



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

Demografía de *Astrophytum myriostigma*
Lem. (Cactaceae)

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

P R E S E N T A

DONAJÍ LÓPEZ FLORES

TUTOR DE TESIS: DR. JORDAN KYRIL GOLUBOV FIGUEROA

COMITÉ TUTOR: DR. JOSÉ ALEJANDRO ZAVALA HURTADO
M. EN C. IRENE PISANTY BARUCH

MÉXICO, D.F.

FEBRERO DE 2012



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

OFICIO FCIE/DEP/655/11

ASUNTO: Oficio de Jurado

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 17 de octubre de 2011 se aprobó el siguiente juraco para el examen de grado de MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL) del (la) alumno (a) LÓPEZ FLORES DONAJÍ con número de cuenta 509021689 con la tesis titulada "Demografía de *Astrophytum myriostigma* Lem. (Cactaceae)", realizada bajo la dirección del (la) DR. JORDAN KYRIL GOLUBOV FIGUEROA:

Presidente: DRA. MARÍA TERESA VALVERDE VALDÉS
Vocal: DR. ÁNGEL SALVADOR ARIAS MONTES
Secretario: DR. JOSÉ ALEJANDRO ZAVALA HURTADO
Suplente: DR. VÍCTOR PRÓSPERO PARRA TABLA
Suplente: M. EN C. IRENE PISANTY BARUCH

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

Atentamente

"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 30 de noviembre de 2011

Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga
Coordinadora del Programa

MCAA/MJFM/ASR/ipp



AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Nacional Autónoma de México.

Al Posgrado de Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca otorgada.

Al proyecto “Filogeografía del género *Astrophytum* parte II” (CONACyT Ciencia Básica 83790) a cargo del Dr. Jordan Golubov por el financiamiento del trabajo de campo y por la beca otorgada para concluir este trabajo de tesis.

Al Dr. Jordan Golubov por dirigir esta tesis y por todas sus enseñanzas.

Al Dr. Alejandro Zavala Hurtado por su valiosa y amable ayuda en los análisis de perturbación del hábitat, por todo su apoyo y sugerencias.

A la M. en C. Irene Pisanty, por sus atinados comentarios y apoyo incondicional.

A los miembros del jurado, Dr. Alejandro Zavala, M.C. Irene Pisanty, Dra. Tere Valverde, Dr. Salvador Arias y Dr. Víctor Parra, por la cuidadosa revisión de esta tesis y sus aportaciones que llevaron a mejorarla.

A la Dra. Carmen Mandujano por sus enseñanzas y apoyo brindado durante mi estancia en el Laboratorio de Dinámica de Poblaciones y Evolución de Historias de Vida.

A la Dra. Mariana Rojas Aréchiga por su apoyo durante mi estancia en el laboratorio.

Al Dr. José Guadalupe Martínez Ávalos y a toda su familia por su amistad y enorme apoyo durante las salidas de campo.

Al Dr. Francisco González Medrano, Biol. Claudia Hernández Díaz y M.C. Aurora Chimal, por la identificación de la vegetación de los sitios de estudio.

A Yup (Johannes Verhulst) por su ayuda y apoyo incondicional.

Al Instituto de Ecología e Instituto de Biología de la UNAM y a la Universidad Autónoma Metropolitana Xochimilco por acogerme en sus instalaciones.

“Por mi raza hablará el espíritu”.

AGRADECIMIENTOS

A mis padres, Carmen y Jesús, quienes forman parte importante de esta tesis. Por su cariño, apoyo, consejos certeros y alentadores, por inspirar el ánimo y la confianza en mí, y por alumbrar mi camino con sabios proverbios. Gracias por enseñarme a volar.

A mi hermano Cuitláhuac, de quien siempre aprendo, quien me impulsa en el camino de la vida, con quien comparto tantos bellos momentos, a quien quiero entrañablemente, y quien, al lado de Eli, me darán la enorme dicha de ser tía. Hermanito: QLFEC siempre.

A mis abuelitos y, por supuesto a toda mi familia, por estar siempre al pendiente de mí, por toda la buena vibra que me contagian.

A Karina Ramos R., por tu valiosa amistad y tu enorme apoyo siempre.

A Sandra Tépo, por el cobijo que me has brindado, por tu amistad y ese gran corazón que tienes. Por todo lo que me has ayudado y enseñado.

A Francisco Guerra, por tu invaluable amistad, compañía y apoyo en todo momento. Te agradezco abrirme las puertas de tu laboratorio (que llegué a sentirlo como mío), ya que conocí a personas muy agradables, compañeros tan hospitalarios.

A Constantino González de quien siempre he recibido amistad y apoyo incondicional, y a quien agradezco todas las atenciones.

A mis amigos del departamento con quienes he compartido tantos bellos momentos y hemos formado una buena manada: Mariela Díaz, Ceci Salinas, Ricardo Llamas, Karina R. y Liz Martínez.

A mis compañeros de los laboratorios de Meli y Jordan, quienes estuvieron conmigo en campo y apoyaron en este trabajo: Hugo, Isra, Leo, Juan, Coni, Yup, Syl, Hibra, Vero, Ale Maya (†), Gisela, Erick y Tania.

A mis amigos quienes me han acompañado desde hace muchos ayeres y otros más recientes, pero sin duda, todos importantes para mí y con quienes la vida siempre se torna entusiasta. Les agradezco ser compañeros invaluable de tantas andanzas y vivencias tan memorables. Todos ustedes están presentes en mis pensamientos, colman mi corazón y mantienen encendido el fuego de nuestra amistad que alumbró mi camino.

*...Y tu corazón hablará por tu boca cuando “te quiero” digas.
S.C.I. Marcos*

ÍNDICE

	Pág.
RESUMEN	1
ABSTRACT	2
1. INTRODUCCIÓN	3
2. OBJETIVOS	12
2.1. Objetivo general	12
2.2. Objetivos particulares	12
3. MÉTODOS	13
3.1. Especie de estudio	13
3.2. Sitios de estudio	15
3.3. Patrón espacial	19
3.4. Densidad poblacional	21
3.5. Distribución geográfica potencial	21
3.6. Nodricismo	22
3.6.1. Estructura de la vegetación	22
3.6.2. Asociación con nodrizas	24
3.7. Disturbio antropogénico crónico	26
3.8. Demografía	28
3.8.1. Análisis prospectivos	33
3.8.2. Análisis retrospectivos	34
3.9. Simulaciones numéricas	35
4. RESULTADOS	36
4.1. Distribución geográfica potencial	36
4.2. Patrón espacial	36
4.3. Densidad poblacional	39
4.4. Nodricismo	39
4.5. Disturbio antropogénico crónico	43
4.6. Demografía	44

4.6.1. Diagramas del ciclo de vida	46
4.6.2. Análisis matricial	48
4.6.3. Análisis prospectivos	50
4.6.4. Análisis retrospectivos	53
4.7. Simulaciones numéricas	55
5. DISCUSIÓN	60
5.1. Distribución espacial potencial	60
5.2. Nodricismo	61
5.3. Densidad y perturbación del hábitat	64
5.4. Demografía	66
5.5. Implicaciones para la conservación.	71
6. CONCLUSIONES.	74
LITERATURA CITADA.	75

Resumen

Nuestro país alberga una gran riqueza de plantas. Dentro de esta riqueza, la familia Cactaceae se encuentra ampliamente representada. No obstante, la perturbación del hábitat y la colecta excesiva han puesto en riesgo a muchas de sus especies. Se analizó la demografía de *Astrophytum myriostigma* Lem., cactácea catalogada como “amenazada” por la NOM-059-SEMARNAT-2010, en Rioverde y Pozas de Santa Ana, San Luis Potosí, por medio de matrices de proyección poblacional para evaluar su estatus de conservación. Se utilizaron análisis prospectivos, retrospectivos y simulaciones numéricas para encontrar las fases del ciclo de vida que son claves para la conservación de esta especie. Se describió el disturbio antropogénico crónico del ambiente y la asociación de la especie con nodrizas para explorar cómo influyen estos factores sobre la dinámica poblacional. *A. myriostigma* se asoció con *Hechtia* sp., *Fouquieria splendens* y *Mimosa zygophylla*, si bien su asociación con nodrizas no fue forzosa. La tasa de crecimiento poblacional para Rioverde se acercó al equilibrio numérico, mientras que en Pozas de Santa Ana fue menor a la unidad. La permanencia es el proceso demográfico que realiza una mayor contribución a λ en los dos sitios. El crecimiento en Rioverde y la permanencia (retrogresión de los individuos) en Pozas de Santa Ana contribuyeron positivamente a la variabilidad de la λ observada. En este último sitio existe un mayor disturbio antropogénico crónico. Tanto el disturbio del hábitat como los parámetros demográficos indicaron que estas poblaciones están en riesgo. Las simulaciones numéricas mostraron que el establecimiento de las plántulas es la etapa que limita el crecimiento poblacional de *A. myriostigma*, por lo que proponemos la cosecha de semillas de las mismas poblaciones y su reintroducción como plántulas, como principal estrategia de conservación, dando prioridad a la población de Pozas de Santa Ana e implementando el mismo plan en Rioverde como medida para asegurar el mantenimiento de esta población.

