3.93-6.88	6.07(0.29) <sup>b</sup> 4.52-6.88	6.69 (0.22) <sup>a b</sup> 5.53-7.54	3.97	0.0077
Diámetro ecuatorial ovario (mm)	4.91 (0.34) 3.41-6.69	5.07 (0.23) 4.4-6.78	5.09 (0.32) 3.93-6.88	5.01 (0.40) 2.84-6.64	4.31 (0.44) 2.6-6.24	0.93	0.45
Diámetro polar ovario (mm)	7.52 (0.44) <sup>a</sup> 5.96-9.71	7.50 (0.30) <sup>a</sup> 6.24-8.81	6.76 (0.48) <sup>a b</sup> 5.39-9.54	7.12 (0.41) <sup>a</sup> 4.25-8.1	5.61 (0.35) <sup>b</sup> 4.51-7.28	4.42	0.0044
Número de óvulos	321.8 (56) <sup>a b</sup> 100-658	457 (74) <sup>a b</sup> 184-928	547.6 (68) <sup>a</sup> 278-826 <sup>a</sup>	341 (42) <sup>a b</sup> 200-520	263.6 (70) <sup>b</sup> 38-626 <sup>b</sup>	3.51	0.0114
Número de estambres/flor	1669.2 (173) <sup>a b</sup> 800-2400	1720.4 (118) <sup>a b</sup> 980-2044	2184 (32) <sup>a</sup> 1624-2772	1847.6 (186) <sup>a b</sup> 976-2744	1426.8 (166) <sup>b</sup> 676-2460	3.46	0.0152
Numéro polen/antera	261.6 (67) 104-752	186.8 (38) 88-369	218.4 (40) 120-488	212.8 (10) 160-260	167.2 (52) 52-596	1.46	0.23
Número polen/flor	436,662.72	321,370.72	476,985.6	391,321.68	238,560.96	-	-
Proporción Óvulo: semilla	0.575	0.203	0.382	0.554	0.516	-	-

Nota: Las letras diferentes por renglón indican diferencias significativas entre las poblaciones para el carácter señalado;  $P < 0.05$ .

## Fenología reproductiva

*E. platyacanthus* presenta flores de durante todo el año, con excepción del mes de marzo. El pico de floración ocurrió entre mayo y agosto, coincidiendo con la época cálida y lluviosa (Figura 4.4). El mayor número de flores se observó en agosto. Sin embargo, en las poblaciones de Cecilia y Roberto se produjeron flores durante la época más fría del año (de diciembre a febrero).

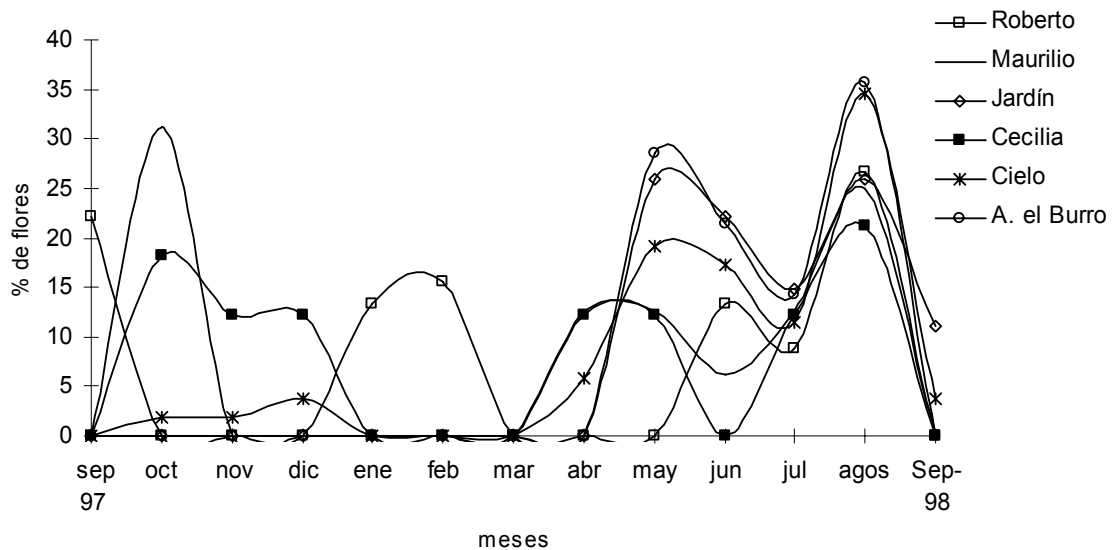


Figura 4.2. Porcentaje de producción de flores por sitios en un año.

Cuando la flor se marchita, el perianto permanece unido al fruto y éste se embebe en el tejido lanoso. Nueve semanas después de la antesis el fruto madura, emerge del tejido lanoso y puede ser fácilmente desprendido. La mayor producción de frutos se presenta entre junio y octubre. Los frutos pueden permanecer adheridos a la planta por varios meses. La mayor remoción de frutos ocurre durante los meses más



secos (enero a mayo), aunque algunos frutos permanecen adheridos a la planta madre hasta por doce meses.

Los frutos maduros tienen un peso seco de  $1.91g \pm 0.05$  (promedio  $\pm$  1EE; de aquí en adelante) y presentan una gran variación en el número de semillas ya que contienen desde 1 a 611, con un promedio general de  $171.25(\pm 11)$ . Existe una correlación positiva entre el peso del fruto y el número de semillas viables ( $r=0.733$ ,  $p<0.001$ ). Casi todos los frutos presentan algunas semillas abortivas (de color rojo y sin contenido) que representan, en promedio, el 13.61% de las semillas producidas.

Las diferencias en la producción de frutos varía entre sitios, esto se deben entre otros factores, a la cantidad de individuos reproductores así como a la diferencia en tamaño de los individuos, ya que aquellos más grandes y con mayor número de ramas producen más frutos. El número promedio de semillas por fruto varía de un sitio a otro, desde  $93 (\pm 16)$  en el sitio Jardín, hasta  $209 (\pm 25)$  en el sitio Cecilia (Tabla 4.5).

Tabla 4.5. Características de los frutos producidos por las plantas de *E. platyacanthus* en condiciones naturales en los distintos sitios.

	Roberto	Maurilio	Jardín	Cecilia	Cielo	A. el Burro	Promedio
Frutos ha/año	4112	6052	10836	20476	8096	7680	57252
Frutos/individuo reproductivo	21.42	20.45	23.97	64.8	22.24	30.98	$30.64 \pm 7.7$
Frutos con semillas(%)	83.3	82.9	76.2	87.5	75	78.6	80.58
Semillas viables /fruto X ( $\pm 1EE$ )	$185(23)^c$	$206(22)^c$	$92.7(16)^a$	$209(25)^c$	$189(24)^c$	$136(17)^b$	$171(11)$

(Letras diferentes indican diferencias significativas; Anova  $P < 0.05$ ).

## Producción de frutos en condiciones naturales

Considerando los frutos colectados en el campo y el número de éstos con semillas, la probabilidad de que una flor se transforme en fruto con semillas (*i.e.* fruit set) es de 0.81. Este valor varió entre 0.75 (sitio Cielo) hasta 0.88 (sitio Cecilia) (Tabla 4.5). Tomando en cuenta el número de óvulos por flor y el promedio de número de semillas por fruto, la probabilidad de paso de un óvulo a semilla en condiciones naturales fluctuó entre 0.575 en el sitio Cecilia, y 0.203 en el sitio Jardín, con un valor promedio de 0.446 (Tabla 4.4).

## Conducta floral

En *E. platyacanthus* la antesis es diurna, las flores se abrieron por dos días consecutivos y ocasionalmente por tres. Al amanecer, los botones florales emergen parcialmente del tejido lanoso; la antesis comienza en la mañana (~10:00h) y el perianto alcanza su apertura máxima a las 14:30 h, al tiempo en que se registran las más altas temperaturas (33°C). El cierre de las flores es gradual; inicia a partir de las 16:30 horas y concluye al oscurecer, alrededor de las 19:00 horas (Figura 4.3a). Al comenzar la antesis, los estambres se encuentran inclinados hacia el centro, con las anteras dirigidas hacia el estilo. Entre las 12:00 y 16:00 horas los filamentos permanecen erectos y vuelven a inclinarse hacia el centro antes de que la flor cierre. La dehiscencia empieza 30 min después de la apertura de la flor. El porcentaje de anteras dehiscentes se incrementa en el transcurso del día. Treinta minutos después de la apertura floral, el 25% de las flores muestra los lóbulos del estigma receptivos (turgentes); este porcentaje se incrementa a un 38% a las 12:30 horas y alcanza cerca del 100% alrededor de las 14:30 (Figura 3b). Esta misma secuencia se repite el durante segundo y a veces hasta el tercer día. Las flores senescentes, presentan los lóbulos del estigma inclinados hacia abajo, haciendo contacto con las anteras.

En lo que se refiere a la cuantificación del néctar, éste solo se obtuvo de algunas de las flores (6% del total). El volumen de néctar varió entre 8 y 10  $\mu$ l por flor. El pequeño volumen de néctar no permitió determinar su concentración de azúcar.

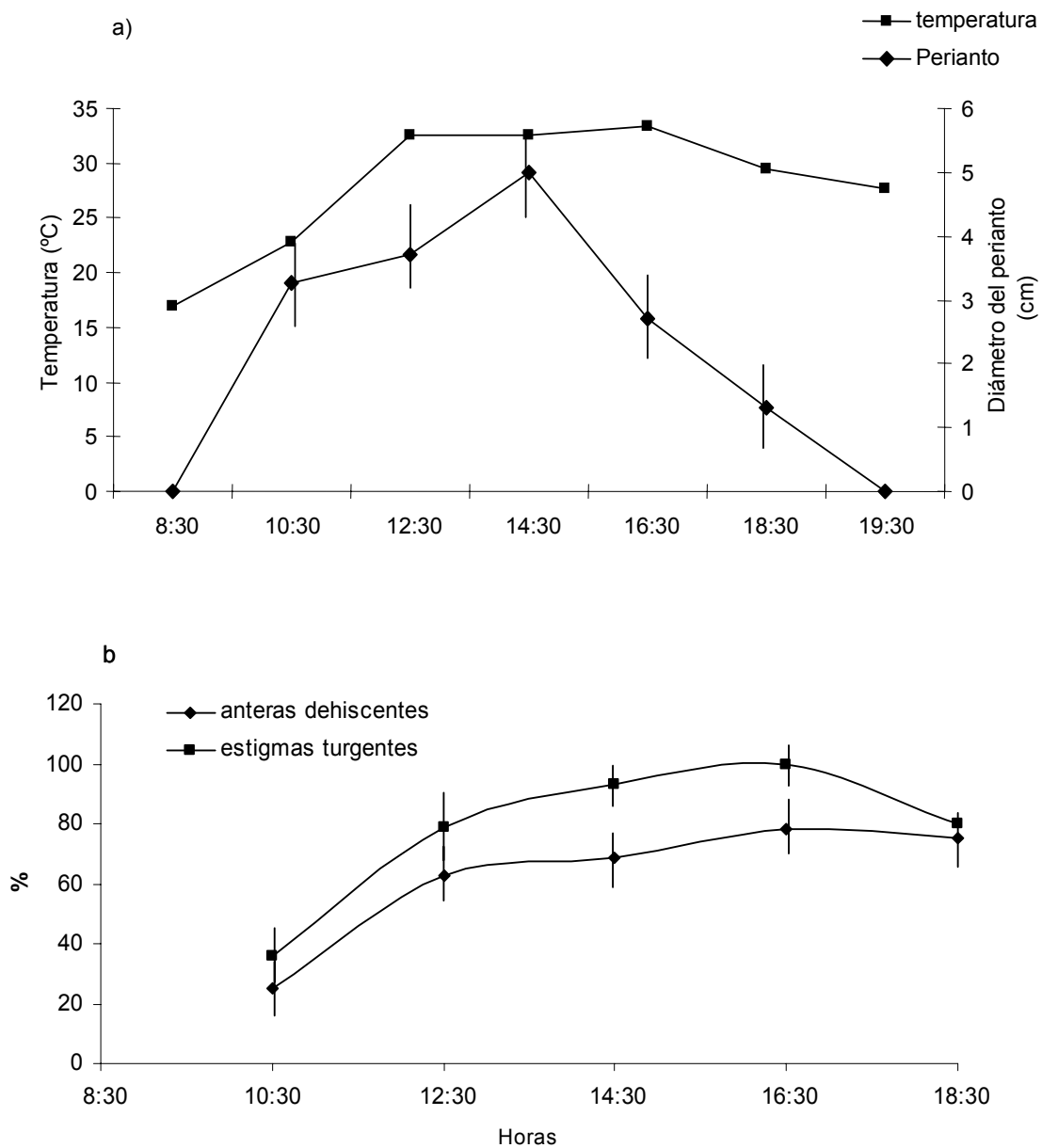


Figura 4.3. Comportamiento de las estructuras florales (media $\pm$ 1EE) en el primer día de antesis: a) apertura del perianto y temperatura ambiental; b) porcentaje de flores de *E. platyacanthus* con los lóbulos del estigma turgentes y porcentaje de anteras dehiscentes por flor a lo largo del día (Sitio Cecilia;  $N=15$  flores).

## Visitantes florales y patrones de visitas

El número de especies observadas y la frecuencia de visitas a las flores en un mismo día presentan variaciones entre los sitios (Tabla 4.6). En total se observaron diez especies de visitantes florales. Los himenópteros, con cinco especies, constituyen el grupo más abundante. La abeja *Perdita* sp. realizó el 66.67% del total de las visitas, seguida por *Ashmeadiella* sp., *Diadasia rinconis* y *Plabeia frontalis* (Friese) con el 9.52% respectivamente y finalmente *Lasioglossum (Dialectus)* sp. con el 4.76%. La mayor actividad de estas abejas coincide con la apertura máxima del perianto, aunque se observó una sucesión en la frecuencia de las visitas. *Perdita* sp. fue más abundante hacia las 12:00 h, mientras que *Diadasia rinconis* y *Lasioglossum* manifiestan su máxima actividad entre las 14:00 y 16:00 horas. Por otra parte, *Ashmeadiella* sp. y *Plabeia frontalis* presentaron dos picos de actividad, la primera a las 10:00 y 16:00 h y la segunda a las 12:00 y 16:00 h (Figura 4.4). Las abejas pueden ser polinizadores potenciales, ya que las hembras colectan activamente polen en sus corbículas y tanto éstas como los machos, al quedar cubiertos de polen, lo transportan activamente de una flor a otra.

Las hormigas y los escarabajos, por su parte, no pueden ser considerados como polinizadores, ya que entran a las flores entre los segmentos del perianto y no cargan polen. Se observó a acrídidos, formícidos y coleópteros alimentándose de pétalos, estambres y polen de las flores, por lo que pueden ser considerados como depredadores. En el sitio Cielo el día del censo no se registró ningún polinizador y en los otros sitios se presentaron de una (Maurilio) a tres especies de polinizadores (A. el Burro) (Tabla 4.6).

## Sistema de apareamiento

De acuerdo con las características de las flores, el sistema de apareamiento de *E. platyacanthus* estimado a través del índice de entrecruzamiento OCI (Cruden, 1977), parece ser del tipo xenógamo facultativo ya que: a) el diámetro de las flores es mayor de 6 mm; b) existe homogamia o sincronización temporal en la función femenina y

masculina, y c) no hubo separación espacial entre los lóbulos del estigma y las anteras, a excepción del sitio Agua el Burro, en que se observó hercogamia (separación espacial de las anteras y los lóbulos del estigma). Además, antes de la senescencia floral, los lóbulos del estigma se encuentran prácticamente tocando las anteras, lo que tal vez propicia la autopolinización al final de la antésis. El promedio de granos de polen por flor fue de  $341,042 \pm (1EE) 28,120$  y el número de óvulos por flor fue de  $386 \pm 30$  (Tabla 4.4), por lo que la proporción polen/óvulos fue de 883:1, lo que también sugiere un sistema xenógamo facultativo, es decir que aunque se presenta autopolinización, el mayor éxito reproductivo se obtiene por entrecruza.

Tabla 4.6. Visitantes florales de *E. platyacanthus* por sitio (29 de julio de 1997) en la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. (N =10 flores de distintos individuos/sitio).

	Roberto	Maurilio	Cecilia	Cielo	A. el Burro	Total
1 <i>Ashmeadiella</i> sp.	0	1	0	0	1	2
2 <i>Diadasia rincones</i> Cockerell	0	0	0	0	2	2
3 <i>Lasioglossum (Dialectos)</i> sp.	1	0	0	0	0	1
4 <i>Perdita</i> sp.	4	1	8	0	1	14
5 <i>Plabeia frontalis</i> (Friese)	0	0	2	0	0	2
6 Formicidae sp. 1	0	0	1	1	0	2
7 Formicidae sp. 2	0	0	2	0	0	2
8 Scarabeidae sp. 1	0	0	2	0	0	2
9 Scarabeidae sp. 2	0	0	1	1	0	2
10 Acrididae	0	4	5	3	11	23
Numero de visitantes	5	6	21	5	15	52
Especies visitantes	2	2	7	3	3	9
Número de especies polinizadoras	2	1	2	0	3	5
Número de especies depredadoras	0	1	5	3	1	5

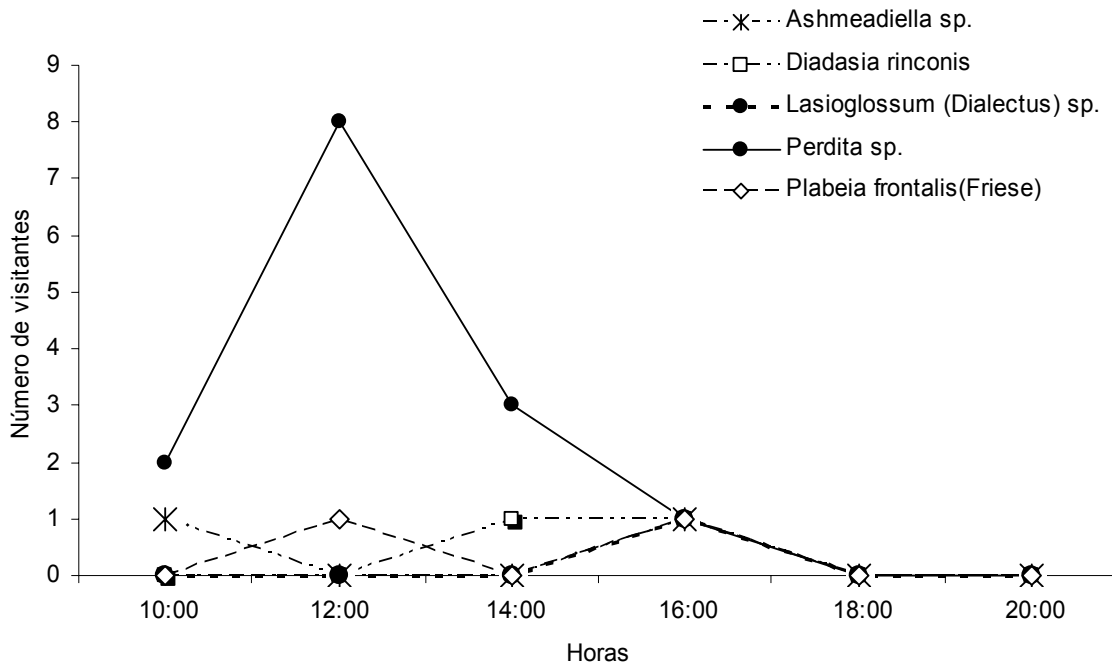


Figura 4.4. Frecuencia de visitas de los polinizadores a través del tiempo, tomando en cuenta las observaciones en un mismo día para 5 sitios (N= 10 flores/sitio de distintos individuos).

#### Sistema de cruce

El sistema de cruce de *E. platyacanthus*, evaluado a través de los experimentos de polinización, indica que no existe agamospermia y sí un sistema de cruce mixto (Tabla 4.7). En el tratamiento de autopolinización natural (flores aisladas y no manipuladas) sólo se obtuvo un fruto con semillas, lo que representa el 6.7% de éxito. Este fruto contenía 126 semillas. En la autopolinización manual el 33% de las flores produjeron frutos, aunque con un bajo número de semillas ( $n < 5$ ). En el tratamiento de polinización cruzada artificial, el 67% de las flores produjeron frutos con 136.25 ( $\pm 64.46$ ) semillas por fruto y en el control, el 75% de las flores produjeron frutos con 152 ( $\pm 41$ ) semillas por fruto. El tratamiento con mayor éxito fue el control, aunque el número de semillas por fruto no difirió significativamente del obtenido en el tratamiento de cruce

artificial. Esto indica que los visitantes florales están actuando como polinizadores eficientes. El índice de auto incompatibilidad a nivel de frutos (ISI=0.495), es mayor a 0.2, lo que indica que la especie es auto compatible, aunque el valor obtenido a nivel de semillas (ISI=0.013) sugiere que el éxito vía autopolinización es considerablemente bajo.