Abstract

Mexico has high plant species richness. The Cactaceae are an important part of this richness because Mexico is a center of diversification for certain groups within the family. Nevertheless, many species of cacti are at risk owing to changes in land use, disturbance and illegal trade. We carried out a demographic analysis of two populations of *Astrophytum myriostigma* Lem., a cactus classified as threatened by Mexican legislation. We used matrix projection models to evaluate the conservation status of the populations of *A. myriostigma* in San Luis Potosí (Rioverde and Pozas de Santa Ana) through prospective, retrospective and numerical simulations to understand the stages of its life cycle that are most important for the species. We explored how anthropogenic chronic disturbance and the association between the species and nurse plants differed between populations. *A. myriostigma* was associated with *Hechtia* sp., *Fouquieria splendens* and *Mimosa zygophylla* however small. *A. myriostigma* had a population growth rate (λ) below of unity at Pozas de Santa Ana but in Rioverde was stable at equilibrium. Elasticity values for demographic processes indicated that stasis had the largest contribution to the population dynamics. Retrospective analysis (LTRE) showed that growth at Rioverde, and stasis (retrogression) at Pozas de Santa Ana contributed to maintain the populations. Pozas de Santa Ana had a greater chronic disturbance than Rioverde and may be one of the causes of the decline. Both disturbance of the habitat and the demographic parameters indicated that these populations are at risk. Numerical simulations showed that the establishment of seedlings is a critical stage to maintain both populations. We propose a conservation strategy in which harvesting of seeds from populations followed by a reintroduction might help recovery of these populations.

1. Introducción

México ocupa el cuarto lugar de los 17 países llamados megadiversos que en conjunto albergan cerca del 70% de todas las especies conocidas de plantas y animales (CONABIO 2008; Portales *et al.* 2009). Esta gran diversidad biológica es el resultado de la ubicación geográfica de nuestro país, de su accidentada fisiografía, y de la consecuente variedad de climas que presenta (Bravo-Hollis 1978; Bravo-Hollis y Scheinvar 1995). Además, esta alta biodiversidad no sólo incluye el elevado número de especies que alberga nuestro país, sino también su riqueza de endemismos, de ecosistemas, así como su gran variabilidad taxonómica y genética (CONABIO 2008). A nivel mundial nuestro país ocupa el quinto lugar en riqueza de plantas, con 23,424 especies contabilizadas (CONABIO 2008), y se calcula que entre el 40 y 60% de estas especies son endémicas (CONABIO 2006). En particular, para la familia de las cactáceas, concentra el mayor número de géneros (54%) y especies (42.5%), la mayoría de las cuales (84%) son endémicas de nuestro territorio (Arias 1993; Reyes 1994).

Por desgracia, y en detrimento de esta gran biodiversidad, México es uno de los países con las mayores tasas de deforestación en el mundo (Toledo 1994). Se calcula que hasta el momento, nuestro país ha perdido alrededor de 95% de sus bosques tropicales y más de la mitad de sus bosques templados (Portales *et al.* 2009). Para no perder nuestro patrimonio biótico se debe priorizar la conservación de las especies y de los hábitats que ocupan (Ezcurra 1990; Reyes 2009). Para lograr programas exitosos de conservación es necesario conocer las causas específicas que ponen en peligro a las especies (Schemske *et al.* 1994), entre las que destacan la fragmentación y la pérdida del hábitat, la introducción de especies invasoras de plantas y animales, y la explotación directa como son la caza, el comercio y la colecta (Dirzo y Raven 2003). Además del componente biológico muchos de los criterios para establecer el grado de amenaza de las especies se centran en factores externos como la calidad del hábitat, distribución, densidad, presencia de patógenos, de especies exóticas, etc. (IUCN, 2001). Entonces para poder asignar una categoría de riesgo con mejor certidumbre, es

necesario incluir dentro de los análisis de viabilidad factores como la calidad del hábitat que puede ser evaluado como un disturbio, la distribución de las poblaciones y las interacciones, entre otros factores.

Las causas de amenaza de las cactáceas pueden ser directas o indirectas (Sánchez-Mejorada 1982; Alanís y Velazco 2008; Reyes 2009). Entre las causas directas está la colecta excesiva, la cual altera la estructura y el tamaño de las poblaciones y pone en riesgo la permanencia de las especies en el largo plazo (Huerta y Escobar 1998a; Mandujano *et al.* 2007; Hernández-Oria *et al.* 2007). El ramoneo por el ganado es otra de las causas directas que generalmente disminuye la tasa de crecimiento individual y retrasa la edad a la primera reproducción (Zavala-Hurtado y Díaz-Solís 1995).

La perturbación del hábitat es una causa indirecta de amenaza para Cactaceae. Incluye, entre otros, el sobrepastoreo (Rocha 1995; Huerta y Escobar 1998; Hernández-Oria *et al.* 2007), la erosión del suelo, (Martínez *et al.* 1993; Bowers 1997; Huerta y Escobar 1998) los incendios (Valverde *et al.* 2004), la transformación del hábitat para el establecimiento de basureros (Hernández-Barrera 1992), para uso agrícola y ganadero (Martínez-Ávalos *et al.* 1993; Hernández-Oria *et al.* 2007), para la apertura de vías de comunicación y ductos (Arias 1993; Martínez-Ávalos *et al.* 2004; Romero 2006), así como para centros de población (Hernández-Oria *et al.* 2007). El sobrepastoreo reduce los sitios con condiciones microambientales favorables para la germinación y el establecimiento en poblaciones de cactáceas que requieren de la presencia de nodrizas para que se lleven a cabo estos procesos (del Castillo 1987; Huerta y Escobar 1998a). En la mayoría de los casos mencionados, el disturbio es de gran magnitud, sin embargo, las poblaciones de Cactaceae también están sujetas a disturbio en magnitudes más pequeñas pero de forma crónica. Se ha demostrado que para algunas especies (e.g. *Mammillaria solisoides*, *M. kraehenbuehlii* y *M. pectinifera*) el disturbio puede ser favorable (Martorell y Peters 2009; Valverde *et al.* 2009), y para otras (e.g. *M. magnimamma*, *M. supertexta* y *M. crucígera*,) el disturbio crónico puede ser letal (Valverde *et al.* 2004; Martorell y Peters 2009). El umbral de

disturbio es en muchos casos lo que determina la viabilidad de las poblaciones. Es entonces determinante conocer el grado de disturbio al cual las poblaciones de Cactaceae están sujetas, especialmente si conocemos el efecto que puede tener, y para poder implementar un modelo de conservación que pueda tomar en cuenta efectos no biológicos tanto directos como indirectos.

Debido a los factores de riesgo antes mencionados, la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES) enlista en su Apéndice I a 35 de las especies de Cactaceae por encontrarse en peligro de extinción como resultado de su comercio nacional e internacional, y a la mayor parte de esta familia la sitúa en su Apéndice II, con excepción de *Pereskia* spp., *Pereskopsis* spp., *Quiabentia* spp. y las especies incluidas en el Apéndice I (CITES 2011). Por su parte, la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza y los Recursos Naturales (IUCN) incluye en su Lista Roja 189 especies de cactáceas en alguna categoría de riesgo (IUCN 2007), de las cuales 66 (aproximadamente el 35% de esta lista) son especies mexicanas. A nivel nacional, la Norma Oficial Mexicana (NOM-059-SEMARNAT-2010) contiene en su listado 203 especies y 74 subespecies de cactáceas clasificadas en alguna categoría de riesgo. Probablemente la falta de información acerca del estado actual de las poblaciones contribuye a mantener en la categoría más baja de la Norma Oficial Mexicana al 60% de los taxones, ya sea especies o subespecies (Arias *et al.* 2005).