La germinación de las semillas no mostró diferencias entre los sitios y el promedio general fue de 80.37%. Este porcentaje es más alto que el reportado por Rojas (1995) y coincide con el de Rosas-López y Collazo (2004), quienes reportan un porcentaje del 80% de germinación para semillas de esta especie sin tratamiento de escarificación.

Tabla 4.7. Producción de frutos y cantidad de semillas/fruto obtenidos por tratamiento de polinización (a,b,c = diferencias significativas;  $X^2$ ;  $p<0.05$ ), (d, e = diferencias significativas entre tratamientos; ANOVA;  $P<0.05$ ). Se presenta también el índice de auto incompatibilidad (ISI) a nivel de frutos y de semillas.

Tratamiento	N	Relación fruto:flor (fruit-set)	(ISI)	Relación óvulo:semilla (seed-set)	(ISI)	Núm. Semilla/fruto media ( $\pm$ SE)
Apomixis	7	--		-		--
Auto natural	15	0.067		0.47		126
Auto manual	15	0.33 <sup>a</sup>		0.003		1.86 ( $\pm$ 1.17) <sup>d</sup>
Cruza manual	15	0.67 <sup>c</sup>	0.495	0.202	0.013	136.25 $\pm$ (64.46) <sup>e</sup>
Control	15	0.73 <sup>b</sup>		0.394		152 ( $\pm$ 41) <sup>e</sup>

## DIVERSIDAD GENÉTICA

Se resolvieron 19 alelos para todas las poblaciones y loci. El número de alelos presentes por población varía de 14 (Cecilia) a 18 (Cielo). La proporción de loci polimórficos ( $P$ ) de la especie fue de 23.55%, pero este porcentaje varió entre los sitios desde 8.3% en el sitio Cecilia, hasta 33% en el sitio Cielo (Tabla 4.8). El promedio de alelos por locus ( $A$ ) para la especie fue de 1.35 ( $\pm 0.1$ ), fluctuando de 1.2 ( $\pm 0.4$ ) en el sitio Cecilia a 1.5 ( $\pm 0.8$ ) en el sitio Cielo. El número de alelos por locus polimórfico ( $AP$ ) fue de 2.75 ( $\pm 0.3$ ). El número de alelos encontrados por población con respecto a la variación total encontrada en todas las poblaciones (%AI) fue de  $78.95 \pm 3.47$ .

La heterocigosis observada ( $H_o$ ) por población varió entre cero, en el sitio Cecilia y 0.0277 ( $\pm 0.04$ ), en el sitio Roberto, y la heterocigosis esperada según el equilibrio de Hardy-Weinberg ( $H_e$ ) varió de 0.015 ( $\pm 0.4$ ) en Cecilia a 0.0354 (0.05) en Jardín sugiriendo una deficiencia de heterocigos dentro de las poblaciones enlistadas (Tabla 4.8). El índice de fijación  $F$  de Wright (1969) presentó valores positivos que variaron de 0.18 (Roberto) a 1.0 (Cecilia), con un valor promedio de 0.4632 ( $\pm 0.12$ ) para todas las poblaciones. Estos valores indican una deficiencia de heterocigos, tanto en las poblaciones como a nivel de especie (Tabla 4.8).

La tasa de polinización cruzada en el equilibrio de Hardy-Weinberg  $T_{eq}$ , varió de cero en el sitio Cecilia a 0.69 en el sitio Roberto, con un valor promedio de 0.402 para todas las poblaciones, lo que nos indica que una gran cantidad de semillas provienen ya sea de autopolinización o de cruce entre parientes.



Tabla 4.8. Diversidad genética estimada a nivel de población y de especie para *Echinocactus platyacanthus* en la Reserva de la Biosfera de Tehuacán-Cuicatlán:  $N$ , número de individuos muestreados;  $P$ , loci polimórficos;  $A$ , número medio de alelos por locus;  $AI$ , por ciento del número total de alelos identificados presentes por población;  $H_e$ , heterocigosis media esperada en equilibrio de Hardy-Weinberg;  $H_o$ , heterocigosis media observada;  $F$ , índice de fijación de Wright ( $F = (H_e - H_o)/H_e$ ) y  $T_{eq}$ , tasa de polinización cruzada en el equilibrio de Hardy-Weinberg ( $T_{eq} = 1 - F/1 + F$ ).

	$N$	% $P$	$A$	% $AI$	$H_e$	$H_o$	$F$	$T_{eq}$
Roberto	39	25	1.4 ± 0.6	89.47	0.0169±0.008	0.0277± 0.04	0.1826±0.15	0.69
Maurilio	40	25	1.3 ± 0.4	78.95	0.0169±0.008	0.0188± 0.03	0.3789±0.07	0.45
Jardín	36	25	1.4± 0.5	84.21	0.0354±0.05	0.0185±0.04	0.4943±0.26	0.34
Cecilia	32	8.3	1.2 ± 0.4	73.68	0.015± 0.04	0	1	0
Cielo	39	33	1.5 ± 0.8	94.74	0.0197± 0.04	0.0180±0.03	0.3022±0.21	0.54
A. el Burro	40	25	1.3± 0.4	78.95	0.0179± 0.03	0.0180±0.03	0.4209±0.21	0.40
Especie	226	23.55	1.35± 0.1	78.95 ± 3.47	0.0259±0.008	0.0169±0.008	0.418±0.07	0.402

### Estructura genética

En lo que se refiere a la distribución de la variabilidad genética por población, dentro de las poblaciones o entre poblaciones (estructura genética) se observa que los valores del coeficiente de endogamia dentro de las poblaciones  $f$  ( $F_{IS} = 0.4159$ ) y de la variación total en las poblaciones ( $F_{IT} = 0.4154$ ) son positivos y diferentes de cero, lo que indica un exceso de homocigos (o déficit de heterocigos) tanto a nivel de poblaciones como de especie (Tabla 4.9).

La proporción de la diversidad genética encontrada entre las poblaciones,  $G_{ST}$  ( $F_{ST}=0.0032$ ), indica que prácticamente no hay diferenciación entre las poblaciones de *E. platyacanthus* en el espacio geográfico que abarca este estudio (Tabla 4.9).

Tabla 4.9. Valores estimados de los parámetros  $F$  de Wrigth para 4 *loci* polimórficos en seis poblaciones de *Echinocactus platyacanthus* en la Reserva de la Biosfera de Tehuacán-Cuicatlán. Se incluye la media aritmética y el error estándar:  $F_{IS}$ , coeficiente de endogamia dentro de la población;  $F_{IT}$ , Variación total en las poblaciones;  $F_{ST}$ , proporción de la diversidad genética total encontrada entre las poblaciones.

Locus	$F_{IS}$ ( $f$ )	$F_{IT}$	$F_{ST}$ ( $G_{ST}$ )
Pgm1	0.4253	0.4277	0.0042
Pgm2	0.5273	0.5244	0
Pgi1	0.3457	0.3514	0.0087
Pgi3	0.3654	0.3581	0
Promedio	0.4159±0.05	0.4154±0.05	0.0032±0.004

Las distancias genéticas de Nei  $D$ , entre las poblaciones muestran valores cercanos al 0.001, lo cual confirma una muy baja diferenciación genética entre ellas. En la Figura 5, se presenta el fenograma UPGMA, en el que se aprecia la existencia de dos subgrupos de poblaciones, el primero formado por las poblaciones Jardín, Agua el Burro y Cecilia y el segundo por las poblaciones Roberto, Cielo y Maurilio. Los niveles de diferenciación de 0.001 son un orden de magnitud más bajos que los reportados en promedio en la literatura entre las poblaciones de una misma especie (0.057; Crawford, 1989). Es interesante hacer notar que los subgrupos antes mencionados no corresponden con la distancia geográfica que separa a las poblaciones (Tabla 4.10). Por ejemplo, las poblaciones más cercanas, que son Agua el Burro y Cielo, distantes entre sí tan sólo 2 Km, se encuentran en subgrupos diferentes.

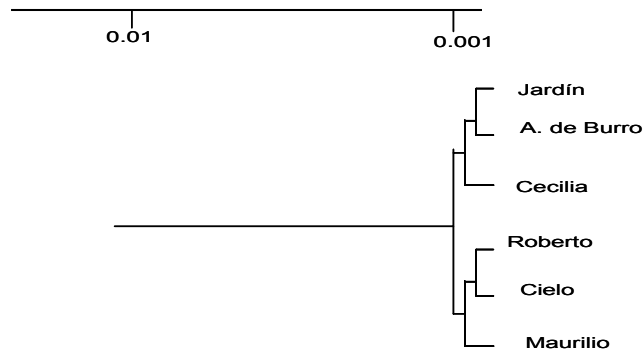


Figura 4.5. Fenograma UPGMA basado en las distancias genéticas de Nei entre las poblaciones de *Echinocactus platyacanthus* de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.

Tabla 4.10. Distancias (Km) en línea recta entre las poblaciones estudiadas

	Roberto	Maurilio	Jardín	Cecilia	Cielo
Maurilio	4.01				
Jardín	7.45	4.08			
Cecilia	26.96	23.10	21.53		
Cielo	17.60	13.94	13.35	9.74	
A. el Burro	17.78	14.11	13.48	9.53	2.1

#### Análisis del flujo génico

A partir de las  $F_{ST}$  se estimó indirectamente el flujo génico entre las poblaciones ( $M_n$ ). El valor promedio obtenido  $M_n = 77.34$ , indica la existencia de un gran flujo génico entre las poblaciones (Harlk y Clark, 1989; Slatkin, 1993; Slatkin y Barton, 1989).

#### 4.4. DISCUSIÓN

Las flores son órganos compuestos cuya complejidad estructural representa adaptaciones para optimizar la reproducción sexual de las plantas. La estructura y arquitectura floral está relacionada con uno o varios eventos que se llevan a cabo durante la producción y dispersión de los gametos o de las semillas (Waser, 1983; Dafni, 1992). Existen, sin embargo, pocos estudios en cactáceas que comparen la morfometría de las flores de diversas poblaciones de una misma especie. Sahley (1996) encontró, por ejemplo, en la cactácea columnar *Weberbauerocereus weberbaueri* diferencias significativas en la longitud de los pétalos, el ovario y el estilo de las flores de diversas poblaciones, lo cual parece estar relacionado con la abundancia y actividad diferencial entre sitios de sus polinizadores potenciales (murciélagos o colibríes). Nassar y Ramírez (2004), reportan también diferencias morfométricas entre las flores de *Melocactus curvispinus* de distintos sitios.

En *E. platyacanthus*, encontramos diferencias interpoblacionales significativas para diez de las trece variables morfométricas florales (Tabla 4.4). La longitud del estilo, por ejemplo, se ha propuesto como un factor importante que determina las probabilidades de entrecruzamiento o autopolinización de las flores, afectando así la adecuación de los individuos (Wyatt, 1983; Dowrick, 1956; Sahley, 1996; Fleming, *et al.* 1994; Nassar y Ramírez, 2004). Esto nos lleva a pensar que en el sitio A. el Burro, en donde la distancia entre las anteras y el estigma de las flores es mayor en comparación con los otros sitios, la autopolinización pudiera ocurrir con menor probabilidad al menos en las primeras horas del día (momento en que se realizó la medición). Sin embargo, para determinar esto con precisión sería necesario realizar experimentos de polinización controlada en cada uno de los sitios. Hasta el momento no sabemos si esto se debe a efectos de plasticidad de la especie o a diferencias genéticas, sin embargo es probable que estas diferencias influyan sobre la adecuación de los individuos.

El análisis isoenzimático no reveló particularidades genéticas en la población de Agua el Burro. Sin embargo puede existir una falta de correlación entre la variación morfológica y la variación genética de las poblaciones, como se ha demostrado en otros

estudios realizados con diversas plantas y animales (Mitton, 1978; Andersson, 1995; Lambert *et al.*, 2006; Neel *et al.*, 1996).

Solamente se obtuvo néctar en el 6% de las flores muestreadas. Esto podría ser explicado por el alto costo de producción de este recurso (Pleasants y Chaplin, 1983; Southwick, 1984; Pyke, 1991). La ausencia de néctar en flores melitófilas ha sido reportada por otros autores (Matías-Palafox, 2006; Piña, 2000; Piña, 2000; Golubov, 2002). Sería interesante llevar a cabo estudios más precisos para determinar la variación inter e intra individual en la producción de néctar y evaluar su impacto sobre la conducta de los polinizadores y el éxito reproductivo de los individuos. Además, es probable que el polen por sí mismo, sea el principal atrayente para los himenópteros cuyas hembras son colectoras activas de este recurso. Las flores de *E. platyacanthus* poseen una vasta superficie cubierta por los estambres ( $\approx 9.83\text{mm}^2$ ) y producen una gran cantidad de polen ( $\approx 341,000$  granos de polen/flor). Esta cantidad es el doble, por ejemplo, de lo que se ha reportado para *Melocactus curvispinus* (Nassar, *et al.*, 2001).

Las variaciones observadas en la frecuencia de visitas a las flores en los distintos sitios podría estar relacionada con factores tales como las condiciones microambientales, la densidad de las flores y su patrón de distribución espacial (Horvitz y Schemske, 1990; Waser, 1983; Spears, 1987; Piña 2000) así como por la fenología de otras especies simpátricas, cuyas flores pudieran representar un recurso para los mismos polinizadores. En el sitio Roberto, por ejemplo, sólo se registraron dos especies de polinizadores. En este sitio, los agaves (*Agave* spp.), cuyas flores producen gran cantidad de néctar y polen (Molina-Freaner y Eguiarte, 2003; Rocha *et al.*, 2005), se encontraban en floración al mismo tiempo que *E. platyacanthus*, y se observó una gran cantidad de himenópteros en la cercanía de sus inflorescencias.

Los géneros de los polinizadores reportados en este trabajo (*Ashmeadiella*, *Diadasia*, *Lasioglossum*, *Perdita* y *Plabeia*) han sido reportados como visitantes especialistas de las flores de las opuntias (Reyes-Agüero *et al.*, 2006) y de *Ferocactus* (Piña, 2000; McIntosh, 2005). Esto nos lleva a pensar que las flores generalistas tienden a ser visitadas por gremios de especialistas (Waser, *et al.*, 1996; McIntosh, 2005). Sin embargo, hace falta valorar la eficiencia de los polinizadores, ya que por ejemplo, de

diez especies de abejas reportadas como visitantes florales de *F. cylindraceus* y *F. wislizeni*, sólo tres actúan como polinizadores efectivos (McIntosh, 2005). Además, es interesante determinar el patrón de visitas de los polinizadores, así como conocer la distancia máxima de traslado del polen, ya que esto repercute directamente sobre los patrones de diversidad genética encontrados dentro y entre las poblaciones. Piña (2000) por ejemplo, señala que el polen de *F. robustus*, que es trasladado principalmente por himenópteros, alcanza una distancia máxima de sólo 15 metros.

La proporción polen-óvulo y el índice de entrecruzamiento (OCI; Cruden, 1977) indican que la especie posee un sistema de apareamiento xenógamo facultativo, esto es que aunque la mayor parte de la descendencia se produce a través de la polinización cruzada, cierta cantidad de semillas es producto de la autopolinización. El contacto de los lóbulos del estigma con las anteras antes de la senescencia floral podría involucrar un fenómeno de hercogamia dinámica, el cual favorece la autopolinización hacia el fin del ciclo de vida de la flor (Nassar y Ramírez, 2004). Aunque la especie es autocompatible, pues presenta un índice de auto incompatibilidad (ISI) menor a 0.2, la baja producción de semillas que se obtiene por este mecanismo sugiere la existencia de depresión endogámica, por lo que sería conveniente realizar pruebas de germinación de las semillas y del desarrollo de los individuos para determinar su adecuación relativa. El único fruto con semillas obtenido por autopolinización natural pudo haber sido el resultado de un error en el aislamiento, aunque también es posible que la autopolinización se presente en algunos individuos de la especie, como McIntosh (2002b) ha reportado para individuos de *F. wislizeni* y *F. cylindraceus*.

La altura mínima de los individuos reproductivos es de 21 cm. Los individuos de mayor diámetro y con mayor número de ramas, producen mayor cantidad de frutos. En los sitios Cecilia y Jardín se registró la mayor cantidad de frutos. Estos sitios, además de contener poblaciones más numerosas también tenían el mayor número de individuos ramificados. Los frutos pueden permanecer por varios meses en la planta madre. El tiempo de permanencia es mayor en los sitios Jardín y Cecilia, en donde el pastoreo es menor. Las cabras parecen ser los principales consumidores de las flores y los frutos y tal vez sean los principales dispersores de las semillas, ya que semillas obtenidas de las excretas de estos animales son capaces de germinar (obs. personal). Mamíferos

pequeños y medianos como ratones, zorras y cacomixtles también pueden consumirlos, aunque es probable que muchas semillas sean dispersadas por gravedad ya que los frutos al madurar son secos y poco atractivos para algunos depredadores.

Existe una gran variación en el número de semillas por fruto, que puede deberse a factores intrínsecos (genotipos, procesos de polinización) o extrínsecos (abundancia y actividad de los polinizadores). Sin embargo, partiendo del número de óvulos por flor y el número de semillas viables por fruto, se puede concluir que el porcentaje de óvulos que se conviertan en semillas viables es bajo, 43.7%, cifra que resulta mayor que la obtenida en los experimentos de polinización natural (control = 39.38%). El alto porcentaje de germinación de las semillas podría estar favorecido por el tratamiento aplicado para desinfectarlas (Nolasco *et al.*, 1996). Sin embargo, experimentos recientes en esta especie indican que se logran porcentajes del 80% de germinación con semillas sin tratamiento alguno (obs. personal).

A pesar de la elevada producción de semillas y de su alta viabilidad en las poblaciones muestreadas las plántulas son muy escasas (Jiménez-Sierra *et al.*, 2007). Nuestros resultados sugieren que la biología reproductiva por si sola no puede explicar el bajo reclutamiento de plántulas. Esto nos lleva a pensar que existen cuellos de botella ambientales relacionados con la falta de condiciones microambientales favorables para la germinación y a la sobrevivencia de plántulas y juveniles (Flores *et al.*, 2004; Jiménez-Sierra y Jiménez-González, 2003) y es probable que se presenten reclutamientos esporádicos (o pulsos) a través del tiempo, como ha sido señalado en otras especies que habitan en ambientes desérticos (Jordan y Nobel, 1979; Franco y Nobel, 1989; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991, entre otros).

En la zona de estudio, la diversidad genética de *E. platyacanthus* es muy baja, ya que tan sólo el 23.55% de los loci son polimórficos ( $P$ ). Estos porcentajes son mucho menores que los reportados para cactáceas columnares ( $P = 76.98\%$ ) y globosas ( $P = 27.16$ ) y sólo se han reportado cifras aún más bajas en especies de *Melocactus* que son endémicas o sólo se cuenta con la información de alguna población con distribución restringida (Tabla 4.1 y 4.11).

El número de alelos por locus polimórfico ( $A=1.35$ ) es también menor al promedio calculado para las cactáceas columnares ( $A=2.63$ ), así como para las globosas ( $A=1.67$ ) (Tabla 4.1 y 4.11). Valores inferiores sólo han sido detectados en algunas especies del género *Melocactus* endémicas como *M. glaucescens*, *M. paucispinus* y *M. albicephalus* (Lambert *et al.*, 2006; Mota, 2006) o en especies que presentan poblaciones aisladas *M. ernestii* (Lambert *et al.*, 2006; Mota, 2006).

La heterocigosidad media esperada según el equilibrio de Hardy-Weinberg ( $H_e=0.026$ ) es un orden de magnitud inferior al promedio encontrado en las cactáceas columnares ( $H_e=0.28$ ) y aunque se acerca más al promedio de las cactáceas globosas ( $H_e=0.055$ ), es también inferior a este (Tabla 4.11) y similar al encontrado en especies con autopolinización ( $H_e=0.025$ ) y en especies endémicas ( $H_e=0.078$ ).

Tabla 4.11. Variación genética encontrada en *Echinocactus platyacanthus* y en grupo de plantas con diversas estrategias de vida en estudios que usan isoenzimas, así como en las cactáceas columnares y globosas estudiadas hasta la fecha.  $P$ , loci polimórficos (%);  $A$ , promedio de alelos por locus;  $H_e$ , heterocigosis media esperada en equilibrio de Hardy-Weinberg;  $H_o$ , heterocigosis media observada;  $F$ , variación genética intrapoblacional y  $G_{ST}$ , variación entre las poblaciones.

Categorías	P (%)	A	He	Ho	F	Gst	Polinizadores
Especies leñosas de larga vida <sup>1</sup>	65	2.22	0.177		0.148	0.084	
Especies de distribución amplia <sup>1</sup>	67.8	2.11	0.257		0.228	0.033	
Especies endémicas <sup>1</sup>	42.5	1.82	0.078		0.056	0.132	
Especies con polinización cruzada (animales) <sup>1</sup>	63.2	2.18	0.211		0.163	0.099	
Especies con dispersión por ingestión <sup>1</sup>	67.8	2.07	0.231		0.208	0.099	
Dispersión por gravedad <sup>1</sup>	61.9	2.48	0.144		0.141		
Especies autopolinizadas <sup>1</sup>	11	1.15	0.025				
Cactaceas Columnares <sup>2</sup>	63.7	2.2	0.244	0.175	0.814	0.165	Murciélagos, aves e insectos
Globosas ( <i>Melocactus</i> ) <sup>2</sup>	27.2	1.7	0.055	0.012	0.649	0.191	Colibríes y abejas
<i>Echinocactus platyacanthus</i> <sup>3</sup>	23.6	1.35	0.026	0.017	0.4159	0.008	Abejas

Tomado de: 1) Hamrick *et al.*, 1992; 2) ver cuadro 4.1; 3) este trabajo



La falta de heterocigos en las poblaciones de *E. platyacanthus* puede ser explicada por la existencia de autopolinización, aunque tomando en cuenta los resultados de los experimentos de polinización controlada (Tabla 4.7), es probable que en su mayor parte se deba a la cruce entre parientes.

La endogamia encontrada en estas poblaciones ( $F_{IS} = 0.416$ ) podría llevar, con el tiempo, a una disminución en los niveles de diversidad dentro de las poblaciones ( $F_{IT}$ ) y a valores altos en la diversidad genética entre ellas ( $F_{ST}$ ). Sin embargo, la cantidad de variación promedio encontrada a nivel de las poblaciones individuales es alta ( $F_{IT} = 0.416$ ) y la diferenciación encontrada entre ellas es el valor más bajo reportado hasta este momento para las cactáceas ( $F_{ST} = 0.008$ ) (Tabla 4.1 y 4.11). Dicho valor indica que prácticamente no existe diferenciación entre las poblaciones.

Es interesante hacer notar que los valores de diversidad y estructura genética de *E. platyacanthus* encontrados en este trabajo no corresponden con lo esperado a partir de sus características de historia de vida: una planta leñosa longeva, con una distribución espacial amplia y necesidad de polinización cruzada mediante vectores animales (Hamrick, *et al.*, 2002; Tabla 4.11), pues los valores obtenidos aquí corresponden más bien con los propios de las especies que presentan autopolinización ( $H_e = 0.025$ ) o son endémicas ( $H_e = 0.063$ ) (Hamrick y Godt, 1990).

Los datos que aquí se reportan acerca de la genética poblacional de *E. platyacanthus* se basan en el análisis electroforético de isoenzimas. Esta técnica es menos sensible a la variabilidad genética que otras que emplean directamente marcadores moleculares. Por ejemplo, Hamrick y Godt (1996) fueron incapaces de detectar mediante el uso de isoenzimas variación genética en algunos individuos de *Consolea corallicola*, una cactácea endémica y en peligro de extinción de Florida; sin embargo, Gordon y Kubisiak (1998) al aumentar el número de individuos estudiados y emplear la técnica de segmentos aleatorios amplificados del DNA (Randomly Amplified Polymorphic DNA, RAPDs) lograron detectar 7 genotipos dentro de la población y, en 2005, Cariaga *et al.* encontraron, mediante el uso de secuencias simples de repetición del DNA (Inter-Simple Sequence Repeat (ISSRs), que el 15.63% de los loci estudiados presentaban polimorfismo.

Entonces, es posible que cierta diversidad genética existente en *E. platyacanthus*, no pudiera ser detectada en este estudio. Sin embargo, hay que considerar que el número de individuos de *E. platyacanthus* analizados ( $N \approx 40$  en cada población) es superior al considerado en otros estudios similares. Además, el número de isoenzimas analizadas ( $N=12$ ) es similar al evaluado por otros investigadores (Nassar *et al.*, 2001; Clark-Tapia y Molina-Freaner, 2003; Lambert *et al.*, 2006; Mota *et al.*, 2006), aunque en algunos estudios este número ha sido mayor ( $N = 17-23$ ; Parker y Hamrick, 1992; Nassar, *et al.*, 2003; Moraes *et al.*, 2005).

Los resultados obtenidos en *E. platyacanthus* muestran, en general, una baja variabilidad genética, un alto grado de endogamia y una escasa diferenciación entre las poblaciones. Estos resultados son similares a los reportados para especies con autopolinización o especies endémicas (Tabla 4.1 y 4.11).

Los altos índices de endogamia estimados en *E. platyacanthus*, llevarían con el tiempo a la diferenciación de las poblaciones, sobre todo si se toma en cuenta que los principales polinizadores son abejas, las cuales posiblemente presentan un desplazamiento restringido. Sin embargo, aunque existe un exceso de homócigos no hay diferencias interpoblacionales importantes, lo que sugiere que las poblaciones de *E. platyacanthus* del valle de Tehuacán pudieron haber pasado por un cuello de botella en el que el número de individuos se redujo y se perdió mucho de su variabilidad genética. Este evento pudo haber ocurrido en tiempos relativamente recientes, ya que hasta el momento no se ha presentado diferenciación entre las poblaciones.

Las poblaciones meridionales de *E. platyacanthus* (Puebla y Oaxaca) pudieron haber quedado aisladas de las poblaciones septentrionales (Querétaro, Hidalgo, Zacatecas, San Luis Potosí, Coahuila, Nuevo León y Tamaulipas) al aparecer el Eje Neovolcánico Transversal. Esta cordillera se formó a través de varios eventos volcánicos sucesivos que se iniciaron en el Plioceno (5.2 a 1.6 maap) y continuaron hasta el Pleistoceno (1.8 a 0.01 maap) (Demant, 1978; Demant *et al.*, 1976; Demant y Robin, 1975). La aparición de ésta barrera geográfica no sólo ocasionó la separación física de las regiones norte y sur del área de distribución de la especie, sino que las condiciones del sustrato volcánico dieron origen a suelos esencialmente ácidos, los cuales son

reconocidos como limitantes para el establecimiento de la especie (Del Castillo y Trujillo, 1997). Este aislamiento histórico geográfico explicaría la existencia de las tres formas distintas de la especie reconocidas por Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991): *Echinocactus platyacanthus* var. *grandis* en la región sur, en los estados de Puebla y Oaxaca (Valle de Tehuacán-Cuicatlán); *E. p.* var. *Platyacanthus*, en los valles intermontanos de Querétaro e Hidalgo (y probablemente de Guanajuato); y *E. p.* var. *Biznaga*, en el Altiplano Norte de México, en los estados de Zacatecas, San Luis Potosí, Coahuila, Nuevo León y Tamaulipas.

Sería interesante complementar este estudio con un análisis de la variación genética de la especie que incluyera a las poblaciones de las otras localidades. Así sería posible determinar la diversidad intra e inter regional, al igual que la diversidad de la especie en su conjunto y determinar si realmente las poblaciones estudiadas han pasado por un cuello de botella genético. El uso de marcadores moleculares permitiría además obtener mayor información sobre cambios directos a nivel del DNA.

## BIBLIOGRAFIA

- Anderson, E.F. 2001. The Cactus Family. Timber Press, Inc. Portland Oregon, U.S.A.
- Arias, S., y S.G. López. 1997. Flora del Valle de Tehuacán. Fascículo 14: Cactaceae. Instituto de Biología. UNAM, México. 146pp.
- Arizmendi, M.C. 2001. Multiple ecological interactions: nectar robbers and hummingbirds in a highland forest in Mexico. *Canadian Journal of Zoology* 79: 997-1006.
- Arizmendi, M.C., A. Valiente Banuet, A. Rojas-Martínez y P. Dávila. 2002. Columnar cacti and the diets of nectar-feeding bats. In: T. Fleming and A. Valiente-Banuet (Eds.), *Columnar cacti and their mutualists: evolution, ecology and conservation*. Tucson: University of Arizona Press, 264–283.
- Awise, J.C. 2004. Molecular markers, natural history and evolution, 2nd edition. Chapman & Hall, New York, USA. 511pp.
- Bowers, E. 1998. Reproductive potential and minimum reproductive size of *Ferocactus wislizeni* (Cactaceae). *Desert Plants* 14(1), 3-7.
- Bravo-Hollis, H. y H. Sánchez-Mejorada. 1978. Las cactáceas de México. Tomo I. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Bravo-Hollis, H. y H. Sánchez-Mejorada. 1991a. Las cactáceas de México. Tomo II. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Bravo-Hollis, H. y H. Sánchez-Mejorada. 1991b. Las cactáceas de México. Tomo III. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Brunet, J., 1967. Geological Studies. In: D.S. Byer (Ed.). *The prehistory of the Tehuacán Valley Environment and subsistence*, Volume I, 66-90. R.S. Peabody Foundation. University of Texas Press, Austin.
- Cariaga, K.A., C.E. Lewis, J. Maschinski, S.J. Wright y J.F. Ortega. 2005. Patterns of genetic diversity in the critically endangered Florida key endemic *Consolea corallicola* small (Cactaceae): Evidence from inter-simple sequence repeat (ISSRs) DNA polymorphisms. *Caribb. J. Sci.* 41(2), 225-233.
- Carrillo A., I.G. 2006. Distribución espacial de clones de *Ferocactus robustus*: consecuencias sobre la reproducción sexual. Tesis de Maestría Biología ambiental. Ciencias Biológicas. 71 pp.

- Clark-Tapia, R. 2000. Estructura genética de dos cactáceas columnares del desierto Sonorense: *Stenocereus gummosus* y *S. eruca* (Cactaceae). Tesis de Maestría. Instituto de Ecología. UNAM. México.
- Clark-Tapia R. y F. Molina-Freaner. 2003. The genetic structure of a columnar cactus with a disjunct distribution: *Stenocereus gummosus* in the Sonora desert. *Heredity* 90: 443-450.
- Clark-Tapia, R. y F. Molina-Freaner. 2004. Reproductive ecology of the rare clonal cactus, *Stenocereus eruca*, in the Sonoran desert. *Plant Systematics and Evolution* 247: 155-164.
- Crawford, D.J. 1989. Enzyme electrophoresis and plant systematics. In: D.E. Soltis and P.S. Soltis (Com.), *Isozymes in Plant Biology*, Dioscorides Press. Portland, OR. 146-164 pp.
- Cruden, R.W., 1977. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* 31: 32-46.
- Cruden R.W. y S. Millar-Ward. 1981. Pollen-ovule ratio, pollen size, and the ratio of stigmatic area to the pollen bearing area of the pollinator: an hypothesis. *Evolution* 35 (5), 964-974.
- Dafni, A., 1992. *Pollination Ecology. A Practical Approach. The Practical Approach Series.* Oxford University Press. New York. 201pp.
- Dar, S., M.C. Arizmendi y A. Valiente-Banuet. 2006. Diurnal and nocturnal pollination of *Marginatocereus marginatus* (Pachycereeae: Cactaceae) in central Mexico. *Annals of Botany* 97(3), 423-427.
- Del Castillo, R.F. y S. Trujillo. 1997. Sobre la naturaleza calcifuga y calcicola en cactáceas II; Comparaciones de germinación y establecimientos en *Echinocactus platyacanthus* y *Ferocactus histrix*. *Cac. Suc. Mex., Soc. Cact. Mex.* 42 (3), 51-55.
- Demant, A., R. Mauvois y L. Silva. 1976. El eje Neovolcánico transmexicano. Excursión No. 4. 3º Congreso Latinoamericano de Geología. México.
- Demant, A. 1978. Características del Eje Neovolcánico Transmexicano y sus problemas de interpretación. *Rev. Int. Geología. UNAM.* Vol II, Núm. 2. México.
- Demant, A. y C. Robin. 1975. Las fases del vulcanismo en México: una síntesis en relación con la evolución geodinámica desde el Cretácico. *Rev. Inst. Geología. UNAM.* 75(1), 70-83.
- Dowrick, 1956. Heterostyly and homostyly in *Primula obconica*. *Heredity* 10: 219-236.

- Eguiarte, L.E. 1990. Genética de poblaciones de *Astrocaryum mexicanum* Liebm. en Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis de doctorado, Centro de Ecología, UNAM.
- Esparza-Olguín, L., T. Valverde y M.C. Mandujano. 2005. Comparative demographic analysis of three *Neobuxbaumia* species (Cactaceae) with differing degrees of rarity. *Population Ecology*. 47: 229-245.
- Faegri, K. y L. Van der Pijil. 1979. The principles of pollination ecology. 3<sup>rd</sup> revised edition. Pergamon Press, Oxford and New York.
- Figueira, J.E., J. Vasconcellos-Neto, M.A. García, M.A y A.L. Teixeira de Souza. 1994. Saucrocy in *Melocactus violaceus* (Cactaceae). *Biotropica* 26: 295-301.
- Fleming, T.H. 2002. Pollination biology of four species of Sonora Desert columnar cacti. In: T. Fleming T. and A. Valiente-Banuet (Eds.), *Columnar cacti and their mutualist: evolution, ecology and conservation*. Tuscon: University of Arizona Press. 207-225 pp.
- Fleming, T.H., M.D. Tuttle y M.A. Horner. 1996. Pollination biology and the relative importance of nocturnal and diurnal pollinators in three species of Sonoran desert columnar cacti. *The Southwestern Naturalist* 41: 257-269.
- Fleming, T. H., S. Maurice, S. Buchmann y M.D. Tuttle. 1994. Reproductive biology and relative male and female fitness in trioecious cactus, *Pachycereus pringlei* (Cactaceae). *American Journal of Botany* 81: 858-867.
- Flores J., O. Briones, A. Flores. y S. Sánchez-Colón. 2004. Effect of predation and solar exposure on the emergent and survival of desert seedlings of contrasting life-forms. *Journal of Arid Environments* 58: 1-18.
- Franco A.C. y P.C. Nobel. 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology* 77: 870-886
- Gibson, A.C. y P.S. Nobel. 1986. *The cactus primer*. Harvard University Press, Cambridge, MA. USA.
- Golubov, F.J., 2002. El dimorfismo en la producción del néctar: Un acercamiento al proceso evolutivo de caracteres florales. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Grant, V. y K.A. Grant. 1979. Pollination of *Opuntia basilaris* and *O. littoralis*. *Plant Systematics and Evolution* 132: 321-325.

- Guzmán, U., S. Arias y P. Dávila. 2003. Catálogo de cactáceas mexicanas. UNAM, CONABIO, México.
- Haldane, J.B.S., 1924a. Mathematical theory of natural and artificial selection. Pt I Trans. Camb. Phil. Scoc. 23: 19-41.
- Haldane, J.B.S., 1924b. Mathematical theory of natural and artificial selection. Pt II Trans. Camb. Phil. Scoc. 23: 158-163.
- Hamrick, J.L. y J. Godt. 1989. Allozyme diversity in plant species. In: A. H. Brown, M.T. Clegg, A.L. Kahler, and Weir, B.S. (Comp.). Plant Population Genetics, Breeding and Genetic Resources, Sinauer Associates, Sunderland. MA. 43-63pp.
- Hamrick, J.L. y M.J.W. Godt. 1990. Allozyme diversity in plant species. In: A.H. Brown, M.T. Clegg, A.L. Kahler and B.S. Weir (Eds.), Plant population genetics, breeding and genetic resources. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, 43-63pp.
- Hamrick J.L y M.J.W. Godt .1996. Effects of life story traits on genetic diversity in plant species. Philosophical Transactions of the Royal Society of London B. Biological Sciences 351: 1291-1298.
- Hamrick, J.L., J.D. Nason y T.H. Fleming. 2002. Genetic diversity in plant species. Philosophical Transaction of the Royal Society of London Series B 351: 1291-1298.
- Hamrick, J.L., J.D. Nason, T.H. Fleming y J.M. Nassar. 2001. Genetic Diversity in Columnar Cacti. In: T.H. Fleming y A. Valiente-Banuet (Comp.). Evolution, Ecology and Conservation of Columnar Cacti and their Mutualists. University of Arizona Press. AZ.
- Harder, L.D y S.C.H. Barrett. 2006. (Eds.). Ecology & Evolution of Flowers Oxford University Press, Oxford, UK.
- Hartl, D. L. y A.G. Clark. 1989. Principles of Population Genetics. Sinauer ass., Inc. Massachusetts. 681pp.
- Hedrick, P.W. 2005. Genetics of Populations. Arizona State University. Jones and Barlett Pbu. Sudbury, Mass. 737pp.
- Hernández Rosas, L. 2006. Variación genética y producción de semillas en poblaciones de *Cylindropuntia bigelovii* con diferente ploidia. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología. 46pp.
- Hillis, D.M., D. Moritz y K. Mable. 1966. (Eds.). Molecular Systematics. Sunderland, MA: Sinauer.
- Horner, M., T. Fleming y C. Sahley. 1998. Foraging behaviour and energetics of a nectar-feeding bat, *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae). Journal of Zoology, London, 244: 575-586.

- Horvitz, C.C., y D.W. Schemske. 1990. Spatio temporal variation in insect mutualists of a neotropical herb. *Ecology* 71: 1085-97.
- Ibarra-Cerdeña, C.L., L.I. Iñiguez-Dávalos, y V. Sánchez-Cordero. 2005. Pollination ecology of *Stenocereus queretaroensis* (Cactaceae), a chiropterophilous columnar cactus, in a tropical dry forest of Mexico. *American Journal of Botany* 92(3), 503-509.
- Jaimes, I. y N. Ramirez. 1999. Breeding systems in a secondary deciduous forest in Venezuela: The importance of life form, habitat and pollination specificity. *Pl. Syst. Evol.* 215: 23-36.
- Jiménez-Sierra, C. y C. Jiménez-González. 2003. Heterogeneidad ambiental y distribución de cactáceas en una zona semiárida. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*, 48: 4-17.
- Jiménez-Sierra, C., M.C. Mandujano y L.E. Eguiarte. 2007. Are populations of the candy barrel cactus (*Echinocactus platyacanthus*) in the Desert of Tehuacán, México at risk? Population projection matrix and Life Table Response Analysis. *Biological Conservation* 135: 278-292.
- Jordan, P.W. y P.S. Nobel. 1979. Infrequent establishment of seedlings of *Agave deserti* (Agavaceae) in the Northwestern Sonoran Desert. *American Journal of Botany* 66: 1079 – 1084.
- Lambert, S., M.E.L. Borba y M.C. Machado. 2006. Alloenzyme diversity and morphometrics of endangered *Melocactus glaucescens* (Cactaceae), and investigation of the putative hybrid origin for *Melocactus x albicephalus* (*Melocactus ernestii* x *M. glaucescens*) in north-eastern Brazil. *Plant Species Biology* 21: 93-108.
- Loveless, M.D. y J.L. Hamrick. 1984. Ecological determinants of genetic structure in plant populations. *Ann. Rev. Ecol. Systmatics* 15: 65-95.
- Mandujano, M.C., C. Montaña y L. Eguiarte. 1996. Reproductive ecology and inbreeding depression in *Opuntia rastrera* (Cactaceae) in Chihuahuan Desert: Why are sexually derived recruitments so rare? *American Journal of Botany* 83: 63-70.
- Mandujano, M. C., C. Montaña, I. Mendez y J. Golubov. 1998. The relative contributions of sexual reproduction and clonal propagation in *Opuntia rastrera* from two habitats in the Chihuahuan desert. *Journal of Ecology* 86: 911-921.
- McFerland J.D., P.G. Kevan y N.A. Kabe. 1989. Pollination biology of *Opuntia imbricata* (Cactaceae) in southern Colorado. *Canadian Journal of Botany* 67: 24-28.