Algunas características biológicas propias de la familia Cactaceae las hacen particularmente vulnerables ante diferentes agentes de disturbio. Las cactáceas son plantas con ciclos de vida largos (Gibson y Nobel 1986; Zavala-Hurtado y Díaz-Solís 1995; Bowers 1997), bajas tasas de crecimiento poblacional (Jordan y Nobel 1981; Hernández y Godínez 1994; Zavala-Hurtado y Díaz-Solís 1995), escaso reclutamiento (Álvarez y Montaña 1997; Valverde y Zavala-Hurtado 2006; Hernández-Oria *et al.* 2007), generalmente con bajas densidades poblacionales (Hernández-Oria *et al.* 2007), y sus patrones de distribución pueden ser restringidos o muy especializados, por lo que

algunas especies se clasifican como raras (Valverde *et al.* 2004; Esparza-Olguín 2004; Carrillo *et al.* 2005; Esparza-Olguín 2005). La rareza está relacionada con la baja abundancia de las especies, su especificidad de hábitat y una distribución restringida (Rabinowitz 1981). Se ha demostrado que el efecto de patógenos y herbívoros puede aumentar el riesgo de extinción en poblaciones pequeñas, en las que la variabilidad genética es limitada, lo cual reduce su capacidad de respuesta ante estos agentes (Martínez-Ávalos 2007). En especial se ha probado que la fase del reclutamiento en muchas cactáceas se encuentra limitada por la presencia/ausencia de nodrizas (Steenbergh y Lowe 1969; McAuliffe 1984; Franco y Nobel 1989; Valiente-Banuet y Ezcurra 1991; Valiente-Banuet *et al.* 1991; Cody 1993), de tal manera que el proceso demográfico de establecimiento se encuentra íntimamente relacionado con la presencia de especies asociadas dentro de la comunidad. La asociación de cactáceas con otras especies está bien documentado para algunas especies (Yeaton 1978; McAuliffe 1984; Valiente-Banuet, Vite y Zavala-Hurtado 1991; Suzán *et al.* 1994; Drezner y Garrity 2003; Zúñiga *et al.* 2005), sin embargo, poco se sabe de la mayoría de las especies de Cactaceae, y dado su efecto en la dinámica de las poblaciones, cualquier programa de manejo debe de evaluar no sólo a la especie sino que debe de incluir las interacciones que puedan afectar a la población.

Considerando que nuestro país alberga una gran riqueza de especies de cactáceas y tomando en cuenta su vulnerabilidad ante los factores de perturbación, resulta clara la importancia de llevar a cabo estudios orientados hacia su conservación. Los estudios ecológicos enfocados al conocimiento de su demografía, comportamiento reproductivo, patrón de distribución, especificidad de hábitat, establecimiento y densidad de individuos en poblaciones determinadas nos brindan una mejor comprensión de su biología para llevar a cabo propuestas sólidas de conservación (Hernández y Godínez 1994; Godínez-Álvarez *et al.* 2003).

La ecología de poblaciones se encarga de estudiar la dinámica de los grupos de organismos de la misma especie, es decir, los cambios numéricos de estos a través del tiempo y del espacio así como su interacción con el ambiente (Krebs 1985). Los

estudios demográficos nos ayudan a entender esta dinámica al evaluar la tasa de crecimiento poblacional (λ), con la que podemos advertir si la población está en aumento ($\lambda > 1$), se mantiene estable ($\lambda = 1$) o está en decremento ($\lambda < 1$) para así poder determinar su estatus de conservación (Caswell 2001; Godínez-Álvarez *et al.*, 2003).

Las tasas vitales como la supervivencia y la reproducción son responsables de los cambios numéricos de las poblaciones y determinan los parámetros demográficos que describen la tasa a la que ocurre el desarrollo de los individuos a lo largo de su ciclo de vida. Los parámetros demográficos en una población generalmente son una función de la edad, el tamaño o la etapa de desarrollo de los individuos o una combinación de ellos. Muchos estudios demográficos han utilizado como herramienta a los modelos matriciales de proyección poblacional, en los cuales las poblaciones se dividen en clases de individuos que comparten ciertos valores de estos parámetros demográficos (de Kroon *et al.* 2000). A partir del análisis de una matriz de proyección poblacional se obtiene la tasa de crecimiento poblacional (λ), la estructura estable de edades o tamaños (\mathbf{w}) y los valores reproductivos específicos por categoría (\mathbf{v}). La estructura estable de edades o tamaños es un vector de densidad cuya proporcionalidad interna se mantiene constante a través del tiempo, y se alcanza cuando la proporción de individuos en cada clase de edad o tamaño, así como el tamaño total de la población, aumentan o disminuyen a la misma tasa. El vector de los valores reproductivos contiene el número de descendientes que se espera que tenga un individuo de cada categoría, es decir, es la contribución presente de la reproducción futura de los organismos de cada categoría al crecimiento de la población (Gotelli 1998; Caswell 2001).

En los modelos matriciales las poblaciones pueden estructurarse por edad, etapa de desarrollo (estadio) o tamaño de los individuos (Caswell 2001). En las plantas es el tamaño el que generalmente se utiliza como variable de categorización, ya que afecta las contribuciones demográficas de los individuos, pues por ejemplo, su capacidad de reproducción depende de la talla que han alcanzado y no de la edad que tengan, ya que generalmente el ambiente local influye en el crecimiento y desarrollo de los individuos.

Debido a esto, su estructura poblacional se describe mejor con base en el tamaño o en el estadio de los individuos y no en su edad (Begon *et al.* 1990).

Derivados de los modelos matriciales poblacionales se han desarrollado los análisis de perturbación, los cuales han tenido importantes implicaciones para la biología de la conservación (Horvitz *et al.* 1997; Lemos *et al.* 2005). Estos análisis nos ayudan a identificar las diferentes etapas del ciclo de vida de los organismos que deben protegerse para obtener un crecimiento poblacional adecuado.

Los análisis de perturbación se dividen en dos tipos: los prospectivos y los retrospectivos. Los primeros exploran los efectos que tendrían pequeños cambios potenciales en las tasas vitales (crecimiento, supervivencia y reproducción) sobre la tasa de crecimiento poblacional. Estos análisis evalúan los efectos de cambios futuros potenciales (Horvitz *et al.* 1997). Los dos tipos de análisis prospectivos son el de sensibilidad y el de elasticidad. Ambos nos brindan diferentes panoramas del posible resultado de una perturbación numérica en la matriz (Horvitz *et al.* 1997). La sensibilidad mide el impacto sobre la tasa de crecimiento poblacional de pequeños cambios absolutos en las tasas vitales. Se puede utilizar para evaluar la presión hipotética de la selección natural sobre las diferentes características de historia de vida (de Kroon *et al.* 1986). Puesto que los efectos de los cambios absolutos en las entradas de la matriz que evalúan las sensibilidades se refieren a procesos que se miden en diferentes escalas (las probabilidades de sobrevivir y crecer no pueden tomar valores mayores de uno pero la fecundidad sí), no se puede comparar la contribución de las diferentes tasas vitales a la tasa de crecimiento poblacional. Para lograr esto, se puede transformar la sensibilidad a una escala proporcional, que se expresa a través de la elasticidad (de Kroon *et al.* 1986). Las elasticidades cuantifican los cambios relativos que tendría la tasa de crecimiento poblacional como resultado de pequeños cambios relativos en los elementos de la matriz de transición (de Kroon *et al.* 2000). La elasticidad permite comparar la importancia relativa de cada tasa vital para el crecimiento poblacional puesto que la suma de todas las elasticidades de una matriz es igual a la unidad (van Groenendael *et al.* 1988). La elasticidad se utiliza también

cuando se pretende comparar las contribuciones de las tasas vitales entre poblaciones y entre especies, y ayuda a explicar los diferentes tipos de historia de vida que se presentan en la naturaleza, por ejemplo, si la tasa de crecimiento poblacional depende de un desarrollo rápido de los individuos o de uno lento (de Kroon *et al.* 1986, Silvertown *et al.* 1996).

Los análisis retrospectivos, por su parte, son análisis directos de perturbación. Su objetivo es cuantificar la contribución de cada una de las tasas vitales a la variabilidad observada en la tasa intrínseca de crecimiento poblacional. Estos son, por ejemplo, los experimentos de respuesta de tabla de vida (ERTV) los cuales miden la variación en los valores de las tasas vitales y su efecto sobre el valor de la tasa finita de crecimiento poblacional (Caswell 2000). Es decir, estos análisis evalúan los efectos de variaciones pasadas en las probabilidades de transición, a diferencia de la elasticidad, la cual proyecta los efectos de cambios potenciales tomando información del pasado. A partir de ellos también se puede estimar cómo afectarían las diferentes condiciones ambientales (como el disturbio antropogénico) al crecimiento poblacional por medio de los cambios que ejercen en las tasas vitales (Ehrlén y van Groenendael 1998).

Una extensión de los estudios demográficos son los análisis de viabilidad poblacional (AVP) que se refieren a una amplia gama de métodos cuantitativos que intentan predecir el probable futuro de una población de interés para la conservación al asignar valores concretos a las diferentes medidas de estatus de riesgo (Morris y Doak 2002). Este tipo de análisis se utilizan para la evaluación de la viabilidad poblacional de especies en peligro o de especies raras (Salguero-Gómez y de Kroon 2010), y hacen énfasis en identificar si las poblaciones en estudio tienen o no la capacidad de persistir en un ambiente determinado y cómo podrían verse afectadas por diversos eventos como la fragmentación, la perturbación y el deterioro del hábitat (Menges 2000). Los AVP se basan en el análisis de las poblaciones, utilizando parámetros como la tasa de crecimiento poblacional, el tamaño o densidad poblacional y algunos aspectos de su genética poblacional (Picó y Quintana-Ascencio 2005).