- McIntosh M.E., 2002a. Flowering phenology and reproductive output in two sister species of *Ferocactus* (Cacaceae) *Plant Ecology* 159: 1-13.
- McIntosh M.E., 2002b. Plant size, breeding system, and limits to reproductive success in two sister species of *Ferocactus* (Cactaceae). *Plant Ecology* 162: 273-288.
- McIntosh M.E., 2005. Pollination of two species of *Ferocactus*: interactions between cactus-specialist bees and their host plants. *Functional Ecology* 19: 727-734.
- Matías-Palafox, M.L. y C. Jiménez-Sierra. 2006. Evaluación del riesgo de extinción de las poblaciones de *Turbinicarpus horripilus* (Lem.) Vác. John & Riha, cactácea endémica de la Barranca de Metztitlán, México. *Cact. Suc. Mex* 51: 100-110.
- Metcalf C.L. y Flint W.P. 1974. Insectos destructivos e insectos útiles. Compañía Editorial Continental. México.
- Mitton J.B. 1978. Relationship between heterozygosity for enzyme loci and variation of morphological characters in natural populations. *Nature* 273: 661-662.
- Molina-Freaner, F. A. y L. Eguiarte. 2003. The pollination biology of two paniculate Agaves from northwestern México: contrasting roles of bats as pollinators. *American Journal of Botany* 90: 1016-1024.
- Molina-Freaner, F., A. Rojas-Martínez, T.H. Fleming y A. Valiente-Banuet. 2004. Pollination biology of the columnar cactus *Pachycereus pecten-aboriginum* in north-western Mexico. *Journal of Arid Environments* 56(4), 117-127.
- Moraes, E.M., A.G. Abreu, S.C.S. Andrade, F.M. Sene y S.N. Vera. 2005. Population genetic structure of two columnar cacti with a patchy distribution in eastern Brazil. *Genetica* 125: 311-323.
- Mota L., S. E., B. Leite, M. Cámara S.C. y A. Da Silva. 2006. Allozyme diversity and morphometrics of *Melocactus Paucispinus* (Cactaceae) and evidence for hybridization with *M. concinnus* in the Chapada Diamantina, North-eastern Brazil. *Annals of Botany* 97: 389-403.
- Nassar, J.M., 1999. Comparative population genetic structure of Venezuelan cacti and estimates of their mating systems. Ph. D. Dissertation, University of Miami, Coral Gables, Fl.
- Nassar, J.M., J.L. Hamrick y T.H. Fleming. 2001. Genetic variation and population structure of the mixed-mating cactus, *Melocactus curvispinus* (Cactaceae).

- Nassar, J.M. y N. Ramírez. 2004. Reproductive biology of the melon cactus, *Melocactus curvispinus* (Cactaceae). *Plant Syst. Evol.* 248: 31-44.
- Nassar J.M., N. Ramírez y O. Linares. 1997. Comparative pollination biology of Venezuelan columnar cacti and the role of nectar-feeding bats in their sexual reproduction. *American Journal of Botany* 84: 918-927.
- Nassar, J.M., J.L. Hamrick y T.H. Fleming. 2003. Population genetic structure of Venezuelan chiropterophilous columnar cacti (Cactaceae). *American Journal of botany* 90(11), 1628-1637.
- NCSS 2000 Statistical System Windows. User's Guide-I. Published by Number Cruncher Statistical System. Kaysville.UTAH. USA.
- Neel, M.C., J. Clegg y N. C. Ellstrand. 1996. Isozyme variation in *Echinocereus engelmannii* var. *munzii* (Cactaceae). *Conservation Biology* 10(2), 622-631.
- Nei, M. 1972. Genetic distance between populations. *Am. Nat.* 106: 283-292.
- Nolasco, H., F. Vega-Villasante, H.L. Romero-Shmidt y A. Díaz Rondero. 1996. The effects of salinity, acidity, Light and temperature on the germination of seeds of cardon (*Pachycereus pringlei* (S.Wats) Britton & Rose, Cactaceae). *Journal of Arid Environments* 33: 87-94.
- Oaxaca-Villa, B., A. Casas y A. Valiente-Banuet. 2006. Reproductive biology in wild and silvicultural managed populations of *Escontria chiotilla* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, Central Mexico. *Genetic Resources and Crop Evolution* 52: 277-287.
- Osborn, M. M., P.G. Kevan y M.A. Lane. 1988. Pollination biology of *Opuntia polyacantha* and *Opuntia phaeacantha* (Cactaceae) in southern Colorado. *Plant Syst. Evol.* 159: 5-94.
- Otero-Arnaiz, A., A. Casas and J.L. Hamrick. 2005a. Direct and indirect estimates of gene flow among wild and managed populations of *Polaskia chichipe*, an endemic columnar cactus in Central Mexico. *Molecular Ecology* 14(14), 4313-4322.
- Otero-Arnaiz, A., A. Casas and J.L. Hamrick. 2005b. Genetic variation and evolution of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) under domestication in the Tehuacán Valley, central Mexico. *Molecular Ecology* 14(6), 1603-1611.

- Otero.Arnaiz A, A. Casas, C. Bartolo, E. Pérez-Negrón y A. Valiente-Banuet. 2003a. Evolution of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) under domestication in the Tehuacán Valley, Central México. *Am. J. Bot.* 90: 593-602.
- Parker, K. y J.L. Hamrick. 1992. Genetic diversity and clonal structure in a columnar cactus, *Lophocereus schottii*. *American Journal of Botany* 79(1), 86-96.
- Piña, H. 2000. Ecología reproductiva de *Ferocactus robustus* en el Valle de Zapotitlan Salinas, Puebla. Tesis de Maestría. ENCB. Instituto Politécnico Nacional. México.
- Plasencia, L. 2003. Biología reproductiva de *Opuntia bradtiana* (Cactaceae) en Cuatro Ciénegas, Coahuila, México. Tesis Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM, México, 49pp.
- Pleasants, J. M. y J.S. Chaplin. 1983. Nectar production rate of *Asclepias quadrifolia*: causes and consequences of individual variation. *Oecologia* 59: 232-238.
- Pyke, G.H. 1991. How much does floral nectar cost? *Nature* 350: 58-59.
- Reyes-Agüero, J.A., J.A. Aguirre y A. Valiente-Banuet. 2006. Reproductive biology of *Opuntia*: A review. *Journal of Arid Environments* 64: 549-585.
- Rocha M.. S.V. Good-Ávila, F. Molina Freaner, H. T. Arita, A. Castillo, A. García Mendoza, A. Silva-Montellano, B.S. Gaut, V. Souza and L. Eguiarte. 2006. Pollination biology and adaptive radiation of Agavaceae, with special emphasis on the genus *Agave*. *Aliso* 22: 329-344.
- Rojas A. M. 1995. Estudios sobre la germinación de cactáceas del Valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla. Tesis de Maestría en Ciencias (Biología) Fac. Ciencias. UNAM. 125 pp.
- Rojas-Martínez, A. Valiente-Banuet, M.C. Arizmendi, A. Alcántara-Eguren y H. Arita. 1999. Seasonal distribution of the long nosed bat *Leptonycteris curassoae* in North America: does a generalized migration pattern really exist?. *Journal of Biogeography* 26: 1065-1077.
- Rosas-López, U. y M. Collazo. 2004. Conditions for germination and early growth of seedlings of *Polaskia chichipe* (Goss.) Backeberg and *Echinocactus platyacanthus* Link and Otto fa. *grandis* (Rose) Bravo-Hollis (Cactaceae). *Phyton International Journal of Experimental Botany*. 213-220.
- Ruiz-Zapata, T. y M.T.K. Arroyo. 1978. Plant reproductive ecology of a secondary deciduous forest in Venezuela. *Biotropica* 10: 221-230
- Rzedowski, J., 1978. Vegetación de México, Limusa, México.

- Rzedowski, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botánica Mexicana* 14: 3-21.
- Sahley, C.T. 1996. Bat and hummingbird pollination of an autotetraploid columnar cactus, *Weberbauerocereus weberbaueri* (Cactaceae). *American Journal of Botany* 83(10), 1329-1336.
- Sahley, C.T. 2001. Vertebrate pollination, fruit production, and pollen dispersal of *Stenocereus thurberi* (Cactaceae). *The Southwestern Naturalist* 46: 261-271.
- Sanz V. y M. Nassar. 2007. Ecología de la dispersión de semillas de *Melocactus curvispinus*. *Boletín de la Sociedad Latinoamericana y del Caribe de Cactáceas y otras Suculentas*. 4(2):7
- Scobell S.A. y P.E. Scott. 2002. Visitors and floral traits of a hummingbird-adapted cactus (*Echinocereus coccineus*) show only minor variation along an elevation gradient. *Am. Midl. Nat.* 147: 1-15.
- Slatkin, M. 1993. Isolation by distance in equilibrium and non equilibrium populations. *Evolution* 47: 264-279.
- Slatkin M. y N.H. Barton. 1989. A comparison of three indirect methods for estimating average levels of gene flow. *Evolution* 43: 1349-1368
- Sokal, R.R. y C.D. Michener. 1958. A statistical method for evaluation systematic relationships. *Univ. Kansas Sci. Bull.* 28: 1409-1438
- Southwick, E. E. 1984. Photosynthate allocation to floral nectar: a neglected energy investment. *Ecology* 65: 1775-1779.
- Spears, E.E. Jr. 1987. Island and mainland polination ecology of *Centrosema virginianum* and *Opuntia stricta*. *Journal Ecology* 75: 351-362.
- Taylor, N.P. 1991. The genus *Melocactus* (Cactaceae) in central and South America. *Bradleya* 9: 1-80.
- Tinoco, A., A. Casas, R. Luna y K. Oyama. 2005. Population genetics of *Escontria chiotilla* in wild and silvicultural manager populations in the Tehuacán Valley, Central Mexico. *Genetic Resuorces and Crop Evolution*. 52: 515-538.
- Valiente-Banuet, A., M.C. Arizmendi, A. Rojas-Martínez y L. Domínguez-Canseco. 1996. Ecological relationships between columnar cacti and néctar-feeding bats in México. *Journal of Tropical Ecology* 12: 103-119.

- Valiente-Banuet, A., A. Rojas-Martínez, M.C. Arizmendi y P. Dávila. 1997a. Pollination biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalaensis* y *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacán Valley, Central Mexico. *American Journal of Botany* 84: 452-455.
- Valiente-Banuet, A., Rojas-Martínez A., Casas, A. Arizmendi, M.C. y Dávila P. 1997b. Pollination ecology of winter-blooming giant columnar cacti in Tehuacán Valley, Mexico. *Journal of Arid Environments* 37: 331-341.
- Valiente-Banuet, A., M.C. Arizmendi, A. Rojas-Martínez, A. Casas, H. Godínez-Alvarez, C. Silva y P. Dávila. 2002. Biotic interactions and population dynamics of columnar cacti. In: T. Fleming and A. Valiente-Banuet (Eds.), *Columnar cacti and their mutualist: evolution, ecology and conservation*. Tuscon: University of Arizona Press, 225-241pp.
- Waser, N.M. 1983. The adaptative nature of the floral traits: ideas and evidence. In L.Real (ed.), *Pollination biology*. Academic Press. Orlando. Fl. 241-285pp.
- Waser, N., L. Chittka, M.V. Price, N.M. Williams y J. Ollerton. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77: 1043-1060.
- Willson, M. F. 1979. Sexual selection in plants. *The American Naturalist* 113: 777-790.
- Wright, S. 1969. *Evolution and the Genetics of Populations, Vol. 2, The Theory of Gene Frequency*. Chicago: University of Chicago Press.
- Wyatt, R. 1983. Pollinator-Plant interactions and the evolution of breeding systems. En: *Pollination Biology*. Lesly Real (ed.) Academic Press. New York.

## **5.- *Echinocactus platyacanthus* Link et Otto (CACTACEAE): UN RECURSO TRADICIONAL DE MÉXICO SUJETO A LA EXTRACCIÓN Y EL PASTOREO NO CONTROLADOS**

### **Resumen**

*Echinocactus platyacanthus* es un cactus endémico del desierto chihuahuense (México) el cual es utilizado como planta de ornato, forraje vivo y para el consumo humano. El uso indiscriminado de este recurso ha llevado a colocar a la especie en la categoría de protección especial. Aunque actualmente es ilegal la cosecha de esta planta, muchos individuos de *E. platyacanthus* son destruidos *in situ* por el ganado. Este estudio describe la manera como las actividades humanas impactan a las poblaciones de esta especie en la región central de México (Hidalgo, Querétaro y Puebla). Las poblaciones mejor conservadas se encuentran en el estado de Hidalgo, donde las densidades alcanzan 1,111 ind/ha, la altura media de los individuos es de 137 cm y tan sólo el 2% de los individuos se encuentran dañados por forrajeo. Las poblaciones de *E. platyacanthus* del estado de Puebla representan un estado intermedio en cuanto a su densidad, la altura promedio de sus individuos y el porcentaje de individuos dañados por forrajeo. Las poblaciones de Querétaro presentan densidades más bajas (<435 ind/ha), individuos de menor altura ( $X < 62$  cm) y mayor cantidad de individuos con daño por forrajeo (18%). Los sitios donde se localizan las poblaciones presentan en general un índice de disturbio ambiental (ID) de medio a alto. Los sitios de Querétaro presentan el mayor disturbio (ID = 71.30), seguidos por Hidalgo (ID = 56.18) y los sitios mejor conservados se encuentran en Puebla (ID = 28.57). Para la preservación de las poblaciones naturales de esta especie resulta necesario implementar estrategias de conservación que incluyan el establecimiento de áreas de exclusión al ganado y a la extracción humana a la mayor brevedad posible.

## **5. *Echinocactus platyacanthus* Link et Otto (CACTACEAE): A TRADITIONAL PLANT RESOURCE IN MEXICO SUBJECT TO UNCONTROLLED EXTRACTION AND BROWSING**

Cecilia Leonor Jiménez-Sierra<sup>a</sup> y Luis E. Eguiarte F. <sup>b</sup>

<sup>a</sup>Departamento de Biología, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, Apartado Postal 55-535, México 09340 D.F., México

<sup>b</sup>Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México UNAM, Apartado Postal 70-275, C.P. 04510, México, D. F., México,

Corresponding author: C. L. Jiménez-Sierra; Email addresses: [ceci@xanum.uam.mx](mailto:ceci@xanum.uam.mx)

### **ABSTRACT**

*Echinocactus platyacanthus* is an endemic cactus of the Chihuahuan Desert in Mexico that is used as an ornamental plant, fodder and for human consumption. The indiscriminate use of this species has resulted in its being put under special protection. Although it is now illegal to harvest this plant in Mexico many candy barrel cacti are destroyed *in situ* by livestock. This study provides a description of how cultural activities affect the populations of this species. The best conserved populations are found in the state of Hidalgo, where population density is 1,111 ind/ha, mean individual height is 137 cm and only 2% of the cacti show signs of foraging. The *E. platyacanthus* populations of the state of Puebla represent an intermediate state of conservation and in the populations of Querétaro density is the lowest (<435 ind/ha), the plants are shorter (<62 cm) and foraging is more intense (18%). The environmental disturbance index (DI) is greatest in Querétaro (DI = 71.30), followed by Hidalgo (DI = 56.18) and Puebla (DI = 28.57). It is necessary to implement conservation strategies immediately and to establish areas that exclude livestock and prevent extraction by humans.

*Key words:*

*Echinocactus platyacanthus*, Cactaceae, candy barrel cactus, conservation biology, environmental disturbance index, Mexico

## 5.1. INTRODUCTION

The candy barrel cactus *E. platyacanthus* is a plant species endemic to Mexico, used as fodder for farm animals and food for humans. Its main use is in the preparation of the traditional candy known as *acitrón*. (Bravo-Hollis and Sánchez-Mejorada, 1991a, 1991b; Del Castillo and Trujillo, 1991). However, over a large part of its distribution areas it is also used as fodder for goats and donkeys, and in some places that are close to towns it is collected for its natural beauty.

Candy barrel cacti have been an important plant resource of the semi-arid regions of the northern and central parts of Mexico. This resource has been used since prehistoric times, as revealed by remains of the woolly tissue of the plant dating back to 6,500 years B.C. that have been found in the caves of Tehuacán (Smith, 1967). Del Castillo and Trujillo (1991), as well as Bravo-Hollis and Sánchez-Mejorada (1991b), indicate that the indumentum or apical “wool” of this cactus was used by indigenous peoples as stuffing for cushions and for weaving various fabrics. The Aztecs called this plant species as *teocomitl* or *huitznáhuac* (Bravo-Hollis and Sánchez-Mejorada, 1978). The word *teocomitl* comes from *comitl* (pot) and *teo* (divine). The *teocomitl* was also used as a *texcatl* or altar for human sacrifice, as depicted in the iconography of the Nutall Codex. The word *huitzanáhuac* also used to describe this plant species comes from *huitzi* (spine), and *náhuac* (surrounded by); i.e. “surrounded by spines”. In the 16th century the word *huitzanáhuac* was written as *vitzanauac*, from which the word for candy barrel cactus in Spanish, *visnaga* or *biznaga*, is derived. In addition, the spines of this plant were used in self mutilation to puncture ears, finger tips, arms, legs, the nose and tongue (Bravo-Hollis and Scheinvar, 1999).

The preparation of *acitrón* requires the extraction of the entire plant and currently there is no organized strategy for the management of this resource. *Acitrón* is a crystallized or candied sweet that is handcrafted from the pulp of the stem of the candy barrel cactus. This sweet is sold as a treat in town fairs all over Mexico. It is also an important ingredient in many Mexican and international dishes. It is used in the preparation of, for example, sweet tamales, hot fruit punch, the ring shaped sweet bread prepared for the celebration of the tree wise men, chillies in cream and



walnut sauce, and in a regional Christmas salad. Internationally, *acitrón* is used in confectionary and baking, such as in Christmas fruit cake.

*Acitrón* is prepared at home following family recipes that have been handed down through the generations, the details of which are jealously guarded by the members of each family. To prepare *acitrón* it is necessary to extract the internal tissue of the cactus. For this purpose individuals taller than 50 cm are chosen. The pulp from the stem is separated from the roots and the ribs and then cut into 20 to 40 cm wide chunks. These are left to soak in copper pots in water with lime. The pulp is then boiled in water over a wood fire and left to cool. This is repeated several times. During the final boil, sugar or honey is added, 1.5 kg of sugar for every kilogram of cactus. This mix is then left to harden before being sold or eaten. The original sweet is translucent, but vegetable coloring may be added (yellow, green or red) (Roberto Vargas, Mexico City, pers. com.; Juvencio Durán Pérez, Metztitlán, Hgo., pers. com.). The finished product will keep for several months at room temperature and up to 12 months if refrigerated. The quality of the pulp varies between plants so the people that collect it first take a sample of the pulp. Plants with a reddish pulp or with grainy or sandy pulp are not used, though there are no reports of whether this type of selection affects the survivorship of the plants that are sampled.

Given that the extraction of pulp for the preparation of *acitrón* kills the plant, the populations of the candy barrel cactus have decreased and the extraction of this raw material is becoming increasingly difficult, with the collectors having to resort to populations that are further away from towns and villages and more isolated (Scheinvar, 2004; J. Durán Pérez, *acitrón* producer, pers. com.). The use of this cactus as fodder for livestock affects the survivorship of the individuals and their growth pattern since individuals that were originally monopodial (Fig. 5.1) and survive exhibit reiterations that form several branches (Fig. 5.2).



Figure 5.1. *Echinocactus platyacanthus* with monopodial growth at the Cecilia site, Tehuacán, Puebla.



Figure 5.2. Branched *Echinocactus platyacanthus*, Cecilia site, Tehuacán, Puebla.

In spite of its historical and current importance, there are few studies of the population dynamic of this species. Jiménez *et al.* (2007) (Chapter 3) provide data on the population growth as evaluated using transition matrices for six populations over three years of observation in the state of Puebla. The finite rates of population growth ( $\lambda$ ) recorded range from 0.9285 to 1.0005, with a mean of  $\lambda=0.98$ . For Hidalgo there are data on the finite rates of population growth of a population in Texcatepec, that has been isolated for the past two decades and therefore did not suffer damage from foraging or loss of individuals from removal. For this population,  $\lambda=1.02$  (Xochipa, 2006). The elasticity matrices for both studies indicate that the permanence of the adults has the highest impact on the  $\lambda$  values. This results from the very slow growth of this species, and the fact that it is the large individuals that contribute the largest number of seeds (Chapter 3).