Los análisis de viabilidad poblacional generalmente se orientan hacia el manejo de especies raras y amenazadas porque nos permiten evaluar el riesgo de extinción de una población, determinar el número de individuos que se necesita para asegurar su permanencia, comparar los riesgos relativos de dos o más poblaciones, identificar las etapas del ciclo de vida o procesos demográficos claves como objetivo para el manejo, y priorizar cuáles poblaciones deberían recibir manejo con mayor urgencia (Morris y Doak 2002).

Considerando que las cactáceas, por sus características biológicas y ecológicas, son vulnerables a diferentes agentes de disturbio, y que esta vulnerabilidad repercute en sus tasas de crecimiento poblacional, es importante conocer, además de sus características demográficas, la respuesta que presentan sus poblaciones ante estos agentes y la forma en que éstos influyen en la distribución y abundancia de las especies (Martorell y Peters, 2005). A pesar de que los modelos matriciales son valiosos en la ecología de poblaciones, también tienen algunas limitantes que deben conocerse y entenderse a fondo (Lemos *et al.* 2005). Una característica de estos modelos es que requieren que la población se divida en clases de estado discretas, las cuales la mayoría de las veces constituyen una subdivisión artificial. Además, el análisis matricial supone que los parámetros demográficos (nacimientos y muertes) así como las condiciones del ambiente en que se desarrollan los individuos se mantienen constantes en el tiempo, por lo que la tasa asintótica de crecimiento poblacional no depende de la densidad. Las matrices consideran, además, que la población se comporta como un sistema cerrado en donde no existen procesos migratorios (Gotelli 1998; Caswell 2000). Por último, la demografía matricial no toma en cuenta la variabilidad genética ni la proporción de sexos, características importantes que afectan el crecimiento de las poblaciones (Caswell 1985; Eriksson 1994).

A pesar de estas limitaciones, los modelos matriciales tienen ventajas que han hecho que se conviertan en una herramienta útil en la evaluación del estado de conservación de las poblaciones, y han llegado a abundar en la literatura demográfica (Lemos *et al.* 2005). Los modelos matriciales compilan datos biológicos complejos de

una manera estructurada y analíticamente tratable; su análisis provee diversos parámetros con significado biológico directo; permiten formular numerosas preguntas generales o específicas, experimentales o teóricas, ecológicas o evolutivas; y por último, producen resultados uniformes que permiten hacer comparaciones directas entre diferentes estudios (Salguero-Gómez y de Kroon 2010).

En el presente trabajo se analizó la dinámica poblacional de dos poblaciones de *Astrophytum myriostigma*, ubicadas en Río Verde y Pozas de Santa Ana, en San Luis Potosí, con la finalidad de evaluar su estado de conservación. Esta especie está catalogada como “amenazada” por la Norma Oficial Mexicana (NOM-059-SEMARNAT-2010). Para su análisis, se utilizó un modelo matricial de proyección poblacional de tipo Lefkovitch, en el que se agruparon a los individuos en clases de tamaños (Begon *et al.* 1990).

2. Objetivos

2.1. Objetivo general

En este estudio se analizó el comportamiento demográfico de dos poblaciones de *Astrophytum myriostigma* localizadas en San Luis Potosí, con el fin de evaluar su estado de conservación.

2.2. Objetivos particulares

- 🌱 Modelar la demografía de la especie por medio de matrices de proyección poblacional para obtener la tasa de crecimiento poblacional (λ), la estructura estable de tamaños (\mathbf{w}) y el vector de los valores reproductivos (\mathbf{v}).
- 🌱 Realizar análisis prospectivos, retrospectivos, y simulaciones numéricas con el fin de identificar las fases más importantes del ciclo de vida de la especie que deben protegerse para asegurar el mantenimiento de sus poblaciones.
- 🌱 Describir el disturbio antropogénico crónico de los sitios de estudio y la asociación de la especie con plantas nodriza para mejorar los criterios de amenaza de la especie.

3. Métodos

3.1. Especie de estudio

Astrophytum myriostigma Lemaire (1839) es una especie de cactácea endémica de México, conocida comúnmente como bonete de obispo (Figura 1). Se describe como una planta de tallo simple o cespitoso, de forma globosa cuando joven y más tarde cilíndrica, que mide de 10 a 20 cm de diámetro y de 10 a 60 cm de altura. Sin embargo, las plantas “potosinas”, como las del presente estudio no rebasan los 20 cm de altura (Hájek 1977). Esta especie carece de espinas, y el ápice está ligeramente hundido. Generalmente tiene cinco costillas pero varían desde tres hasta ocho, las cuales son anchas, pronunciadas y con aristas desde muy agudas hasta ligeramente redondeadas, con surco bien marcado. La epidermis es gruesa, dura y debido a que posee una cubierta de diminutas borlas de tricomas blancos, llamados estigmas, la planta adquiere un aspecto ceniciento. Existe una variedad desnuda en la que falta este revestimiento. Tiene aréolas circulares, lanosas, distantes entre sí de 8 a 15 mm, pequeñas, de unos 3 mm de diámetro. La flor nace en el ápice, es campanulada, mide de 4 a 6 cm de longitud, y es de color amarillo claro con tinte rojo en el centro. El pericarpelo y tubo receptacular tienen escamas imbricadas, angostas, con el ápice escarioso, frecuentemente terminado por un mucrón. Las axilas de las escamas son lanosas. Los segmentos del perianto son angostos, acuminados, con la punta escariosa, de color castaño. El fruto es dehiscente, globoso o alargado, seco, escamoso y lanoso y los restos secos del perianto se conservan adheridos. Las semillas son frágiles, naviculares, miden 3 mm de longitud y 2 mm de espesor, y la testa es casi negra y brillante. En la región de la quilla se encuentra el embrión, el hilio es muy amplio y cóncavo, y el micrópilo es pequeño (Bravo-Hollis 1978; Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada 1989).

Los cambios ambientales y varios mecanismos de selección han generado tres variantes geográficas para la especie, según Hooek (1990). Este autor las denomina informalmente como: a) “jaumaves” para las que se encuentran en el noreste de su área de distribución, b) “potosinas” para aquellas que se encuentran en el sureste, y c)

“columnares” que se encuentran entre estas dos áreas. Es probable que estos nombres informales correspondan a *A. myriostigma* subsp. *tulense* K. Kayser, *A. myriostigma* subsp. *potosinum* (H. Moeller) Kanfer y *A. myriostigma* var. *columnare* (K. Schum.) Fric, respectivamente (Salvador Arias, com. pers.).



Figura 1. Ejemplares de *Astrophytum myriostigma* Lem. en Rioverde y Pozas de Santa Ana, San Luis Potosí.

Esta cactácea es endémica del Desierto Chihuahuense. Se distribuye en los estados de Coahuila, Nuevo León, Tamaulipas, San Luis Potosí (Guzmán *et al.* 2003) y Durango (Romero 2006). Crece en matorrales rosetófilos, en los cuales se distinguen principalmente dos formas de crecimiento entre las plantas de este tipo de vegetación: las que poseen un tallo alargado y manifiesto como *Yucca* y *Dasylicrion*, y las que carecen de tallo visible y el conjunto de hojas está en la base de la planta como *Agave* y *Hechtia* (Rzedowski 1965). *A. myriostigma* se distribuye preferentemente sobre hábitats con laderas con exposición este y suroeste, en altitudes de 1050 a 1770 msnm, pendientes de 25° y suelos pedregosos (litosol-regosol calcárico; Bravo-Hollis 1978; Arredondo y Camacho 1995; Romero 2006).

Astrophytum myriostigma es una especie ornamental que se colecta frecuentemente de manera ilegal (Arredondo y Camacho 1995). Tanto la colecta excesiva como la alteración de su hábitat, causado por actividades humanas, afectan demográficamente a las poblaciones de esta especie, por lo que ha sido catalogada por la Norma Oficial Mexicana (NOM-059-SEMARNAT-2010) como “amenazada”, y se encuentra enlistada en el Apéndice II de la Convención sobre el comercio Internacional de Especies Amenazadas de Flora y Fauna Silvestre (CITES). Según la NOM-059-SEMARNAT-2010, una especie amenazada es aquella que podría llegar a encontrarse en peligro de desaparecer a corto o mediano plazo, si siguen operando los factores que inciden negativamente en su viabilidad, al ocasionar el deterioro o modificación de su hábitat o disminuir directamente el tamaño de sus poblaciones.

3.2. Sitios de estudio

Al principio del período de estudio (2009) se establecieron tres sitios, dos ubicados en San Luis Potosí y uno en Tamaulipas. En este último, se llevó a cabo un registro preliminar de la población y se cuantificó el disturbio antropogénico crónico, mientras que en los dos de San Luis Potosí, se llevó a cabo el estudio demográfico completo a lo largo de un año.

El sitio de Tamaulipas se estableció en la localidad de Chihue (23° 35' N 99° 19' O), cerca de Ciudad Victoria, perteneciente al municipio de Victoria. Se llevó a cabo un primer muestreo de 279 plantas y el registro del disturbio antropogénico crónico. No se llevó a cabo un segundo muestreo por razones de seguridad. El aumento del crimen organizado en la zona durante los últimos años ha sido muy evidente, y los habitantes del lugar nos recomendaron evitar el sitio, en tanto no mejore la situación.