## The Species

*Echinocactus platyacanthus* is a barrel cactus, endemic to Mexico, and characteristic of the Chihuahuan Desert. It is known as the barrel cactus (*biznaga*), candy barrel cactus (*biznaga dulce*), giant barrel cactus (*biznaga gigante*) or donkey barrel cactus (*biznaga burra*). It occurs between 18° N and 25° N latitudes, and 97° W and 102° W longitudes (Trujillo, 1984) in the Mexican states of Coahuila, Guanajuato, Hidalgo, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí, Tamaulipas and Zacatecas (Fig. 5.3). Its stem is light or dark green, with thick hard ribs. In its areoles there are large, thick spines that are yellowish with a reddish tint that can change over time. This cactus is an important part of the landscape and physiognomy of the zones where it is found as it reaches heights up to 2 m and diameters up to 90 cm. Its apex is sunken, and circular or elliptical in shape with abundant yellowish wool from which its flowers emerge (Fig. 5.1). The flowers are diurnal, ca. 6 cm in diameter and bright yellow in color. Fruit are yellowish; dry, long, around 7 cm long and covered with wool and hair. The seeds are black and about 2.5 mm long (Bravo-Hollis and Sánchez-Mejorada, 1991a; Jiménez-Sierra and Reyes, 2000). Its growth is monopodial, but when its apical meristem is damaged the stem

branches. Each branch or iteration is a replicate of the original individual and produces new reproductive structures (Fig. 5.2).



Figure 5.3. Distribution map for *Echinocactus platyacanthus*, a species endemic to Mexico and the study sites. Asterisks indicate the distribution zones of this species by state (Bravo-Hollis and Sánchez-Mejorada, 1991a) and circles indicate the zones where populations of this species were studied in the states of Querétaro, Hidalgo and Puebla.

#### Conservation status

This species is considered threatened (Hunt, 1992; Hernández and Godínez, 1994). The Official Mexican Ecological Regulation (NOM-0590-ECOL-2001) (SEMARNAT 2002) lists *E. platyacanthus* as a species under special protection because, although it has a wide distribution area, the densities of its populations are relatively low due to the impact of anthropogenic factors. The International Union for Conservation of Nature and Natural Resources (IUCN, 2002) classified the candy barrel cactus as a vulnerable species, although it was not included in the IUCN list of 2004 (IUCN, 2004).

The goals of this study are to evaluate the use of candy barrel cactus for the traditional production of *acitrón*, and study the state of some of the natural

populations and their habitats in central Mexico, in the states of Hidalgo, Puebla and Querétaro, with the objective of generating strategies that guarantee the sustainable use of this resource.

## 5.2. METHODS

### Demand for *E. platyacanthus* to produce *acitrón*

The amount of the resource used in the production and commercialization of *acitrón* was obtained through open interviews with the inhabitants ( $n=6$  individuos/community) where this species is found. Local markets were visited (Puebla, Tehuacán, Querétaro and Pachuca), in addition to the main market in Mexico City (*Central de Abastos*; the Central Wholesale Food Market) where the stall keepers were interviewed ( $n=5$ ) to estimate the demand for *acitrón*. Informal interviews were also carried out with the *acitrón* producers and the inhabitants of the areas where the species grows in order to learn about the extraction of the plant, the way in which *acitrón* is prepared and its cultural importance.

### The state of the natural populations

a) Information was obtained from herbaria and the literature was reviewed for those sites where the main populations of *E. platyacanthus* are found in central Mexico.

In Hidalgo: This species is distributed between Actopan and Ixmiquilpan in the ravines of the Moctezuma River and the Tolimán River, in El Tepe, the Madero Dam, in the surroundings of Cardonal, Tasquillo and Tuntitlán, (Sánchez-Mejorada, 1978; Bravo-Hollis and Sánchez-Mejorada, 1991b). However, a large part of these populations has disappeared owing to the growth of human populations and changes in land use. This is particularly true in areas around Actopan, Ixmiquilpan and Tasquillo (personal observation).

In Puebla: The species is distributed between Acultzingo and Tehuacán, nearly as far as Huajuapán de León, in Oaxaca. It has been collected in the Municipality of San José Miahuatlán, close to Azumbilla, in the zone surrounding the city of Tehuacán, in El Riego, Zapotitlán Salinas and close to Texcala (Arias et al., 1997; Bravo-Hollis and Sánchez-Mejorada, 1991b; Dávila et al., 1993). Some of these sites, however, are almost completely surrounded by human settlements, such

as Texcala, the outskirts of Tehuacán, San Juan Raya and Santa Ana Teloxtoc, in the Zapotitlán Salinas Valley.

In Querétaro: It is distributed on the slopes of the valley of the Moctezuma River, in the Extorax River Basin, in Cerro Prieto, close to Cadereyta and in the zone of Vizarrón. It has been collected in the municipalities of Peñamiller, Ezequiel Montes, Colón, Cadereyta, Tolimán and Pinal de Amoles (Argüeyes, et al., 1991; Bravo-Hollis and Sánchez-Mejorada, 1991b; Scheinvar, 2004). The sites mentioned in the literature have also been strongly affected by the growth of towns and changes in land use as many areas have been opened to agriculture.

b) Twelve sites where *E. platyacanthus* is distributed were visited: three in Hidalgo, three in Querétaro and six in Puebla. Environmental characteristics were recorded (location, altitude, slope, soil type and rockiness). Population density of *E. platyacanthus* was estimated, as was the area covered by the population, the height of the candy barrel cactus stratum and percent individuals foraged upon. Population data were collected from areas measuring 2,500 m<sup>2</sup>.

#### Environmental deterioration

To evaluate the chronic anthropogenic environmental deterioration of the sites above mentioned, the Disturbance Index (DI) proposed by Peters and Martorell (2000) and Martorell and Peters (2005) was calculated. This index is based on the instantaneous and objective evaluation of different parameters which can be put into three main groups: a) livestock, which takes into account the presence of small (goats and kids) and large (cattle, donkeys and horses) livestock, plant browsing, the presence of livestock trails and soil compaction; b) human activities including the evaluation of cut plants, the presence of human pathways, nearness of towns and nuclei of human activity, in addition to changes in soil use and evidence of fires; and c) habitat deterioration, including soil erosion, the presence of islands of vegetation and the area of completely modified land. This index has been applied to different communities of xerophilous scrub in the Tehuacán-Cuicatlán region. Values for this index range from close to zero for well conserved sites to almost 100 for extremely disturbed sites (Peters and Martorell, 2000; Martorell and Peters, 2005).

### 5.3. RESULTS

#### ANTHROPOGENIC ACTIVITIES THAT AFFECT *E. platyacanthus* POPULATIONS

##### -Demand for *E. platyacanthus* to produce *acitrón*

It is not easy to collect information about the candy barrel cactus pulp business given that it is an illegal activity. The information provided by the merchants at the Wholesale Food Market in Mexico City indicates that between 800 and 1,000 kg of *acitrón* are sold per day. Demand increases from October to February owing to the traditional festivals during which local dishes and delicacies are prepared with *acitrón*. In the towns close to the sites where this cactus grows, *acitrón* is usually prepared for local consumption, as is the case in Zapotitlán Salinas, where the sweet is prepared and sold by a single family during November, the month of the town's festival. In some of the cities in central Mexico, the candy is available all year long, as in the local markets of San Luis Potosí, Querétaro, Hidalgo, Puebla and Oaxaca, among others. In the Wholesale Food Market of Mexico City, one kilogram of *acitrón* is sold for 3.00 to 3.50 U.S. dollars. However, at fairs and in candy shops, where small quantities are sold, the price can be as high as 8.00 dollars/kg.

Owing to the singular nature of this business, it is difficult to obtain information about the acquisition of the pulp. It is known that the majority of the *E. platyacanthus* pulp that currently arrives in Mexico City comes from Mexico's northern states such as Hidalgo, Querétaro, Aguascalientes, San Luis Potosí and Zacatecas. To avoid legal problems related to the extraction of *E. platyacanthus* and other barrel cacti protected by the Mexican Official Ecological Regulation (NOM-0590-ECOL-2001) (SEMARNAT, 2002), only the pulp (without the ribs) is transported to Mexico City in unrefrigerated transport trucks. Once the shipment is received, the *acitrón* is made by a small group of producers who are related to the main distributors.

In the field, pulp is bought from those who collect it at only 0.50 to 0.60 dollars/kg. The lion's share of the profit goes to the intermediaries (producers and merchants) who sell it for seven more times than what they pay for it. There is some evidence of illegal trafficking of this resource when the authorities unexpectedly encounter and confiscate shipments. One such instance occurred when ten tons of cacti and candy barrel cactus to make *acitrón* was confiscated in Ixmiquilpan in June 2004 (SSP, 2004).

## -Foraging on live plants

In many places the main use of candy barrel cactus is as live fodder for livestock in semi-desert areas. Most of the consumption of the plant occurs during the dry season when the fresh foliage of shrubs and herbaceous plants is scarce. Goats and sheep cannot harm adult plants, so if these animals were grazing on their own the adult plants would be safe from harm. However, shepherds are accustomed to using a machete to break through the ribs of the cactus (generally those of individuals taller than 45 cm) to expose the tissue inside so the livestock can feed. Donkeys have learned to remove the spines of the cactus using their hind legs, after which they can bite through to the tender pulp. The problem caused by foraging donkeys has worsened in recent years as there are now wild populations of them in the states of Hidalgo and Querétaro. The growth of wild donkey populations is alarming because the females reach sexual maturity at only one year old, and can produce offspring each year – resulting in a substantial increase in the donkey population each year. There are sites where practically all of the candy barrel cacti taller than 50 cm have been damaged (Tolimán). The probability of survival for these cacti depends on the percent of tissue removed and the frequency of the damage. If the apical meristem is damaged and the plant has not lost much biomass, there may be reiteration or the plant may produce new branches. These are not capable of separating themselves from the mother plant to form new individuals but they can grow to more than a meter in height, as observed in the populations of Puebla.

In the state of Puebla, *E. platyacanthus* was under great foraging pressure until about 40 years ago because, in addition to local livestock, herds of goats from northern Oaxaca were driven up to the outskirts of Tehuacán. It is there that the goat slaughterhouse was located and the meat sold from a large market that supplied central Mexico. Peak slaughter season for goats was November and during the drive northwards through Puebla, it was customary to feed the animals candy barrel cactus and salt from the local *saltines* of Zapotitlán since it is said that this resulted in higher quality meat. With their machetes the shepards damaged or hit the cacti they encountered along the way so that the animals could eat them. This appears to have been the cause of the notable occurrence of individuals with reiterations in southern Puebla. From this slaughter, arose the tradition of making a dish called *mole de*



*cadera* in the area of Zapotitlán Salinas, since the remains of the slaughtered animals (their hip bones) were gifted to the shepards.

-Specimen extraction by cactus collectors

In some sites accessible to visitors and tourists the natural populations of *E. platyacanthus* have decreased as a result of specimen collection for ornamental purposes. The individuals that disappear measured between 5 and 45 cm high. It is tricky to take larger specimens owing to their weight and the danger of being hurt by their thick spines. Even so, in protected areas extraction by collectors has decreased considerably and currently appears occur only where surveillance is limited.

## CHARACTERISTICS OF NATURAL POPULATIONS

In order to estimate the density of natural populations of *E. platyacanthus*, censuses were carried out using plots of 2,500 m<sup>2</sup> in three populations in Querétaro, three in Hidalgo and six in Puebla. In Table 5.1, the location of the sites and their main environmental characteristics are given. The populations are located at an altitude between 1,294 and 1,700 m (mean = 1,554 m) and they grow on calcareous soil (Jiménez *et al.*, 2000). Slope varies from gentle to pronounce. Rockiness is also variable, ranging from 10 to 80%. The vegetation in which the candy barrel cactus grows is xerophilous scrub (*sensu* Rzedowski, 1978), though there is some variation in the dominant plant species (Table 5.2).

Table 5.1. Characteristics of the study sites: location, soil type, slope (°); rockiness (% rock cover).

		Latitude	Longitude	Altitude (m asl)	Soil Type	Slope (°)	Rockiness (%)
<b>Hidalgo</b>							
1.1	Buenavista 1	20°28' 59" N	98°41'06.8" W	1,352	Calcareous	25	50
1.2	Buenavista 2	20°28' 59.9" N	98°41'06.05"W	1,360	Calcareous	25	80
1.3	Santuario	20°35' 19.1" N	98° 45'52.8" W	1,294	Calcareous	60	80
<b>Puebla</b>							
2.1	Roberto	18°24' 53.4" N	97°25' 24.6" W	1,720	Calcareous	27	10
2.2	Maurilio	18°23' 03.6" N	97°26' 38.4" W	1,640	Calcareous	64	30
2.3	Jardín	18°20'54.5" N	97°26' 06.9" W	1,700	Calcareous	61	60
2.4	Cecilia	18°14' 55.8" N	97°36' 36.6" W	1,600	Calcareous	21	45
2.5	Cielo	18°19'17.6" N	97°33' 30.1" W	1,770	Calcareous	23	45
2.6	A. burro	18°19' 11.4" N	97°33' 33.0" W	1,650	Calcareous	16	50
<b>Querétaro</b>							
3.1	Casas Viejas	20°55'18.7" N	99° 54' 27.5" W	1,599	Calcareous	45	40
3.2	Tolimán	20°25'02.05"N	99° 56' 15,5" W	1,602	Calcareous	10	30
3.3	Don Lucas	20°53'07.5" N	99° 56' 48.5" W	1,627	Calcareous	20	20

Table 5.2. Areas of the *E. platyacanthus* populations studied, type of vegetation present and the dominant species in each community.

		Area (km <sup>2</sup> )	Vegetation type (dominant species)
Hidalgo			
1.1	Buenavista 1	5	Xerophilous scrub ( <i>Cephalocereus seniles</i> )
1.2	Buenavista 2	4	Xerophilous scrub ( <i>Cephalocereus seniles</i> )
1.3	Santuario	1	Xerophilous scrub ( <i>Cephalocereus seniles</i> , <i>Turbinicarpus horripilus</i> )
Puebla			
2.1	Roberto	1	Xerophilous scrub ( <i>Hechita podantha</i> )
2.2	Maurilio	3	Xerophilous scrub ( <i>Cephalocereus columna-trajani</i> )
2.3	Jardín	4	Xerophilous scrub ( <i>Cephalocereus columna-trajani</i> )
2.4	Cecilia	4	Xerophilous scrub ( <i>Neobuxbaumia macrocephala</i> )
2.5	Cielo	5	Xerophilous scrub ( <i>Yucca periculosa</i> )
2.6	A. el Burro	2	Xerophilous scrub ( <i>Neobuxbaumia tetetzo</i> )
Queretaro			
3.1	Casas Viejas	5	Xerophilous scrub ( <i>Fouquieria splendens</i> , <i>Cylindropuntia leptocualis</i> )
3.2	Tolimán	1.5	Xerophilous scrub ( <i>Fouquieria splendens</i> , <i>Cylindropuntia leptocualis</i> )
3.3	Don Lucas	3	Xerophilous scrub ( <i>Mammillaria parkinsonii</i> , <i>M. compressa</i> , <i>Thelocactus leucocanthus</i> )

The sites studied in Hidalgo are located in Metztitlán Canyon Biosphere Reserve. The Metztitlán river is an affluent of the Moctezuma River. In this zone the candy barrel cactus grow in xerophilous scrub along with the endemic columnar cactus *Cephalocereus senilis* (Haw.) Pfeiff, a species classified as threatened by the Mexican government. In Puebla, the populations we studied are in the Tehuacán-Cuicatlán Biosphere Reserve and grow in scrub where plants such as the following

are dominant: *Hechtia podantha* Mez; *Cephalocereus columna-trajani* (Kart. Ex Pfeiff.) K. Schum; *Neobuxbaumia macrocephala* (F.A.C. Weber ex K. Schum.) E.Y. Dowson; *Yucca periculosa* F. Baker and *Neobuxbaumia tetetzo* (F.A.C. Weber) Backeb. The sites in Querétaro are in the surroundings of Cadereyta and in the Vizarrón zone, where spiny scrub dominates and *Fouquieria splendens* var. *brevifolia* and *Cylindropuntia leptocaulis* (DC.) F.M. Knuth, among others, are present (Table 5.2). The areas occupied by the populations, according to field observations range from one to five km<sup>2</sup> (Table 5.3), given that the original communities have been modified by the change in land use to agriculture, towns, and scattered human settlements. The populations with the largest individuals are found in Hidalgo where the cacti reach a mean height of 137 cm, followed by those of Puebla at 66 cm and finally Querétaro at 62 cm (Table 5.2).

The population density of *E. platyacanthus* varied among sites. The highest mean density was recorded in Hidalgo (1,111 ind/ha), followed by Puebla (598 ind/ha) and finally Querétaro (435 ind/ha). The percent of damaged plants ranged from 2% (Buena Vista 1, Hidalgo) to 36% (Roberto, Puebla). The mean number of damaged or foraged plants by state was: 2% in Hidalgo; 13.4% in Puebla and 18.3% in Querétaro (Table 5.4).

Table 5.3 Population densities, damaged cactus individuals (%) and height of the *E. platyacanthus stratus* at each site.

	Site	Density Ind/ha	% damaged individuals	Average height of <i>E. platyacanthus</i> (cm)
<b>Hidalgo</b>				
1.1	Buenavista 1	2000	2	150
1.2	Buenavista 2	1000	3	150
1.3	Santuario	333	1	110
	<i>Mean</i>	<b>1111</b>	<b>2</b>	<b>137</b>
<b>Puebla</b>				
2.1	Roberto	276	34.8	60
2.2	Maurilio	564	4.2	65
2.3	Jardín	1016	16.1	50
2.4	Cecilia	516	16.3	75
2.5	Cielo	300	10.7	95
2.6	A.el Burro	404	12.9	50
	<i>Mean</i>	<b>598</b>	<b>13.9</b>	<b>66</b>
<b>Querétaro</b>				
3.1	Casas Viejas	333	15	50
3.2	Tolimán	453	26	90
3.3	Don Lucas	520	14	45
	<i>Mean</i>	<b>435</b>	<b>18.3</b>	<b>62</b>

Table 5.4 Disturbance Index (DI) (Peters and Martorell, 2000) for each site. Sources of disturbance are: browsing by livestock, human activities, and environmental deterioration.

	Site	Disturbance Index (DI)	Disturbance Factors		
			Human Activity (%)	Livestock (%)	Erosion (%)
<b>Hidalgo</b>					
1.1	Buenavista 1	48.87	62.97	27.85	9.19
1.2	Buenavista 2	62.55	48.79	37.58	13.64
1.3	Santuario	57.12	35.63	-	64.37
	<i>Average</i>	<i>56.18</i>	<i>49.13</i>	<i>21.81</i>	<i>29.07</i>
<b>Puebla</b>					
2.1	Roberto	20.07	59.85	16.67	23.48
2.2	Maurilio	44.29	27.14	34.85	38.02
2.3	Jardín	10.85	63.67	5.28	31.04
2.4	Cecilia	23.07	45.83	30.81	23.35
2.5	Cielo	32.55	57.12	15.98	26.90
2.6	A. Burro	40.59	34.80	12.63	52.57
	<i>Average</i>	<i>28.57</i>	<i>48.07</i>	<i>19.37</i>	<i>32.56</i>
<b>Querétaro</b>					
3.1	Casas Viejas	63.19	52.48	13.40	34.11
3.2	Tolimán	74.46	48.15	1.16	50.69
3.3	Don Lucas	76.25	46.49	19.32	34.19
	<i>Average</i>	<i>71.30</i>	<i>49.04</i>	<i>11.29</i>	<i>39.66</i>

## ENVIRONMENTAL DISTURBANCE

The disturbance index (DI) at each site was estimated for two orthogonal 50 m transects. Table 5.4 lists the means for each site. Values range from DI = 20.07 (Roberto, Puebla) to DI = 76.25 (Don Lucas, Querétaro). Mean DI was greatest in Querétaro (71.3); followed by Hidalgo (56.18) and finally by Puebla (28.56). For all states, the most important disturbance factor was human activity, followed by habitat deterioration and finally livestock. The impact of human activity is a result of the proximity of settlements and towns, which have tracks or pathways and where land use is changed as land is tilled for agriculture. Environmental deterioration is indicated by the presence of erosion and islands of vegetation surrounded by eroded soils. The total estimated impact of livestock in most cases is the least important factor, due to the fact that this index undervalues the presence of large animals (cattle and donkeys), and assumes that these livestock tends to establish in the best conserved scrublands. However, the candy barrel cactus populations are directly destroyed when large livestock forages in xerophilous scrub where *E. platyacanthus* occurs.