En San Luis potosí se estudiaron dos poblaciones de *Astrophytum myriostigma* (Figura 2). El primer sitio de estudio se localiza en el municipio de Rioverde, aproximadamente a 4 km al noreste de la localidad El Sabinito. La ubicación geográfica aproximada es de 22° 12' N y 99° 53' O. El otro sitio de estudio se

encuentra en la localidad de Pozas de Santa Ana, ubicada en el municipio de Guadalcázar con coordenadas aproximadas de 22° 47' N 100° 26' O (Figura 3).

Rioverde está rodeado hacia el este por las primeras estribaciones de la Sierra Madre Oriental, hacia el suroeste por las Serranías Meridionales y hacia el norte por las cadenas montañosas poco elevadas de la Región Bóreo-Central (Rzedowski 1965). La localidad presenta una temperatura media anual de 21.4°C, con máxima de 29.9°C y mínima de 12.8°C y tiene una precipitación media anual de 407.1 mm (Servicio Meteorológico Nacional, 2001). Predomina el clima seco semicálido con lluvias en verano (BS₀hw) de acuerdo con la clasificación de Köppen (INEGI 2002). El sitio de estudio se encuentra a una altitud de 1055 m.

El municipio de Guadalcázar es atravesado por las subprovincias Sierra y Llanuras Occidentales pertenecientes a la Sierra Madre Oriental (INEGI 2002). La temperatura mínima promedio es de 11.8°C y la máxima promedio de 30.1°C. La temperatura media anual es de 21.0°C. Tiene una precipitación media anual de 390.8 mm (Servicio Meteorológico Nacional, 2001). El tipo de clima es semiseco semicálido con lluvias en verano (BS₁hw) de la clasificación de Köppen (INEGI 2002). El sitio de estudio se encuentra a una altitud de 1428 m.

El tipo de vegetación en los dos sitios de estudio es un matorral desértico rosetófilo, que cubre gran parte del territorio de San Luis Potosí. Este tipo de matorral se extiende sobre las laderas de los cerros bajos y lomeríos conformados por rocas calizas y margas. De acuerdo con su fisonomía, se caracteriza por la presencia de especies arbustivas de hojas largas y angostas agrupadas en forma de roseta; presenta un estrato subarborescente que alcanza por lo común de 20 a 60 cm de altura. Entre las especies dominantes se encuentra *Agave lechuguilla* (lechuguilla), *Agave striata* (espadín), *Hechtia glomerata* (guapilla), *Dasyllirion* sp. (sotol) (INEGI 2002), *Fouquieria splendens* y *Yucca* sp.

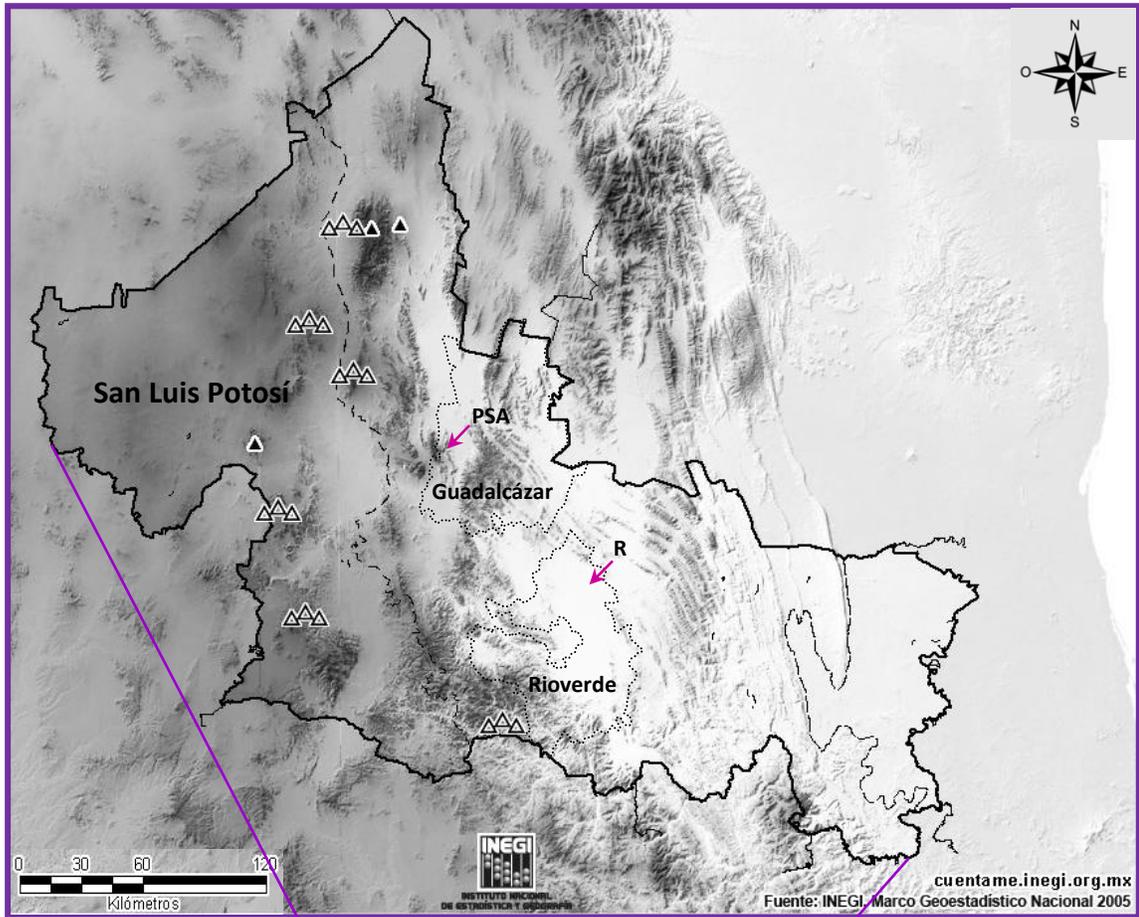


Figura 2. Localización geográfica de Pozas de Santa Ana (PSA) y Rioverde (R), donde se estudiaron las poblaciones de *Astrophytum myriostigma* Lem., en los municipios de Guadalcázar y Rioverde, respectivamente, en San Luis Potosí.



Figura 3. Fisonomía general de los sitios de estudio de *Astrophytum myriostigma* en San Luis Potosí. Rioverde (arriba), y Pozas de Santa Ana (abajo).

Al realizar una prospección en cada uno de los sitios de estudio, se encontró que los individuos de *Astrophytum myriostigma* eran poco abundantes y se encontraban alejados unos de otros. Por lo tanto, se eligió la ladera donde había una mayor cantidad de individuos y se realizó el muestreo de la población de manera totalmente dirigida. Entre los tres sitios, se registró un total de 567 individuos, 186 pertenecientes a Río Verde, 102 a Pozas de Santa Ana, y 279 en Chihue.

Cada planta muestreada en las poblaciones de estudio se numeró para su posterior reconocimiento colocando un número codificado con chaquiras de colores que se clavó a un lado de ésta. Además, para ubicar nuevamente a la población en el siguiente registro (un año después), se registraron las coordenadas geográficas de algunos individuos con un GPS y las demás plantas se mapearon según sus coordenadas cartesianas (x, y) como se detalla a continuación.

3.3. Patrón espacial

En cada sitio de estudio se eligió al azar un individuo de *A. myriostigma* del cual se registraron sus coordenadas geográficas con un GPS para localizar posteriormente a la población de estudio. Desde esta primera planta, con una brújula y un flexómetro, se midió el ángulo (en grados) y la distancia (en metros) a la planta más cercana y de ésta a la siguiente hasta incluir a todos los individuos de la muestra. Con estos datos se construyeron los planos de distribución espacial que se utilizaron posteriormente para localizar a los individuos de *A. myriostigma* en los siguientes muestreos y para determinar el tipo de distribución espacial que presentan los individuos en estas poblaciones.

Para elaborar los planos de distribución, se le asignó a la planta que sirvió de punto de referencia las coordenadas de 0, 0 en el plano cartesiano y para las demás plantas se convirtieron las medidas de ángulos y distancias en coordenadas cartesianas. Para las coordenadas en x se utilizó la fórmula:

$$x_{n+1} = x_n + \text{Sen} \left[\frac{\text{ángulo} * \pi}{180} \right] * \text{distancia}$$

Donde:

x_n = coordenadas en x de la planta de referencia

x_{n+1} = coordenadas en x desde la planta n hasta la planta más cercana

Las coordenadas en y se determinaron con la siguiente fórmula:

$$y_{n+1} = y_n + \text{Cos} \left[\frac{\text{ángulo} * \pi}{180} \right] * \text{distancia}$$

Donde:

y_n = coordenadas en y de la planta de referencia

y_{n+1} = coordenadas en y desde la planta n hasta la planta más cercana

El patrón de distribución espacial de las poblaciones de *Astrophytum myriostigma* se determinó utilizando las coordenadas (x, y) por medio de la prueba de Hopkins (Krebs 1989), la cual se basa en medidas a distancia. El índice del patrón de distribución o índice de Hopkins (I_H) se calculó con la fórmula (Krebs 1989):

$$I_H = \frac{h}{1 + h} = \frac{\Sigma(x_i^2)}{\Sigma(x_i^2) + \Sigma(r_i^2)}$$

Donde:

h = estadístico de Hopkins para aleatoriedad

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

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

El estadístico h se distribuye como una F de dos colas con $2n$ grados de libertad en el numerador y en el denominador (n = número de individuos muestreados). Si los

individuos están agrupados, las distancias desde un punto a un organismo serán significativamente mayores respecto a las distancias de un organismo a otro. El índice de Hopkins se aproxima a 1 cuando aumenta el agrupamiento. Si el patrón de distribución es uniforme el índice se aproximará a 0, y bajo la hipótesis nula de aleatoriedad, el índice debería ser de 0.5.

3.4. Densidad poblacional

La densidad poblacional (D) se define como el número de individuos (N) en un área (A) determinada: $D=N/A$ (Krebs 1985). Con base en los planos de la localización de los individuos se determinó la densidad en cada población. Se calculó el área de cada zona muestreada, a partir del plano, se contó el número de individuos de *A. myriostigma* presentes en esa área, y se dividió el número total de individuos entre el área estimada.

3.5. Distribución geográfica potencial

Se generó un mapa de distribución potencial de la especie utilizando el programa MaxEnt (Maximum Entropy Modeling of Species Geographic Distributions) versión 3.3.0-beta, que utiliza máxima entropía para determinar áreas de distribución potencial (Phillips *et al.* 2006).

La información utilizada para predecir la distribución potencial fueron los sitios de los que se ha reportado la especie y las variables ambientales donde se desarrolla, obtenidas de la base cartográfica digital de la CONABIO, todas a escala 1:1,000,000. Los sitios de colecta se obtuvieron del Herbario Nacional de México (MEXU) provenientes de las localidades con referencias geográficas donde se han encontrado poblaciones de *Astrophytum myriostigma*. Dichas coordenadas geográficas se transformaron a decimales para introducirse en el programa MaxEnt. Las coordenadas (latitud y longitud) de las 88 localidades encontradas se transformaron a decimales con la siguiente fórmula:

$$\text{Decimales} = \text{grados} + \left[\left(\frac{\text{minutos}}{60} \right) + \left(\frac{\text{segundos}}{3600} \right) \right]$$

Las variables ambientales asociadas se agruparon en continuas y discretas para introducirse en el programa. Las variables continuas fueron evapotranspiración, isotermas, isoyetas, temperatura media, temperatura mínima absoluta, temperatura mínima promedio, temperatura máxima absoluta y temperatura máxima promedio; y las variables discretas o categóricas fueron las regiones biogeográficas, el uso de suelo y el tipo de vegetación.

3.6. Nodricismo

Se registró la asociación de *Astrophytum myriostigma* con especies de árboles y arbustos, así como el porcentaje de cobertura de éstas. Para reconocer si hay o no asociación se tomó una muestra de 41 individuos de *A. myriostigma* de cada una de las poblaciones de estudio. De cada individuo se registró si crecía en un espacio abierto o si se encontraba a una distancia menor o igual a 20 cm de algún árbol o arbusto, independientemente del tamaño de la copa de éste. También se colectaron muestras de esas plantas para su posterior identificación taxonómica. Como la asociación depende de la frecuencia relativa de las especies en la comunidad utilizamos un método para estimar la cobertura relativa de cada especie dentro de la comunidad para después utilizar las densidades relativas de las especies como los estados del recurso utilizado como nodriza por *A. myriostigma*.

3.6.1. Estructura de la vegetación. El porcentaje de cobertura vegetal se estimó con el método de escala logarítmica, desarrollado por McAuliffe (1990) para comunidades de plantas perennes en zonas áridas. Este método consiste en trazar una parcela circular cuyo radio varía de acuerdo con la densidad de la vegetación. También se puede trazar sólo un sector circular y posteriormente extrapolar los datos a un círculo completo. En este estudio se trazó un octavo de parcela circular con un radio de 15 m. Dentro de la parcela se contó el número de individuos por especie de árboles y arbustos y con un

flexómetro se midió su cobertura (diámetro de la copa), suponiendo que las copas son circulares.

Posteriormente, se calculó la frecuencia de individuos por especie en el círculo completo para obtener la abundancia aritmética. Luego, cada especie de nodriza se asignó a una clase de abundancia logarítmica, que se obtiene como el logaritmo base 2 de cada uno de los puntos centrales (que forman una serie geométrica) del intervalo de abundancia aritmética. Las extensiones numéricas de los intervalos de abundancia aritmética llegan a ser proporcionalmente más grandes en clases de abundancia logarítmica mayores.

En seguida, se obtuvo el área de la copa en m^2 de cada uno de los individuos y se calculó la media por especie. Después, cada especie nuevamente se asignó a una clase logarítmica de tamaño de copa. Las extensiones y puntos centrales de los intervalos de la cobertura están arreglados en una escala geométrica análoga a la de las abundancias. Los puntos centrales de los intervalos representan sus promedios geométricos.

La cobertura total logarítmica por cada especie se obtuvo con la siguiente fórmula:

$$\log_2(C_T) = \log_2(A) + \log_2(\bar{C}_i)$$

donde: $\log_2(C_T)$ = cobertura total logarítmica por especie

$\log_2(A)$ = abundancia logarítmica

$\log_2(\bar{C}_i)$ = dosel cubierto logarítmico

Los valores obtenidos representan una escala relativa, donde el aumento en una unidad significa una duplicación de la cobertura.

Después se obtuvo el logaritmo base 2 del área total de la parcela y se restó este valor a la cobertura total logarítmica por especie. Finalmente se obtuvo el antilogaritmo base 2 de esta diferencia para obtener la proporción de la cobertura total que esta dicta por cada especie y se transformó a porcentaje.

3.6.2. *Asociación con nodrizas.* Para determinar si *A. myriostigma* tiene una asociación con plantas que actúan como nodrizas, es decir, si presenta una especificidad de ocupación del hábitat, se utilizó la medida de amplitud de nicho de Hulbert (Krebs 1999). Posteriormente se llevó a cabo una prueba de Ji-cuadrada (χ^2) y otra de residuales ajustados para identificar si hay especies con las cuáles se asocia en particular.

Krebs (1999) describe que la medida de amplitud de nicho de Hulbert se puede estimar midiendo la distribución de individuos dentro de un conjunto de estados del recurso, en este caso cada tipo de recurso es una especie nodriza. Puesto que algunas nodrizas son más abundantes que otras, la frecuencia real con la que las plantas de *A. myriostigma* se asocian con ellas debe medirse en proporción a su disponibilidad.

La medida de amplitud de nicho de Hulbert se calcula como:

$$B' = \frac{1}{\sum (p_j^2/a_j)}$$

Donde:

B' = amplitud de nicho de Hulbert

p_j = proporción de individuos que utilizan el recurso j ($\sum p_j = 1.0$)

a_j = proporción del total de los recursos disponibles que consisten en el recurso j ($\sum a_j = 1.0$)

B' es el recíproco del índice de diversidad de Simpson. Cuando B' es máxima, un número igual de individuos se asocia con cada tipo de recurso (nodriza), así que las especies no discriminan entre los tipos de recurso y tienen el nicho más amplio posible.

Cuando B' es mínima todos los individuos se presentan asociados con un sólo tipo de recurso (su amplitud de nicho es mínima) por lo que tienen una mayor especialización (Krebs 1999), es decir, se asocian con plantas nodriza.

B' puede tomar valores desde $1/n$ (n = tamaño de la muestra) hasta 1.0 y para estandarizarla a una escala de 0 a 1, se utilizó la siguiente ecuación:

$$B'_A = \frac{B' - a_{min}}{1 - a_{min}}$$

Donde:

B'_A = amplitud de nicho estandarizada de Hulbert

a_{min} = proporción más pequeña observada de todos los recursos (a_j mínimo)

También se realizó una prueba de χ^2 con los datos de asociación de *A. myriostigma* y los resultados de cobertura de las especies que pueden actuar como nodrizas, para determinar si existe una mayor cantidad de individuos de *A. myriostigma* asociados a plantas que aquellos encontrados en espacios abiertos. La hipótesis nula consistió en que el número de individuos de *A. myriostigma* asociados a una nodriza o encontrados en sitios abiertos es proporcional al área que cada una de estas unidades ocupa con respecto al área total. Bajo esta suposición se calculó el número de individuos que se esperaba encontrar asociados a una especie de nodriza en particular con la siguiente ecuación:

$$E_j = \frac{(N) (C_j)}{C_T}$$

Donde:

E_j = número esperado de individuos de *A. myriostigma* asociados a la especie j de nodriza

N = número total de individuos muestreados de *A. myriostigma*

C_T = cobertura total de las especies nodriza y el espacio abierto

C_j = cobertura de la especie j de nodriza

Luego se comparó el número observado de individuos de *A. myriostigma* asociados a cada especie de planta perenne, con el número esperado. Para determinar el nivel de significancia de la asociación de *A. myriostigma* con cada nodriza, se realizó un análisis de residuales ajustados. De acuerdo con Everitt (1977), los residuales ajustados (d_{ij}) se distribuyen de manera casi normal con media cero y varianza de uno, cuando las variables de la tabla son independientes. De tal manera que cualquier $d_{ij} > 1.96$ puede mostrar diferencias significativas entre el valor observado y el esperado.