## 5.4 DISCUSSION

The candy barrel cactus, *Echinocactus platyacanthus*, is an important resource in the xerophilous scrubland of northern and central Mexico. Its use is important for the economies of the towns located in the desert scrublands of this region and it is part of the region's historical and cultural legacy, as well as being a potential resource for future populations. The extraction of *E. platyacanthus* is illegal, yet *acitrón* is sold and eaten all over Mexico. Many sites where the species is found have been modified and the remaining populations face serious problems for survival, since the mean density of these populations is generally low. Two of the studied populations of Metztitlán (Buenavista 1 and 2) had high density. The impact of human activity is observed when the height of the plants is compared: in half of the populations individuals measure no more than 100 cm although this species can reach up to 200 cm. The percentage of foraged individuals is high in the populations that have undergone the greatest change, with a mean of 18.3% of damaged individuals in Querétaro. Although the damage caused by goats and sheep is high,

the main threat comes from the donkeys that have been released in recent years. The degree of environmental disturbance at the sites ranges from moderate for Puebla (DI=28.57) to high for Hidalgo (DI=56.18) and severe for Querétaro (DI=71.3).

Populations of *E. platyacanthus* are at risk because, in general, the individuals are destroyed (live foraging or direct removal of individuals) and their environments are much deteriorated, resulting in the scarcity of seedlings and individuals less than 5 cm tall. The demographic studies carried out in Puebla suggest that the populations are barely achieving equilibrium ( $\lambda \approx 1$ ) and so no individuals should be removed from these populations (Jiménez-Sierra *et al.*, 2007). The removal or destruction of large individuals – as it is currently occurring – has a severe negative impact on lambda. The continued existence of these populations over time is therefore in danger since these individuals are those that produce the greatest number of seeds.

Populations of *E. platyacanthus* are being strongly altered in central Mexico. If urgent measures are not taken, this important resource will disappear. The situation seems to be similar for other species of barrel cacti that are used to make *acitrón* and occupy the same sites as the candy barrel cactus. This is the case for the barrel cactus (*Ferocactus latispinus* (Haw.) Britton & Rose); the “biznaga de borrachitos” or “guamishi” (*Ferocactus hystrix* (DC.) G.E. Linds) another species under the special protection of the Mexican government and the “golden barrel cactus” *Echinocactus grussonii* Hilda, who is almost extinct in its natural habitat (Guzmán *et al.*, 2003; SEMARNAT, 2002).

It is imperative to establish areas of exclusion to prevent the further removal of and damage to these cacti, and at the same time develop medium and long term management plans for these areas. Such strategies should consider aspects such as: a) the collection of seeds from disturbed sites; b) the creation of germplasm banks to preserve the seeds over several years; c) the establishment of greenhouses (private or community) in the towns surrounding candy barrel cactus populations; d) the creation of environmental education and technical support programs to make candy barrel cactus cultivation – and that of other plants in the region with economic or ecological value – a success; e) the production of candy barrel cactus in greenhouses to be used in diverse programs such as: the immediate sale of small plants to generate income, the reforestation in protected zones and seed sowing in

production plots; f) the establishment of candy barrel cactus crops within natural ecosystems, without altering the structure of natural communities; g) the control of small livestock populations, and h) the eradication of the wild donkeys that represent the main risk factor for the candy barrel cactus. Programs of this type need strong community participation and appropriate government support, and the benefits they yield are long term. The instrumentation of such programs must consider that the land occupied by xerophilous scrub where the candy barrel cactus is found are generally not for other types of crop, such as corn or beans, that promote the deterioration and loss of the soil. Consideration should also be given to the fact that the current use of the candy barrel cactus is not solving the economic problems of the region's inhabitants.

The search for alternative strategies (i.e. commercial cultivation of the species) should start with the inhabitants of these zones given that they are those most affected by the loss of their resources and also the ones who currently receive the least economic benefit. Crops with a density of one *E. platyacanthus* individual per m<sup>2</sup> could be planted and then harvested when the plants reach a height of 45 to 50 cm ( $\approx$  25 years; Jiménez, in prep.). With a yield of 25 kg of pulp per individual, 250,000 kg/ha would be harvested per crop, and at current prices the sale of the resulting *acitrón* would generate profits of 750,000 to 875,000 U.S. dollars. The main problem, and the reason that crops of this and other barrel cacti have not been established, is their slow growth rate. Under natural conditions they require close to 25 years to achieve such a size (Jiménez, in prep.).

The establishment of this type of crop would offer a multiple use alternative to the resources found in the xerophilous scrub, and has the advantage that the maintenance costs would be low because the candy barrel cactus grows naturally in these environments. This type of crop would also prevent the soil erosion caused by introduced crops (corn, beans). The establishment of mixed plantations using agaves and other Cactaceae could also be considered. Species such as *Hylocereus* sp. (*pitahaya* fruit), *Myrtillocactus geometrizans* (myrtle cactus or *garambullo*), and *Opuntia* spp. (prickly pear, *nopales*) would provide fruit for human consumption and their harvest cycle is shorter. Useful woody species that are common to this kind of scrub could also be introduced. *Prosopis* sp. (mesquite) is a possibility, as are



*Leucena* sp. and *Sena* sp., either of which could serve as nurse plants for the cactus crops.

## 5.5 CONCLUSIONS

The use of *E. platyacanthus* requires strategic planning at the local, regional and national levels. Given the importance of this resource and its current use, it is not possible to completely forbid either its extraction, or its use as forage. It is, however, important to protect different zones that include the regions where the plant grows in order to guarantee not only its continued availability as a resource, but also its genetic diversity.

## Acknowledgments

This research forms part of the doctoral studies of C. Jiménez-Sierra (Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM). Financial support was provided by CONABIO (L009 to LEF); the Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa and a DGAPA scholarship to CJS. We thank R. Torres-Orozco Bermeo and B. Rendón for their comments on the manuscript. We are grateful to M. Loraine Matías P., Erasmo Vázquez D., Ruth Chávez and to J.G. Hernández Oria of the “Ing. M. González de Cosío” Cadereyta de Montes Regional Botanical Garden in Querétaro, Mexico for his assistance in the field.

## REFERENCES

- Argüelles, E., R. Fernández y S. Zamudio. 1991. Flora del Bajío y de regiones adyacentes. Consejo de Ciencia y Tecnología del Estado de Querétaro. Fascículo Complementario II. México.
- Arias, S., y S.G. López. 1997. Flora del Valle de Tehuacán. Fascículo 14: Cactaceae. Instituto de Biología. UNAM. México. 146pp.
- Bravo-Hollis, H. y H. Sánchez-Mejorada. 1978. Las cactáceas de México. Tomo I. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Bravo-Hollis, H. y H. Sánchez-Mejorada. 1991a. Las cactáceas de México. Tomo II. Universidad Nacional Autónoma de México. México.

- Bravo-Hollis, H. y H. Sánchez-Mejorada. 1991b. Las cactáceas de México. Tomo III. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Bravo-Hollis, H. y L. Scheinvar. 1999. El interesante mundo de las cactáceas. Fondo de Cultura Económica. UNAM. México.
- CITES. 1990. Appendices I, II and III to the Convention on International Trade in Endangered Species of wild Fauna and Flora. U.S. Department of the Interior Washington, D.C.
- CITES. 1992. Cactaceae checklist. (Ed: D.Hunt). Royal Botanic Gardens, Kew Surrey . ISBN 0 947643427. 190 pp.
- Dávila, A., J.L. Villaseñor, R. Medina, A. Ramírez, A. Salinas, J. Sánchez-Ken J. y P. Tenorio. 1993. Listados florísticos de México. X. Flora del Valle de Tehuacan-Cuicatlan, Instituto de Biología, UNAM, México.
- Del Castillo, R.F. y S. Trujillo. 1991. Etnobotany of *Ferocactus histrix* and *Echinocactus platyacanthus*. Economic Botany 45(4), 495-502.
- Guzmán, U., S. Arias y P. Dávila. 2003. Catálogo de cactáceas mexicanas. UNAM, CONABIO, México.
- Hunt, D. 1992. CITES. Cactaceae checklist. Royal Botanic Gardens, Kew. Surrey, UK.
- IUCN. 2002. IUCN Red list categories. World Conservation Union. Gland, Suiza.
- Jiménez-Sierra, C. y J. Reyes. 2000. Las Cactáceas de Metztitlán, in: M.A. Armella, L. Yáñez, and M.E. Sandoval (Eds.), Metztitlán: Lugar de la luna y las maravillas. SEMARNAP-UAM, México, 46-82pp.
- Jiménez-Sierra, C., M.C. Mandujano y L.E. Eguiarte. 2007. Are populations of the candy barrel cactus (*Echinocactus platyacanthus*) in the Desert of Tehuacán, México at risk? Population projection matrix and Life Table Response Analysis. Biological Conservation 135: 278-292.
- Martorell, C. y E. Peters. 2005. The measurement of chronic disturbance and its effects on the threatened cactus *Mammillaria pectinifera*. Biological Conservation 124: 199-207.
- NOM-059-ECOL-2001. Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de Riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación 6 Marzo de 2002, México.
- Peters, E. y C. Martorell. 2000. Conocimiento y conservación de las mamilarias endémicas del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Reporte final, Proyecto R166 ante CONABIO, México
- Rzedowski, J., 1978. Vegetación de México, Limusa, México.

- Sánchez Mejorada, H. 1978. Manual de Campo de las Cactáceas y Suculentas de la Barranca de Metztitlán. Soc. Mex. de Cactología. A.C. y CONACyT. Publicación de Difusión Cultural Num.2.
- Scheinvar, L., 2004. Flora cactológica del Estado de Querétaro: Diversidad y Riqueza. Fondo de Cultura Económica. México
- SEMARNAT, 2002. NOM-059-ECOL-2001. Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. Diario Oficial de la Federación, marzo de 2002.
- Smith Jr., C.E. 1967. Plant remains, In: Byers D.S. (Ed.), The prehistory of the Tehuacán Valley. Vol. I. University of Texas Press. Austin.

## CONCLUSIONES GENERALES

En el Valle de Tehuacán, *E. platyacanthus* habita en laderas de pendientes moderadas a abruptas entre los 1,500 y 1,900 msnm. Se presenta en suelos de origen calcáreo, con un pH básico, variable cantidad de nitrógeno, y alto contenido de calcio y potasio.

*E. platyacanthus* en el Valle de Tehuacán está asociada con diferentes tipos de vegetación que reflejan las condiciones más cálidas y secas del Valle: cardonales, tetecheras y matorrales espinosos, presentando valores de importancia que van de bajos a intermedios, debido a su baja densidad, escasa cobertura y baja frecuencia, en comparación con las plantas arbustivas censadas. Sin embargo, es uno de los elementos con mayor importancia fisonómica, debido a su crecimiento.

Las tasas de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ), calculadas para las distintas poblaciones de *E. platyacanthus* en el Valle de Tehuacán en dos años consecutivos oscilaron de 0.9285 y 1.005, con una media de 0.98. Los valores de elasticidad de los procesos demográficos, indican que la permanencia de los adultos es la contribución más alta ( $S=0.982$ ), seguida por el crecimiento ( $G=0.017$ ) y la fecundidad ( $F=0.001$ ) a los valores de  $\lambda$ , por lo que la permanencia de los adultos es de especial importancia para la conservación de la especie.

La reproducción sexual constituye el único medio para dejar descendencia en esta especie. Las flores presentan síndrome melitófilo y sus principales polinizadores son himenópteros solitarios. Su sistema de apareamiento es xenógamo facultativo. La especie puede autopolinizarse, aunque el mayor éxito reproductivo se obtiene por entrecruza. Los individuos inician su actividad reproductiva al alcanzar 21 cm de altura. La floración tiene lugar casi durante todo el año. Las semillas alcanzan un 80% de germinación en condiciones de laboratorio.

La especie en el Valle de Tehuacán presenta baja variabilidad genética intra e interpoblacional, por lo que se sugiere que estas conforman una sola población donde la endogamia es alta. La baja variabilidad y diferenciación

entre las poblaciones probablemente es consecuencia del paso por un cuello de botella reciente (Plioceno) el cual produjo una reducción de la variabilidad genética de la especie en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán. El estudio de la biología reproductiva y de la genética de poblaciones de otras poblaciones de esta especie en diversas regiones (valles intermontanos del Eje Neovolcánico así como en el Altiplano del Norte de México) ayudarán a esclarecer este panorama.

Las poblaciones de *E. platyacanthus* están siendo fuertemente alteradas en la zona central de nuestro país (Puebla, Hidalgo y Querétaro) ya que se emplea para la elaboración del acitrón, como forraje vivo para el ganado y como planta de ornato. Actualmente la biznaga dulce es consumida por poblaciones silvestres de burros en algunos lugares. La perturbación ambiental de los sitios donde crecen las poblaciones naturales de esta especie va de moderada a alta, siendo la transformación del hábitat el principal factor de perturbación. Si no se toman medidas urgentes este importante recurso desaparecerá. Es necesaria la elaboración de programas comunitarios con apoyo gubernamental o de otras organizaciones que permitan establecer metas a mediano y largo plazo. Entre otras acciones se sugiere: establecer zonas de exclusión al pastoreo y al uso humano; la creación de bancos de germoplasma; la producción de plantas en invernaderos; el desarrollo de programas de educación ambiental y de apoyo técnico; la creación de programas de reintroducción, cultivo y comercialización de la especie, así como de programas que permitan el uso múltiple y sostenido de los recursos propios de las zonas áridas y semiáridas de nuestro país.

## BIBLIOGRAFIA

- Anderson, E.F. 2001. The Cactus Family. Timber Press, Inc. Portland Oregon, U.S.A.
- Anderson, E.F., S. Arias Montes y N.P Taylor. 1994. Threatened Cacti of Mexico. Succulent Plant Research 2. London, U. K: Royal Botanical Gardens, Kew.
- Argüelles, E., R. Fernández y S. Zamudio. 1991. Flora del Bajío y de regiones adyacentes. Consejo de Ciencia y Tecnología del Estado de Querétaro. Fascículo Complementario II. México.
- Arias, S., y S.G. López. 1997. Flora del Valle de Tehuacán. Fascículo 14: Cactaceae. Instituto de Biología. UNAM, México. 146pp.
- Arias, S., U. Guzmán, M.C. Mandujano, M. Soto Galván y J. Golubov. 2005. Las especies mexicanas de cactáceas en riesgo de extinción. I. Una comparación entre los listados NOM-059-ECOL-2001 (México), La lista Roja (UICN) y CITES. Cactáceas y Suculentas Mexicanas 50 (4), 100-125.
- Arias-Montes, S. 1993. Cactáceas: Conservación y diversidad en México. In: R. Gío-Argáez, E. López-Ochoterena (Eds.), Diversidad Biológica en México, Sociedad Mexicana de Historia Natural, México, pp. 109–116.
- Arizmendi, M.C. 2001. Multiple ecological interactions: nectar robbers and hummingbirds in a highland forest in Mexico. Canadian Journal of Zoology 79: 997-1006.
- Arizmendi, M.C., A. Valiente Banuet, A. Rojas-Martínez y P. Dávila. 2002. Columnar cacti and the diets of nectar-feeding bats. In: T. Fleming and A. Valiente-Banuet (Eds.), Columnar cacti and their mutualists: *evolution, ecology and conservation*. Tuscon: University of Arizona Press, 264–283.
- Avise, J.C. 2004. Molecular markers, natural history and evolution, 2nd edition. Chapman & Hall, New York, USA. 511pp.
- Bates, R.G. 1959. Electrometric pH determinations. J. Willey & Sons. New York.
- Bouyoucos, G.L. 1963. Directions for making mechanical analysis of soil by hydrometer method. Soil Sci. 42: 25-30.
- Bowers, E. 1998. Reproductive potential and minimum reproductive size of *Ferocactus wislizeni* (Cactaceae). Desert Plants 14(1), 3-7.
- Bravo-Hollis, H. y H. Sánchez-Mejorada. 1978. Las cactáceas de México. Tomo I. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Bravo-Hollis, H. y H. Sánchez-Mejorada. 1991a. Las cactáceas de México. Tomo II. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Bravo-Hollis, H. y H. Sánchez-Mejorada. 1991b. Las cactáceas de México. Tomo III. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Bravo-Hollis, H. y L. Scheinvar. 1999. El interesante mundo de las cactáceas. Fondo de Cultura Económica. UNAM. México.
- Brower, J.E. y J.H. Zar. 1979. Field and laboratory methods for general ecology. W. C. Brown Co. Pub. Dubuque. USA.
- Brum, G.D. 1973. Ecology of the Saguaro (*Carnegiea gigantea*): phenology and establishment in marginal populations. Madroño 22, 195–204.

- Brunet, J., 1967. Geological Studies. In: D.S. Byer (Ed.). The prehistory of the Tehuacán Valley Environment and subsistence, Volume I, 66-90. R.S. Peabody Foundation. University of Texas Press, Austin.
- Bye, A. Lot y J. Fa (Comp.). Diversidad Biológica de México: Orígenes y distribución. Instituto de Biología. UNAM. México.
- Cariaga, K.A., C.E. Lewis, J. Maschinski, S.J. Wright y J.F. Ortega. 2005. Patterns of genetic diversity in the critically endangered Florida key endemic *Consolea corallicola* small (Cactaceae): Evidence from inter-simple sequence repeat (ISSRs) DNA polymorphisms. *Caribb. J. Sci.* 41(2), 225-233.
- Carrillo A., I.G. 2006. Distribución espacial de clones de *Ferocactus robustus*. consecuencias sobre la reproducción sexual. Tesis de Maestría Biología ambiental. Ciencias Biológicas. 71 pp.
- Carrillo Angeles, I.G., J. Golubov, M. Rojas-Aréchiga y M. C. Mandujano. 2005. Distribución y estatus de conservación de *Ferocactus robustus* (Pfeiff.) Britton et. Rose. Cactáceas y Suculentas Mexicanas 50(2), 36-55
- Casas, A., J. Caballero, A. Valiente-Vanuet, J.A. Soriano y P. Dávila. 1999. Morphological variation and the process of domestication of *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) in Central Mexico. *American Journal of Botany* 86(4), 522-533.
- Caswell, H., 2000. Prospective and retrospective perturbation analyses: Their roles in conservation biology. *Ecology* 81: 619-627.
- Caswell, H., 2001. Matrix population models: Construction, analysis and interpretation, Sinauer, Sunderland, MA, USA.
- CITES. 1990. Appendices I, II and III to the Convention on International Trade in Endangered Species of wild Fauna and Flora. U.S. Department of the Interior Washington, D.C.
- CITES. 1992. Cactaceae checklist. (Ed: D.Hunt). Royal Botanic Gardens, Kew Surrey. ISBN 0 947643427. 190pp.
- Clark-Tapia, R. 2000. Estructura genética de dos cactáceas columnares del desierto Sonorense: *Stenocereus gummosus* y *S. eruca* (Cactaceae). Tesis de Maestría. Instituto de Ecología. UNAM. México.
- Clark-Tapia R. y F. Molina-Freaner. 2003. The genetic structure of a columnar cactus with a disjunct distribution: *Stenocereus gummosus* in the Sonora desert. *Heredity* 90: 443-450.
- Clark-Tapia, R. y F. Molina-Freaner. 2004. Reproductive ecology of the rare clonal cactus, *Stenocereus eruca*, in the Sonoran desert. *Plant Systematics and Evolution* 247: 155-164.
- Clark-Tapia, R., M.C. Mandujano, T. Valverde, A. Mendoza y F. Molina-Freaner. 2005. How important is clonal recruitment for population maintenance in rare plant species? The case of the narrow endemic cactus *Stenocereus eruca*, in Baja California, México. *Biological Conservation* 124: 123-132.
- Coates, F., I.D. Lunt, y R.L. Tremblay. 2006. Effects of disturbance on population dynamics of the threatened orchid *Prasophyllum correctum* D. L. Jones and implications for grassland management in south-eastern Australia. *Biological Conservation* 12: 59-69.
- Contreras, C. y T. Valverde. 2002. Evaluation of the conservation status of a rare cactus (*Mammillaria crucigera*) through the analysis of its population dynamics. *Journal of Arid Environments* 51: 89-102.