También se promedió la altura de las plantas de *A. myriostigma* asociadas a plantas nodriza y de las que crecen a cielo abierto, y se compararon por medio de una prueba de t -student, para comprobar si existen diferencias entre los dos grupos. Finalmente, se determinaron ocho posibles orientaciones de las plantas de *A. myriostigma* que se encontraron asociadas a plantas nodriza y se contó el número de individuos establecidos en cada orientación. Estas orientaciones fueron: Norte (337.6°-22.5°), Noreste (22.6°-67.5°), Este (67.6°-112.5°), Sureste (112.6°-157.5°), Sur (157.6°-202.5°), Suroeste (202.6°-247.5°), Oeste (247.6°-292.5°), y Noroeste (292.5°-337.5°). Se llevó a cabo una prueba de χ^2 para determinar si la distribución de las plantas de *A. myriostigma* ocurre al azar.

3.7. Disturbio antropogénico crónico

Para evaluar el disturbio antropogénico crónico se siguió el método de Martorell y Peters (2005) con tres pseudorréplicas por sitio. Para cada repetición se tendieron dos transectos de 50 m cada uno. El primero se trazó perpendicular a la pendiente (transecto horizontal) y el otro paralelo a la pendiente (transecto vertical) formando una cruz. Se distinguieron tres agentes de disturbio que fueron la ganadería, las actividades humanas y el deterioro del hábitat. Estos agentes de disturbio se registraron a partir de 14 indicadores. Sólo los indicadores marcados con * en el siguiente párrafo se

registraron a lo largo del transecto vertical; todos los demás se registraron en el transecto horizontal.

Los indicadores para ganadería fueron: 1) densidad de excretas de cabra u oveja (CABR), se registra la presencia o ausencia de excretas en 10 cuadros de 1m²; 2) densidad de excretas de ganado mayor (GANA), se registra de la misma manera que la variable anterior pero tomando en cuenta las excretas de cualquier otro animal doméstico; 3) fracción de plantas ramoneadas (RAMO), se revisan todas las plantas perennes (árboles, arbustos, cactus, etc., pero no rosetófilas ni herbáceas) y se calcula como el número de plantas perennes ramoneadas dividido entre el número total de plantas revisadas; 4) caminos ganaderos (CGAN)*, se cuenta el número de caminos hechos por el ganado a lo largo del transecto, sin considerar caminos menores a 5m de largo; y 5) compactación del suelo por ganado (COMP)*, se ubica el camino ganadero más cercano al centro del transecto, y en el sitio donde se cruza el camino con el transecto, se entierra 4 cm un tubo de PVC de 10cm de diámetro. Se vierten 250 ml de agua y se registra el tiempo de su completa infiltración. Se repite este procedimiento en un sitio cercano donde no haya pisoteo por ganado. El indicador se calcula como el tiempo de infiltración del camino entre el tiempo en el suelo intacto. Si no hay caminos ganaderos, o si el índice obtenido es menor que 1, entonces COMP=1. Para actividades humanas los indicadores registrados fueron: 1) fracción de plantas macheteadas (MACH), se mide igual que RAMO pero contando las plantas que muestren evidencia de haber sido cortadas o taladas; 2) evidencia de incendio (INCE), si hay rastros tales como cortezas quemadas, carbón, etc., en al menos un transecto, entonces INCE=1, de lo contrario vale 0; 3) cobertura de caminos humanos (CCHU)*, se mide el ancho de la zona donde los caminos utilizados por la gente (sin importar si también los utiliza el ganado) de interceptan con el transecto. El indicador se calcula como la longitud de la intercepción entre la longitud del transecto, en caso de que haya más de un camino, se emplea la suma de las intercepciones; 4) cercanía a poblaciones (POBL), se registra la distancia entre el centro de la zona de estudio y el borde de la población más cercana en kilómetros. POBL= uno entre dicha distancia. Si la distancia es menor a 1km, entonces POBL=1; 5) adyacencia a núcleos de actividad humana (ADYA) tales como minas,

milpas, carreteras asfaltadas o capillas. Un transecto está adyacente a estos sitios si se encuentra a menos de 200m, $ADYA = \frac{\text{número de transectos adyacentes}}{\text{número de transectos totales}}$; y 6) cambio de uso de suelo (USOS), se registra la fracción de la superficie de la zona de estudio destinada a zonas urbanas, minas, milpas, etc. Esto puede hacerse por medio de fotografía aérea, de mediciones de áreas en el campo, o por estimación visual. Se expresa entre 0 y 1. Para deterioro del hábitat se registró: 1) erosión (EROS), considerada como exposición de la roca madre, surcos hechos por el agua y cárcavas, pero no el cauce de un río. Se seleccionan 20 puntos al azar sobre el transecto, y en cada uno de ellos se registra si hay erosión. El indicador se calcula como el número de puntos donde se registró erosión entre el número de puntos revisados; 2) islas (ISLA), que son pequeños montículos de suelo cubiertos de vegetación en medio de suelo fuertemente erosionado y desnudo, si se observa esto en más de la tercera parte de la zona de estudio entonces $ISLA = 1$; y 3) superficie totalmente modificada (STOM). Los valores de cada uno de los indicadores se calcularon de acuerdo con la propuesta de Martorell y Peters (2005). Finalmente, con los valores calculados de las 14 variables se obtuvo el índice de disturbio (ID) por medio de un análisis de componentes principales (ACP) utilizando el programa MultiVariate Statistical Package (MSVP ver. 3.1). Los componentes principales, son combinaciones lineales de las variables originales. El ACP transforma un conjunto de variables correlacionadas a un nuevo grupo de variables no correlacionadas entre sí, calculadas en orden de importancia decreciente, con lo que se logra que los primeros componentes expliquen una proporción alta de la variabilidad total de los datos (Zavala-Hurtado 1986). Con este análisis determinamos los principales agentes que están afectando a las poblaciones de estudio.

3.8. Demografía

Al principio y al final del periodo de estudio se registró la supervivencia y el crecimiento de las plantas de *Astrophytum myriostigma* muestreadas. La supervivencia se registró como el número de individuos que permanecieron vivos de un año al siguiente. Para la evaluación del crecimiento se midió la altura de las plantas con un

vernier digital (resolución de 0.01 mm). La altura también sirvió para estructurar las poblaciones de estudio (Tabla 1).

Tabla 1. Categorías de tamaño de *Astrophytum myriostigma* Lem. de 2009 en Rioverde y Pozas de Santa Ana, San Luis Potosí, y Chihue, Tamaulipas.

Categoría	Altura (cm)	No. de individuos		
		Rioverde	Pozas de Santa Ana	Chihue
Semillas	-	6868 semillas	3298 semillas	
1	0.001 - 3.0	23	20	69
2	3.1 - 5.0	47	30	117
3	5.1 - 7.5	56	28	65
4	7.6 - 10.0	39	15	22
5	> 10.0	21	9	6

Se llevó a cabo un experimento de germinación en agosto de 2009 con 100 semillas de *A. myriostigma* que se tenían disponibles. Estas semillas se colectaron en 2008, provenientes de la localidad de Chihue, Tamaulipas, por lo que tenían un año de edad. Cada unidad experimental consistió de 10 semillas colocadas en una caja Petri con sustrato de agar al 1%. El experimento tuvo 10 repeticiones. Las semillas se pusieron a germinar en una cámara de ambientes controlados en el Instituto de Ecología de la UNAM a una temperatura de 25°C con un fotoperiodo de 12 horas luz y 12 sombra (12:12). La emergencia de la radícula se tomó como criterio para determinar la germinación de las semillas. Los registros de germinación se realizaron cada tercer día durante 16 días.

Con el experimento de germinación se determinó que *A. myriostigma* forma un banco de semillas, al menos a corto plazo, ya que se obtuvo germinación de algunas de las semillas. Entonces se incluyó la categoría de semillas en la estructura poblacional, la cual se calculó a partir de la producción total de frutos multiplicada por el número promedio de semillas producidas por fruto (34 semillas/fruto; Tabla 1).