- Cox, G.W. 1981. Laboratory manual of general ecology. E.C. Brown, Dubuque, USA.
- Crawford, D.J. 1989. Enzyme electrophoresis and plant systematics. In: D.E. Soltis and P.S. Soltis (Com.), *Isozymes in Plant Biology*, Dioscorides Press. Portland, OR. 146-164 pp.
- Cruden, R.W., 1977. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* 31: 32-46.
- Cruden R.W. y S. Millar-Ward. 1981. Pollen-ovule ratio, pollen size, and the ratio of stigmatic area to the pollen bearing area of the pollinator: an hypothesis. *Evolution* 35 (5), 964-974.
- Cruz-Cisneros R. y J. Rzedowski. 1980. Vegetación de la Cuenca del Río Tepelmeme. Alta Mixteca, Estado de Oaxaca (México). *Anales Esc. Nal. Cien. Biol.* 22:19-84.
- Dafni, A., 1992. *Pollination Ecology. A Practical Approach*. The Practical Approach Series. Oxford University Press. New York. 201pp.
- Dar, S., M.C. Arizmendi y A. Valiente-Banuet. 2006. Diurnal and nocturnal pollination of *Marginatocereus marginatus* (Pachycereeae: Cactaceae) in central Mexico. *Annals of Botany* 97(3), 423-427.
- Dávila, P. 1983. Flora genérica del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Tesis. Maestro en Ciencias. Fac. Ciencias. UNAM. México. 694p.
- Dávila, A.P., M.C. Arizmendi, A. Valiente-Banuet, J.L. Villaseñor, A. Casas y R. Lira. 2002. Biological diversity in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *Biodiv. Conserv* 11: 421-442.
- Dávila, A., P.R.M. Lemos, A. Ramírez R. A. Salinas T. y Pedro Tenorio L. 1995. Análisis de la flora del valle de Tehuacán. Cuicatlán endemismo y diversidad. In: E. Linares, P. Dávila, F. Chiang, R. Bye, T. Elías (Eds.), *Conservación de plantas en peligro de extinción: Diferentes enfoques*. 133-41 pp.
- Dávila, A., J.L. Villaseñor, R. Medina, A. Ramírez, A. Salinas, J. Sánchez-Ken J. y P. Tenorio. 1993. Listados florísticos de México. X. Flora del Valle de Tehuacan-Cuicatlan, Instituto de Biología, UNAM, México.
- de Kroon, H., A. Plaisier, J. van Groenendael y H. Caswell. 1986. Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology* 67: 1427-1431.
- de Kroon, H., J. van Groenendael y J. Ehrlén. 2000. Elasticity: a review of methods and model limitations. *Ecology* 81: 607-618.
- Del Castillo, R.F. 1996. Ensayo sobre el fenómeno calcícola-calcífuga en cactáceas mexicanas. *Cact. Suc. Mex., Soc. Mex. Cact.*, 41 (1), 3-11
- Del Castillo, R.F. y S. Trujillo. 1991. Ethnobotany of *Ferocactus histrix* and *Echinocactus platyacanthus*. *Economic Botany* 45(4), 495-502.
- Del Castillo, R.F. y S. Trujillo. 1997. Sobre la naturaleza calcífuga y calcícola en cactáceas II; Comparaciones de germinación y establecimientos en *Echinocactus platyacanthus* y *Ferocactus histrix*. *Cac. Suc. Mex., Soc. Cact. Mex.* 42 (3), 51-55.
- Demant, A. 1978. Características del Eje Neovolcánico Transmexicano y sus problemas de interpretación. *Rev. Int. Geología. UNAM. Vol II, Núm. 2. México.*
- Demant, A. y C. Robin. 1975. Las fases del vulcanismo en México: una síntesis en relación con la evolución geodinámica desde el Cretácico. *Rev. Inst. Geología. UNAM.* 75(1), 70-83.
- Demant, A., R. Mauvois y L. Silva. 1976. El Eje Neovolcánico Transmexicano. Excursión No. 4. 3º Congreso Latinoamericano de Geología. México.



- Diario Oficial de la Federación. 16 de mayo de 1994. SEMARNAP. NOM-0590-ECOL.1994. Órgano del Gobierno Constitucional de los Estados Unidos Mexicanos.
- Diario Oficial de la Federación. 28 mayo de 1997. SEMARNAP. Decreto por el cual se declara el valle de Cuicatlán como área sujeta a conservación ecológica con carácter de Reserva de la Biosfera. Órgano del Gobierno Constitucional de los Estados Unidos Mexicanos.
- Diario Oficial de la Federación. 18 de septiembre de 1998. SEMARNAP. Decreto por el cual se declara el valle de Tehuacán como área Natural Protegida con carácter de Reserva de la Biosfera. Órgano del Gobierno Constitucional de los Estados Unidos Mexicanos.
- Dowrick, 1956. Heterostyly and homostyly in *Primula obconica*. *Heredity* 10: 219-236.
- Eguiarte, L.E. 1990. Genética de poblaciones de *Astrocaryum mexicanum* Liebm. en Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis de Doctorado. Centro de Ecología, UNAM.
- Esparza-Olguín, L., T. Valverde y E. Vilchis-Anaya. 2002. Demographic analysis of a rare columnar cactus (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, Mexico. *Biological Conservation* 103: 349–359.
- Esparza-Olguín, L., T. Valverde y M.C. Mandujano. 2005. Comparative demographic analysis of three *Neobuxbaumia* species (Cactaceae) with differing degrees of rarity. *Population Ecology*. 47: 229-245.
- Faegri, K. y L. Van der Pijil. 1979. The principles of pollination ecology. 3<sup>rd</sup> revised edition. Pergamon Press, Oxford and New York.
- Figueira, J.E., J. Vasconcellos-Neto, M.A. García, M.A y A.L. Teixeira de Souza. 1994. Saurocory in *Melocactus violaceus* (Cactaceae). *Biotropica* 26: 295-301.
- Fleming, T.H. 2002. Pollination biology of four species of Sonora Desert columnar cacti. In: T. Fleming T. and A. Valiente-Banuet (Eds.), *Columnar cacti and their mutualist: evolution, ecology and conservation*. Tuscon: University of Arizona Press. 207-225 pp.
- Fleming, T.H., M.D. Tuttle y M.A. Horner. 1996. Pollination biology and the relative importance of nocturnal and diurnal pollinators in three species of Sonoran desert columnar cacti. *The Southwestern Naturalist* 41: 257-269.
- Fleming, T. H., S. Maurice, S. Buchmann y M.D. Tuttle. 1994. Reproductive biology and relative male and female fitness in trioecious cactus, *Pachycereus pringlei* (Cactaceae). *American Journal of Botany* 81: 858-867.
- Flores J., O. Briones, A. Flores. y S. Sánchez-Colón. 2004. Effect of predation and solar exposure on the emergent and survival of desert seedlings of contrasting life-forms. *Journal of Arid Environments* 58: 1-18.
- Franco A.C. y P.C. Nobel. 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology* 77: 870-886
- García, E., 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana, UNAM, Mexico.
- Gibson, A.C. y P.S. Nobel. 1986. *The cactus primer*. Harvard University Press. Cambridge, MA. USA.
- Godínez-Alvarez, H., A. Valiente-Banuet y L. Valiente-Banuet. 1999. Biotic interactions and the population dynamics of the long-lived columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo* in the Tehuacan Valley, Mexico. *Canadian Journal of Botany* 77: 203-208.

- Godínez-Alvarez, H., T. Valverde y P. Ortega-Baes. 2003. Demographic Trends in the Cactaceae. *The Botanical Review* 69(2), 173-203.
- Golubov, F.J., 2002. El dimorfismo en la producción del néctar: Un acercamiento al proceso evolutivo de caracteres florales. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Grant, V. y K.A. Grant. 1979. Pollination of *Opuntia basilaris* and *O. littoralis*. *Plant Systematics and Evolution* 132: 321-325.
- Guzmán, U., S. Arias y P. Dávila. 2003. Catálogo de cactáceas mexicanas. UNAM, CONABIO, México.
- Haldane, J.B.S., 1924a. Mathematical theory of natural and artificial selection. Pt I *Trans. Camb. Phil. Soc.* 23: 19-41.
- Haldane, J.B.S., 1924b. Mathematical theory of natural and artificial selection. Pt II *Trans. Camb. Phil. Soc.* 23: 158-163.
- Hamrick, J.L. y J. Godt. 1989. Allozyme diversity in plant species. In: A. H. Brown, M.T. Clegg, A.L. Kahler and B.S. Weir (Comp.), *Plant Population Genetics, Breeding and Genetic Resources*, Sinauer Associates, Sunderland. MA. 43-63pp.
- Hamrick, J.L. y M.J.W. Godt. 1990. Allozyme diversity in plant species. In: A.H. Brown, M.T. Clegg, A.L. Kahler and B.S. Weir (Eds.), *Plant population genetics, breeding and genetic resources*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, 43-63pp.
- Hamrick J.L y M.J.W. Godt .1996. Effects of life story traits on genetic diversity in plant species. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B. Biological Sciences* 351: 1291-1298.
- Hamrick, J.L., J.D. Nason, T.H. Fleming y J.M. Nassar. 2001. Genetic Diversity in Columnar Cacti. In: T.H. Fleming y A. Valiente-Banuet (Comp.). *Evolution, Ecology and Conservation of Columnar Cacti and their Mutualists*. University of Arizona Press. AZ.
- Hamrick, J.L., J.D. Nason y T.H. Fleming. 2002. Genetic diversity in plant species. *Philosophical Transaction of the Royal Society of London Series B* 351: 1291-1298.
- Harder, L.D y S.C.H. Barrett. 2006. (Eds.). *Ecology & Evolution of Flowers* Oxford University Press, Oxford, UK.
- Hartl, D. L. y A.G. Clark. 1989. *Principles of Population Genetics*. Sinauer ass., Inc. Massachusetts. 681pp.
- Hedrick, P.W. 1985. *Genetics of populations*. Jones and Bartlett, Boston, Massachusetts, USA.
- Hedrick, P.W. 2005. *Genetics of Populations*. Arizona State University. Jones and Barlett Pbu. Sudbury, Mass. 737pp.
- Hernández, H. M. 2006. *La vida en los desiertos mexicanos*. Fondo de Cultura Económica, Secretaría de Educación Pública, CONACYT, CAB. México, 188pp.
- Hernández Rosas, L. 2006. Variación genética y producción de semillas en poblaciones de *Cylindropuntia bigelovii* con diferente ploidia. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología. 46pp.
- Hernández, H. y H. Godínez. 1994. Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. *Acta Botánica Mexicana* 26: 3-52.
- Hillis, D.M., D. Moritz y K. Mable. 1966. (Eds.). *Molecular Systematics*. Sunderland, MA: Sinauer.

- Horner, M., T. Fleming y C. Sahley. 1998. Foraging behaviour and energetics of a nectar-feeding bat, *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Zoology*, London, 244: 575-586.
- Horvitz, C.C., y D.W. Schemske. 1990. Spatio temporal variation in insect mutualists of a neotropical herb. *Ecology* 71: 1085-97.
- Horvitz, C., y D. W. Schemske. 1995. Spatiotemporal variation in demographic transitions of a tropical understory herb projection matrix analysis. *Ecological Monographs* 65: 155-192.
- Horvitz, C., D.W. Schemske y H. Caswell. 1997. The relative "importance" of life history stages to population growth: prospective and retrospective analysis. In: S. Tuljapurkar and H. Caswell (Eds.), *Structured Population Models in Marine, Terrestrial, and Freshwater Systems*. Chapman and Hall, New York.
- Hunt, D. 1992. CITES. Cactaceae checklist. Royal Botanic Gardens, Kew. Surrey, UK. 247-271 pp.
- Hunt, D. 1992. CITES. Cactaceae checklist. Royal Botanic Gardens, Kew. Surrey, UK.
- Ibarra-Cerdeña, C.L., L.I. Iñiguez-Dávalos, y V. Sánchez-Cordero. 2005. Pollination ecology of *Stenocereus queretaroensis* (Cactaceae), a chiropterophilous columnar cactus, in a tropical dry forest of Mexico. *American Journal of Botany* 92(3), 503-509.
- Inskipp, T. y H.J. Gillett (Eds.). 2003. Checklist of CITES species. A reference to the Appendices to the Convention. Word conservation Monitoring Center.
- IUCN. 1983. Rare, threatened and insufficiently known endemic cacti of Mexico. Threatened Plants Committee, Royal Botanic Garden, Kew, UK.
- IUCN. 1990. Centers of Plant Diversity. An introduction to the Project with guidelines for collaborators. Parchment (Oxford) Ltd., Kew, England. 31pp.
- IUCN, 2001. Categorías y criterios de la Lista Roja de la IUCN: version 3.1. Comisión de Supervivencia de la UICN. UICN, Gland Suiza y Cambridge, Reino Unido.
- IUCN. 2002. IUCN Red list categories. World Conservation Union. Gland, Suiza.
- IUCN. 2004. 2004 IUCN Red List of Threatened Species. <http://www.iucnredlist.org>.
- Jaimes, I. y N. Ramirez. 1999. Breeding systems in a secondary deciduous forest in Venezuela: The importance of life form, habitat and pollination specificity. *Pl. Syst. Evol.* 215: 23-36.
- Jaramillo-Luque, V. y F. González-Medrano. 1983. Análisis de la vegetación arbórea en la provincia florística de Tehuacán-Cuicatlán. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 45: 49-64.
- Jiménez-Sierra, C. y J. Reyes. 2000. Las Cactáceas de Metztitlán, In: M.A. Armella, L. Yáñez, and M.E. Sandoval (Eds.), *Metztitlán: Lugar de la luna y las maravillas*. SEMARNAP-UAM, México, 46-82pp.
- Jiménez-Sierra, C. y C. Jiménez-González. 2002. Heterogeneidad ambiental y distribución de cactáceas en una zona semiárida. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 48(1), 1-14.
- Jiménez-Sierra, C. y C. Jiménez-González. 2003. Heterogeneidad ambiental y distribución de cactáceas en una zona semiárida. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*, 48: 4-17.
- Jiménez-Sierra, C., M.C. Mandujano y L.E. Eguiarte. 2007. Are populations of the candy barrel cactus (*Echinocactus platyacanthus*) in the Desert of Tehuacán, México at risk? Population projection matrix and Life Table Response Analysis. *Biological Conservation* 135: 278-292.
- Jiménez-Sierra, C.L., M. Sotero y L. Eguiarte. 2000. Características edafológicas donde se desarrolla *Echinocactus platyacanthus* en Zapotitlán de las Salinas, Pue. y en Metztitlán,

- Hgo. In: R. Quintero-Lizaola, T. Reyna-Trujillo, L. Corlay, A. Ibañez-Huerta, N.E. García-Calderon (Eds.), La edafología y sus perspectivas al siglo XXI, Vol.II., Universidad Nacional Autónoma de México, Universidad Autónoma de Chapingo. México, 494-499pp.
- Johnson, R.A., 1992. Pollination and reproductive ecology of Acuña cactus, *Echinomastus erectocentrus* var. *acunensis* (Cactaceae). International Journal of Plant Science 153: 400-408.
- Jordan, P.W. y P.S. Nobel. 1979. Infrequent establishment of seedlings of *Agave deserti* (Agavaceae) in the Northwestern Sonoran Desert. American Journal of Botany 66: 1079 – 1084.
- Krebs, C.J., 1978. Ecology; the experimental analysis of distribution and abundance. Harper & Row, Publishers. New York, 678pp.
- Lambert, S., M.E.L. Borba y M.C. Machado. 2006. Alloenzyme diversity and morphometrics of endangered *Melocactus glaucescens* (Cactaceae), and investigation of the putative hybrid origin for *Melocactus x albicephalus* (*Melocactus ernestii* x *M. glaucescens*) in north-eastern Brazil. Plant Species Biology 21: 93-108.
- Ledezma, M.A.A.R. 1979. Tipos de vegetación y algunas características ecológicas en que se desarrolla en los municipios de Caltepec y Zapotitlán Salinas, Puebla, México. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. 138 pp.
- Lefkovich, L.P., 1965. The study of population growth in organisms grouped by stages. Biometrika 21: 1-18.
- Leslie, P.H., 1945. On the use of matrices on certain population mathematics. Biometrika 33: 183-212.
- López, R.E. 1981. Geología de México. Tomo III. México. 446pp.
- Loveless, M.D. y J.L. Hamrick. 1984. Ecological determinants of genetic structure in plant populations. Ann. Rev. Ecol. Systmatics 15: 65-95.
- Magurran, A.E., 1989. Diversidad ecológica y su medición. Ediciones Vedral. Barcelona, 200 pp.
- Mandujano, M.C., C. Montaña y L. Eguiarte. 1996. Reproductive ecology and inbreeding depression in *Opuntia rastrera* (Cactaceae) in Chihuahuan Desert: Why are sexually derived recruitments so rare? American Journal of Botany 83: 63-70.
- Mandujano, M.C., C. Montaña, M. Franco, J. Golubov y A. Flores-Martínez. 2001. Integration of demographic annual variability in a clonal desert cactus. Ecology 82: 344–359.
- Mandujano, M. C., C. Montaña, I. Mendez y J. Golubov. 1998. The relative contributions of sexual reproduction and clonal propagation in *Opuntia rastrera* from two habitats in the Chihuahuan desert. Journal of Ecology 86: 911-921.
- Martínez-Avalos, J.G., M.C. Mandujano, J. Golubov, M. Soto y J. Verhulst. 2004. Análisis del Método de Evaluación de Riesgo (MER) del “Falso Peyote” (*Astrophytum asterias* Zucc. Lem.) en México. Cactáceas y Suculentas Mexicanas 49: 118-127.
- Martorell, C. y E. Peters. 2005. The measurement of chronic disturbance and its effects on the threatened cactus *Mammillaria pectinifera*. Biological Conservation 124: 199-207.
- Mas, J.F., A. Velázquez, J.L. Palacio y G. Bocco. 2003. Cartographie et inventaire forestier au Mexique. Bois et Forêts des Tropiques. 275(1), 5-16.

- Matías-Palafox, M. L. 2007. Estructura poblacional y biología reproductiva de *Turbinicarpus horripilus* (Lem.) Vác. John & Riha (Cactaceae). Tesis Maestría en Biología. Universidad Autónoma Metropolitana (Iztapalapa). México.
- Matías-Palafox, M.L. y C. Jiménez-Sierra. 2006. Evaluación del riesgo de extinción de las poblaciones de *Turbinicarpus horripilus* (Lem.) Vác. John & Riha, cactácea endémica de la Barranca de Metztitlán, México. *Cact. Suc. Mex* 51: 100-110.
- MATLAB, 1994. MATLAB Mathematical Software Version 5.2.0. Tatick, Massachusetts, USA.
- Menges, E.S., 1986. Predicting the future of rare plant populations: demographic monitoring and modeling. *Natural Areas Journal* 6: 13-25.
- McFerland J.D., P.G. Kevan y N.A. Kabe. 1989. Pollination biology of *Opuntia imbricata* (Cactaceae) in southern Colorado. *Canadian Journal of Botany* 67: 24-28.
- McIntosh M.E., 2002a. Flowering phenology and reproductive output in two sister species of *Ferocactus* (Cacaceae) *Plant Ecology* 159: 1-13.
- McIntosh M.E., 2002b. Plant size, breeding system, and limits to reproductive success in two sister species of *Ferocactus* (Cactaceae). *Plant Ecology* 162: 273-288.
- McIntosh M.E., 2005. Pollination of two species of *Ferocactus*: interactions between cactus-specialist bees and their host plants. *Functional Ecology* 19: 727-734.
- Méndez-Larios, I, J.L. Villasenor, R. Lira, J.J. Morrone, P. Dávila y E. Ortiz. 2005. Toward the identification of a core zone in the Tehuacán-Cuicatlán biosphere reserve, Mexico, based on parsimony analysis of endemism of flowering plant species, *Interciencia* 30: 267-274.
- Metcalf C.L. y Flint W.P. 1974. *Insectos destructivos e insectos útiles*. Compañía Editorial Continental. México.
- Meyrán J., 1980. *Guía Botánica de cactáceas y otras suculentas del Valle de Tehuacán*. Sociedad Mexicana de Cactología. México. 50pp.
- Miranda, F. 1947. Estudios sobre la vegetación de México. V. Rasgos sobre la vegetación en la Cuenca del Río Balsas. *Rev. Sociedad Mexicana de Historia Natural* 8: 95-114.
- Miranda, F. 1948. Datos sobre la vegetación en la Cuenca Alta del Papaloapan. *Anales Inst. Biol. Universidad Nacional Autónoma de México* 19: 333-364.
- Mittermeir, R. 1988. Primate diversity and the tropical rain forest: Case studies from Brazil and Madagascar and the importance of the megadiversity Countries. In: E. Wilson (Ed.), *Biodiversity*. National Academic Press. USA 145-154 pp.
- Mitton J.B. 1978. Relationship between heterozygosity for enzyme loci and variation of morphological characters in natural populations. *Nature* 273: 661-662.
- Molina-Freaner, F. A. y L. Eguiarte. 2003. The pollination biology of two paniculate Agaves from northwestern México: contrasting roles of bats as pollinators. *American Journal of Botany* 90: 1016-1024.
- Molina-Freaner, F., A. Rojas-Martínez, T.H. Fleming y A. Valiente-Banuet. 2004. Pollination biology of the columnar cactus *Pachycereus pecten-aboriginum* in north-western Mexico. *Journal of Arid Environments* 56(4), 117-127.
- Montaña, C. y A. Valiente-Banuet. 1998. Floristic and life-form diversity along an altitudinal gradient in an intertropical semiarid Mexican region. *The Southwestern Naturalist* 43(1), 25-39.

- Moraes, E.M., A.G. Abreu, S.C.S. Andrade, F.M. Sene y S.N. Vera. 2005. Population genetic structure of two columnar cacti with a patchy distribution in eastern Brazil. *Genetica* 125: 311-323.
- Mota L., S. E., B. Leite, M. Cámara S.C. y A. Da Silva. 2006. Allozyme diversity and morphometrics of *Melocactus Paucispinus* (Cactaceae) and evidence for hybridization with *M. concinnus* in the Chapada Diamantina, North-eastern Brazil. *Annals of Botany* 97: 389-403.
- Münsell, 1975. Soil Color Charts. Edit. Kollmorgen Corp. Maryland, USA
- Nassar, J.M., 1999. Comparative population genetic structure of Venezuelan cacti and estimates of their mating systems. Ph. D. Dissertation, University of Miami, Coral Gables, FL.
- Nassar, J.M., J.L. Hamrick y T.H. Fleming. 2001. Genetic variation and population structure of the mixed-mating cactus, *Melocactus curvispinus* (Cactaceae).
- Nassar, J.M. y N. Ramírez. 2004. Reproductive biology of the melon cactus, *Melocactus curvispinus* (Cactaceae). *Plant Syst. Evol.* 248: 31-44.
- Nassar J.M., N. Ramírez y O. Linares. 1997. Comparative pollination biology of Venezuelan columnar cacti and the role of nectar-feeding bats in their sexual reproduction. *American Journal of Botany* 84: 918-927.
- Nassar, J.M., J.L. Hamrick y T.H. Fleming. 2003. Population genetic structure of Venezuelan chiropterophilous columnar cacti (Cactaceae). *American Journal of botany* 90(11), 1628-1637.
- NCSS, 2000. Statistical System Windows. User's Guide-I. Published by Number Cruncher Statistical System. Kaysville. UTAH. USA
- Neel, M.C., J. Clegg y N. C. Ellstrand. 1996. Isozyme variation in *Echinocereus engelmannii* var. *munzii* (Cactaceae). *Conservation Biology* 10(2), 622-631.
- Nei, M. 1972. Genetic distance between populations. *Am. Nat.* 106: 283-292.
- Nobel, P.S. 1978. Surface temperature of cacti, influences of environmental and morphological factors. *Ecology* 59: 986-996.
- Nobel, P.S., 1988. Environmental Biology of Agaves and Cacti. Cambridge University Press, Cambridge, USA.
- Nolasco, H., F. Vega-Villasante, H.L. Romero-Shmidt y A. Díaz Rondero. 1996. The effects of salinity, acidity, Light and temperature on the germination of seeds of cardon (*Pachycereus pringlei* (S.Wats) Britton & Rose, Cactaceae). *Journal of Arid Environments* 33: 87-94.
- NOM-059-ECOL-2001. Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de Riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación 6 Marzo de 2002, México.
- Oaxaca-Villa, B., A. Casas y A. Valiente-Banuet. 2006. Reproductive biology in wild and silvicultural managed populations of *Escontria chiotilla* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, Central Mexico. *Genetic Resources and Crop Evolution* 52: 277-287.
- Oldfield, S. (Comp.) 1997. Cactus and succulent plants-status survey and conservation action plan. IUCN/SSC. Gland.
- Ortega-Baes, P.F., 2001. Demografía de la cactácea columnar *Escontria chiotilla*. M.Sc. Thesis, Universidad Nacional Autónoma de México, México.

- Osborn, M. M., P.G. Kevan y M.A. Lane. 1988. Pollination biology of *Opuntia polyacantha* and *Opuntia phaeacantha* (Cactaceae) in southern Colorado. *Plant Syst. Evol.* 159: 5-94.
- Osorio-Beristain, O. 1996. Análisis de la vegetación del cerro Cutá y sus alrededores. Tesis Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias. U.N.A.M. México.
- Otero-Arnaiz, A., A. Casas and J.L. Hamrick. 2005a. Direct and indirect estimates of gene flow among wild and managed populations of *Polaskia chichipe*, an endemic columnar cactus in Central Mexico. *Molecular Ecology* 14(14), 4313–4322.
- Otero-Arnaiz, A., A. Casas and J.L. Hamrick. 2005b. Genetic variation and evolution of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) under domestication in the Tehuacán Valley, central Mexico. *Molecular Ecology* 14(6), 1603-1611.
- Otero-Arnaiz A, A. Casas, C. Bartolo, E. Pérez-Negrón y A. Valiente-Banuet. 2003a. Evolution of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) under domestication in the Tehuacán Valley, Central México. *Am. J. Bot.* 90: 593-602.
- Parker, K. y J.L. Hamrick. 1992. Genetic diversity and clonal structure in a columnar cactus, *Lophocereus schottii*. *American Journal of Botany* 79(1), 86-96.
- Perkin Elmer, Co. 1976. Analytical methods for atomic absorption spectrophotometry. Perkin Elmer. Norwalk, Connecticut.
- Peters, E. y C. Martorell. 2000. Conocimiento y conservación de las mamilarias endémicas del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Reporte final, Proyecto R166 ante CONABIO, México.
- Pierson, E.A., Turner, R.M. 1998. An 85-year study of saguaro *Carnegiea gigantea* demography. *Ecology* 79: 2676–2693.
- Piña, H. 2000. Ecología reproductiva de *Ferocactus robustus* en el Valle de Zapotitlan Salinas, Puebla. Tesis de Maestría. ENCB. Instituto Politécnico Nacional. México.
- Plasencia, L. 2003. Biología reproductiva de *Opuntia bradtiana* (Cactaceae) en Cuatro Ciénegas, Coahuila, México. Tesis Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM, México, 49pp.
- Pleasants, J. M. y J.S. Chaplin. 1983. Nectar production rate of *Asclepias quadrifolia*: causes and consequences of individual variation. *Oecologia* 59: 232-238.
- Pyke, G.H. 1991. How much does floral nectar cost? *Nature* 350: 58-59.
- Ramamoorthy, T.P., R. Bye, A. Lot y J. Fa (Eds). 1993. Biological diversity of Mexico: origins and distribution. Oxford Univ Press, New York.
- Reyes-Agüero, J.A., J.A. Aguirre y A. Valiente-Banuet. 2006. Reproductive biology of *Opuntia*: A review. *Journal of Arid Environments*. 64: 549-585.
- Rocha, M. S.V. Good-Ávila, F. Molina Frenner, H. T. Arita, A. Castillo, A. García Mendoza, A. Silva-Montellano, B.S. Gaut, V. Souza and L. Eguiarte. 2006. Pollination biology and adaptive radiation of Agavaceae, with special emphasis on the genus *Agave*. *Aliso* 22: 329-344.
- Rojas, A. M. 1995. Estudios sobre la germinación de cactáceas del Valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla. Tesis de Maestría en Ciencias (Biología) Fac. Ciencias. UNAM. 125 pp.
- Rojas-Martínez, A. Valiente-Banuet, M.C. Arizmendi, A. Alcántara-Eguren y H. Arita. 1999. Seasonal distribution of the long nosed bat *Leptonycteris curassoae* in North America: does a generalized migration pattern really exist?. *Journal of Biogeography* 26: 1065-1077.

- Rosas-Barrera, M.L., Mandujano, M.C. 2002. La diversidad de historias de vida de Cactáceas, aproximación por el triángulo demográfico. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 47 (2), 33-41.
- Rosas-López, U. y M. Collazo. 2004. Conditions for germination and early growth of seedlings of *Polaskia chichipe* (Goss.) Backeberg and *Echinocactus platyacanthus* Link and Otto *fa. grandis* (Rose) Bravo-Hollis (Cactaceae). *Phyton International Journal of Experimental Botany*. 213-220.
- Ruiz-Zapata, T. y M.T.K. Arroyo. 1978. Plant reproductive ecology of a secondary deciduous forest in Venezuela. *Biotropica* 10: 221-230
- Rzedowski, J. 1962. Contribuciones a la fitogeografía florística e histórica de México. I. Algunas consideraciones acerca del elemento endémico de la flora mexicana. *Bol. Soc. Bot. Mex.* 27: 52- 65.
- Rzedowski, J., 1978. *Vegetación de México*, Limusa, México.
- Rzedowski, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botánica Mexicana* 14: 3-21.
- Sahley, C.T. 1996. Bat and hummingbird pollination of an autotetraploid columnar cactus, *Weberbauerocereus weberbaueri* (Cactaceae). *American Journal of Botany* 83(10), 1329-1336.
- Sahley, C.T. 2001. Vertebrate pollination, fruit production, and pollen dispersal of *Stenocereus thurberi* (Cactaceae). *The Southwestern Naturalist* 46: 261-271.
- Sather, B.E. y O. Bakke. 2000. Avian life history and contribution of demographic traits to the population growth rate. *Ecology* 81: 642-653.
- Sánchez Mejorada, H. 1978. *Manual de Campo de las Cactáceas y Suculentas de la Barranca de Metztlán*. Soc. Mex. de Cactología. A.C. y CONACyT. Publicación de Difusión Cultural Num.2.
- Sánchez-Mejorada, H. 1982. Problemas en el control del comercio de las cactáceas. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 27: 27-32.
- Sanz, V. y M. Nassar. 2007. Ecología de la dispersión de semillas de *Melocactus curvispinus*. *Boletín de la Sociedad Latinoamericana y del Caribe de Cactáceas y otras Suculentas*. 4(2):7
- Scheinvar, L., 2004. *Flora cactológica del Estado de Querétaro: Diversidad y Riqueza*. Fondo de Cultura Económica. México.
- Schmalzel, J., W. Reichenbacher y S. Rutman. 1995. Demographic study of the rare *Coryphantha robbinsorum* (Cactaceae) in southeastern Arizona. *Madroño* 42: 332-348.
- Schemske, D.W., C. Husband, H. Ruckelshaus, I. Goodwillie, M. Parker y J.G. Bishop. 1994. Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology* 75: 584-606.
- Scobell, S.A. y P.E. Scott. 2002. Visitors and floral traits of a hummingbird-adapted cactus (*Echinocereus coccineus*) show only minor variation along an elevation gradient. *Am. Midl. Nat.* 147: 1-15.
- SEMARNAT, 2002. NOM-059-ECOL-2001. Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión o



cambio-Lista de especies en riesgo. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. Diario Oficial de la Federación, marzo de 2002.

- Silvertown, J., M. Franco, I. Pisanty y A. Mendoza. 1993. Comparative plant demography relative importance of life cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology* 81: 465-476.
- Silvertown, J., M. Franco y E. Menges. 1996. Interpretation of elasticity matrices as an aid to management of populations for conservation. *Conservation Biology* 10: 591-597.
- Slatkin, M. 1993. Isolation by distance in equilibrium and non equilibrium populations. *Evolution* 47: 264-279.
- Slatkin, M. y N.H. Barton. 1989. A comparison of three indirect methods for estimating average levels of gene flow. *Evolution* 43: 1349-1368.
- Smith Jr., C.E. 1967. Plant remains, In: Byers D.S. (Ed.), *The prehistory of the Tehuacán Valley*. Vol. I. University of Texas Press. Austin.
- Smith, E.E. 1965. Flora Tehuacan Valley. *Fieldiana. Bot.* 31: 101-143.
- Sokal, R.R. y C.D. Michener. 1958. A statistical method for evaluation systematic relationships. *Univ. Kansas Sci. Bull.* 28: 1409-1438
- Southwick, E. E. 1984. Photosynthate allocation to floral nectar: a neglected energy investment. *Ecology* 65: 1775-1779.
- Spears, E.E. Jr. 1987. Island and mainland pollination ecology of *Centrosema virginianum* and *Opuntia stricta*. *Journal Ecology* 75: 351-362.
- Steenbergh, H. y H. Lowe. 1969. Critical factors during the first years of life of saguaro (*Cereus giganteus*) at Saguaro National Monument, Arizona. *Ecology* 50: 825-834.
- Steenbergh, W.F. y C.H. Lowe. 1977. Ecology of the Saguaro: II Reproduction, germination, establishment, growth, and survival of the young plant. National Park Service Scientific Monograph Series, Number 8. United States Government Printing Office, Washington, DC, USA.
- Steenbergh, W.F. y C.H. Lowe. 1983. Ecology of the Saguaro. III. Growth and Demography. National Park Service Scientific Monographs Series No. 17. Washington, DC, USA.
- Taylor, N.P. 1991. The genus *Melocactus* (Cactaceae) in central and South America. *Bradleya* 9: 1-80.
- Technicon Industrial Systems. 1997. Technicon Industrial Method No. 329-74 W/B. individual/simultaneous determinations of nitrogen and/or phosphorus in BD acid digest. Technicon Industrial System. Tarrytown, N.Y.
- Tickin, T. y P. Nantel. 2004. Dynamics of the tropical understory herb *Aechmea magdalenae* in old-growth versus secondary forest. *Biological Conservation* 120: 461-470.
- Tinoco, A., A. Casas, R. Luna y K. Oyama. 2005. Population genetics of *Escontria chiotilla* in wild and silvicultural manager populations in the Tehuacán Valley, Central Mexico. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 52: 515-538.
- Toledo, V.M. 1988. La diversidad Biológica de México. *Ciencia y Desarrollo*. núm. 81, año XIV: 17-30pp.
- Toledo, V.M. y M.J. Ordóñez. 1998. El panorama de la biodiversidad de México: una revisión de los hábitats terrestres. In: R. Ramamoorty. 739-757pp.

- Trujillo, A.S. 1982. Estudios sobre algunos aspectos ecológicos de *Echinocactus platyacanthus* (S.L.P.). Tesis de Licenciatura. ENEP-I. UNAM. México.
- Trujillo, A.S. 1984. Distribución geográfica y ecológica de *Echinocactus platyacanthus* un ejemplo de distribución disyunta. *Cactaceas y Suculentas Mexicanas*. Soc. Cáct. Méx. Núm.4: 75-81.
- Ureta, C., 2006. Evaluación del Disturbio Antropogénico Crónico sobre el Comportamiento Demográfico de Dos Especies de *Mammillaria* (Cactaceae), Tesis. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Usher, B., 1976. Extensions to models, used in renewable resource management, which incorporate an arbitrary structure. *Journal of Environmental Management* 4: 123-140.
- Valiente-Banuet, A. y E. Ezcurra. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacán Valley, Mexico. *Journal of Ecology* 79: 961-971.
- Valiente-Banuet, A., M.C. Arizmendi, A. Rojas-Martínez y L. Domínguez-Canseco. 1996. Ecological relationships between columnar cacti and nectar-feeding bats in México. *Journal of Tropical Ecology* 12: 103-119.
- Valiente-Banuet, A., A. Rojas-Martínez, M.C. Arizmendi y P. Dávila. 1997a. Pollination biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalaensis* and *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacán Valley, Central Mexico. *American Journal of Botany* 84: 452-455.
- Valiente-Banuet, A., Rojas-Martínez A., Casas, A. Arizmendi, M.C. y Dávila P. 1997b. Pollination ecology of winter-blooming giant columnar cacti in Tehuacán Valley, Mexico. *Journal of Arid Environments* 37: 331-341.
- Valiente-Banuet, A., M.C. Arizmendi, A. Rojas-Martínez, A. Casas, H. Godínez-Alvarez, C. Silva y P. Dávila. 2002. Biotic interactions and population dynamics of columnar cacti. In: T. Fleming and A. Valiente-Banuet (Eds.), *Columnar cacti and their mutualist: evolution, ecology and conservation*. Tuscon: University of Arizona Press, 225-241pp.
- Valiente-Banuet, A., A. Bolongaro-Caravena, O. Briones, E. Ezcurra, M. Rosas, H. Nuñez, G. Bernard y E. Vázquez. 1991a. Spatial relationship between cacti and nurse shrub in a semiarid environment in Central Mexico. *Journal of Vegetation Science* 2: 15-20.
- Valiente-Banuet, A., F. Vite y J.A. Zavala. 1991b. Interaction between *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse shrub *Mimosa luisana*. *Journal of Vegetation Science* 2: 1-14.
- Valverde, T. y J. Silvertown. 1998. Variation in the demography of a woodland understory herb (*Primula vulgaris*) along the forest regeneration cycle: projection matrix analysis. *Journal of Ecology* 86: 545-562.
- Valverde, P. L. y A. Zavala-Hurtado. 2006. Assessing the ecological status of *Mammillaria pectinifera* Weber (Cactaceae), a rare and threatened species endemic of Tehuacán-Cuicatlán Region in Central Mexico. *Journal of Arid Environments*.
- Valverde, T., S. Quijas, M. López-Villavicencio y S. Castillo. 2004. Population dynamics of *Mammillaria magnimamma* Haworth. (Cactaceae) in a Mexican lava-field. *Plant Ecology* 170: 167-184.
- Villaseñor, J.L., P. Dávila y F. Chiang. 1990. Fitogeografía del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 50, 135-149.

- Walkley, A. 1946. A critical examination of rapid method for determining organic carbon in soils-effect of variations in digestion conditions and inorganic soil constituents. *Soil. Sci.* 63: 251-263.
- Waser, N.M. 1983. The adaptative nature of the floral traits: ideas and evidence. In: L. Real (ed.), *Pollination biology*. Academic Press. Orlando. Fl. 241-285pp.
- Waser, N., L. Chittka, M.V. Price, N.M. Williams y J. Ollerton. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77: 1043-1060.
- Willson, M. F. 1979. Sexual selection in plants. *The American Naturalist* 113: 777-790.
- Wilson, M. V. Y A. Schmida. 1984. Measuring beta diversity with presence-absence data. *Journal of Ecology*, 72: 1055-1064.
- Wisdom, J. y S. Mills. 1997. Using sensitivity analysis to guide population recovery: Prairie-chickens as an example. *Journal of Wildlife. Management* 61, 302-312.
- Wright, S. 1969. *Evolution and the Genetics of Populations, Vol. 2, The Theory of Gene Frequency*. Chicago: University of Chicago Press.
- Wyatt, R. 1983. Pollinator-Plant interactions and the evolution of breeding systems. En: *Pollination Biology*. Lesly Real (ed.) Academic Press. New York.
- Zar, H., 1984. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, New Jersey, USA.
- Zavala, J.A. 1980. Estudios ecológicos en el valle semiárido de Zapotitlán Salinas, Puebla. Clasificación de la vegetación. Tesis de Lic. UNAM, Fac. Ciencias. México, 158 pp.
- Zavala, J.A., 1982. Estudios ecológicos en el valle de Zapotitlán, Puebla. I. Clasificación numérica de la vegetación basada en atributos binarios de presencia de especies. *Biotica* 7: 99-120
- Zavala-Hurtado, J.A. y A. Díaz Solís. 1995. Repair, growth, age and reproduction in the giant columnar cactus *Cephalocereus columna-trajani* (Karwinski ex. Pfeiffer) Schumann (Cactaceae). *Journal of Arid Environments* 7: 99-120.