Se conoce poco acerca de la fenología reproductiva de *A. myriostigma*. Al parecer estas plantas florecen a lo largo de todo el año y fructifican principalmente en el verano y otoño (Romero 2006; obs. pers.). Las hormigas cosechan las semillas tan pronto como se abre el fruto (obs. pers.). Aunado a la escasez de plantas en las poblaciones de estudio y zonas aledañas y a que no todas las plantas producen frutos al mismo tiempo, se dificultó la colecta de frutos. Para evaluar la fecundidad se registró el número de frutos producidos por planta en 2009. Se colectaron 24 frutos maduros completos. Se contaron las semillas de cada uno de ellos para determinar el número promedio de semillas producidas por fruto. Estos datos se utilizaron para el cálculo de la fecundidad por categoría de tamaño y para estimar el número de semillas en la estructura poblacional.

Después de estimar las tasas vitales por categoría de la población, se elaboró el diagrama de ciclo de vida y se construyó una matriz de Lefkovitch de la población estudiada de *Astrophytum myriostigma* para analizar a la población por medio del modelo matricial de tipo Lefkovitch (1965). En el modelo matricial, cada clase está formada individuos con características demográficas similares, que en el diagrama de ciclo de vida se representan con nodos. Los parámetros demográficos (supervivencia, crecimiento, retrogresión, saltos de categorías y fecundidad) que determinan los destinos de los individuos se representan por flechas que conectan los nodos (Caswell 2001).

El modelo de Lefkovitch (1965) tiene varios supuestos que se deben tomar en cuenta. Primero, se utiliza para poblaciones estructuradas, que se les llama así porque los individuos tienen diferentes contribuciones a la tasa de crecimiento poblacional, dependiendo de la categoría en la que se encuentren y no de la edad que tengan. La tasa de crecimiento poblacional o tasa finita de incremento (λ) cuantifica los cambios en el número de individuos de una población, de un momento en el tiempo al siguiente en un modelo discreto de crecimiento poblacional exponencial (Gotelli 1998). Asimismo, el modelo supone que los individuos que se encuentran en la misma etapa de desarrollo tienen las mismas características demográficas (supervivencia, crecimiento y

fecundidad) sin importar la etapa en la que estuvieron previamente o el tiempo que permanecieron en ella. Este modelo también asume que la población se comporta como un sistema cerrado, donde los cambios numéricos dependen sólo de los nacimientos y de las muertes. Finalmente, asume que las tasas vitales se mantienen constantes en el tiempo sin depender de la densidad ni de cambios ambientales (Silvertown y Lovett-Doust 1993).

Considerando los supuestos anteriores se construyó la matriz de transiciones con los datos de 2009 y 2010 de los individuos de la población de estudio. La matriz de transiciones \mathbf{A} es una matriz cuadrada, es decir, contiene el mismo número de filas que de columnas; cada elemento de la matriz (a_{ij} , $i, j = 1, 2, \dots, n$) representa la probabilidad de transición o contribución media *per cápita* de la categoría de tamaño j al tiempo t a la categoría de tamaño i al tiempo $t+1$ y en donde $\mathbf{n}_{(t)}$ y $\mathbf{n}_{(t+1)}$ son los vectores poblacionales que incluyen el número de individuos por categoría de tamaño al tiempo t y $t+1$, respectivamente (Lefkovitch 1965; Caswell 2001; Figura 4). El tamaño de la población después de un intervalo de tiempo es igual al producto de la matriz \mathbf{A} por el vector \mathbf{n} : $\mathbf{n}_{(t+1)} = \mathbf{A}\mathbf{n}_{(t)}$.

$$\begin{array}{c}
 \mathbf{A} = \\
 (t+1)
 \end{array}
 \begin{array}{c}
 \\
 \\
 \\
 \\
 \end{array}
 \begin{array}{cccc}
 & & (t) & \\
 \left| \begin{array}{cccc}
 a_{11} & 0 & a_{13} & a_{14} \\
 a_{21} & a_{22} & 0 & 0 \\
 0 & a_{32} & a_{33} & a_{34} \\
 0 & 0 & a_{43} & a_{44}
 \end{array} \right| & & & \\
 \end{array}
 \begin{array}{c}
 \\
 \\
 \\
 \\
 \end{array}
 \begin{array}{c}
 \mathbf{n} = \\
 \\
 \\
 \\
 \end{array}
 \begin{array}{c}
 \left| \begin{array}{c}
 n_1 \\
 n_2 \\
 n_3 \\
 n_4
 \end{array} \right|
 \end{array}$$

Figura 4. Representación esquemática de la matriz de Lefkovitch y del vector poblacional para un organismo hipotético.

La fecundidad se registró en la primera fila de la matriz. Los individuos que sobrevivieron y permanecieron en su misma categoría se registraron en la diagonal principal. El crecimiento (la probabilidad de sobrevivir y transitar a la categoría siguiente) se registró en la subdiagonal de la matriz. La disminución de tamaño de los

individuos (retrogresión) se registró en la supradiagonal de la matriz de datos (Enright *et al.* 1995; Gotelli 1998).

Se calculó el valor propio (o eigenvalor) dominante λ y sus eigenvectores asociados derecho e izquierdo (\mathbf{w} , \mathbf{v}) de manera numérica en **R** (R Development Core Team 2007). El escalar λ representa la tasa finita de crecimiento poblacional. La distribución estable de tamaños (el eigenvector derecho \mathbf{w}) es el vector de densidad que se mantiene en una proporción constante. La distribución estable de tamaños puede ser comparada con la distribución observada de tamaño de una población para determinar si su composición presente es estable. Cuando $\lambda = 1$ la población se mantiene constante, si $\lambda > 1$ la población está en aumento y si $\lambda < 1$ la población está en declive. El valor reproductivo (el eigenvector izquierdo \mathbf{v}) es una medida que relaciona la capacidad de que un organismo llegue a una clase dada con su capacidad de reproducirse al llegar a esa clase (Caswell 2001; Lemos *et al.* 2005). Además, se estimó la tasa de crecimiento de un año al siguiente (2009-2010) por medio de N_{t+1}/N_t para poder comparar la tasa finita de crecimiento con la tasa de crecimiento sin considerar la estructura de la población.

Se calculó el intervalo de confianza no paramétrico de la tasa de crecimiento poblacional con el método de bootstrap, el cual remuestrea individuos, construye las matrices y calcula λ de cada matriz (Caswell 2001). Cada muestra de bootstrap de k individuos se sorteó al azar, con reemplazo, del conjunto de datos observado. Se utilizó el método de percentil para estimar los intervalos de confianza al 95% para λ . El remuestreo tuvo mil repeticiones, es decir, se calcularon mil matrices medias (**M**) de mil matrices de transición (**B**) simuladas con la fórmula:

$$M^{(h)} = \sum B_i^{(h)} / n$$

Donde $h = 1, 2, 3, \dots, 1000$ repeticiones, $i = 1$, corresponde al año, y $n = 1$ es la duración del estudio (Mandujano *et al.* 2001).

3.8.1. *Análisis prospectivos.* Estos análisis son los de sensibilidad y elasticidad, los cuales evalúan la contribución de las entradas de la matriz a la tasa de crecimiento poblacional. La sensibilidad mide el impacto de alteraciones hipotéticas absolutas sobre el valor de λ , es decir, nos dice la importancia relativa de las diferentes transiciones para el mantenimiento de la tasa de crecimiento poblacional (De Kroon *et al.* 1986). Es una medida absoluta de los cambios producidos en la tasa finita de crecimiento (λ) por una modificación en cada uno de los elementos de la matriz. Los elementos de la matriz de sensibilidad se estiman de los eigenvectores asociados a lambda como:

$$S_{ij} = \frac{\delta\lambda}{\delta a_{ij}} = \frac{v_i w_j}{\langle w, v \rangle}$$

donde v_i y w_j corresponden al i -ésimo y j -ésimo elemento de los eigenvectores izquierdo y derecho respectivamente y $\langle w, v \rangle$ describe el producto escalar de los dos eigenvectores (van Groenendael *et al.* 1988).

Debido a que las probabilidades de transición no pueden exceder la unidad en tanto que la fecundidad sí lo hace, no se pueden utilizar las sensibilidades para comparar diferentes entradas de la matriz o diferentes poblaciones. Para lograr esto, se utilizan los análisis de elasticidad, los cuales miden la sensibilidad de λ a cambios en las entradas a_{ij} , pero en una escala proporcional (de Kroon *et al.* 1986).

La elasticidad (e_{ij}) se expresa por una matriz que mide la contribución proporcional de cada uno de los elementos de la matriz al cambio proporcional en λ (Mesterton-Gibbons 1993) y se calcula como:

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

Como $\sum e_{ij} = 1$, entonces las entradas de la matriz de elasticidades se pueden interpretar como contribuciones proporcionales de cada a_{ij} al valor de λ .

3.8.2. *Análisis retrospectivos.* Los experimentos de respuesta de tabla de vida (ERTV) exploran la contribución de la variación observada en los elementos de la matriz a la variación observada en λ de manera retrospectiva (Caswell 1989; Tuljapurkar y Caswell 1997). De acuerdo con Caswell (2000) los factores que causan la variación en las tasas vitales, pueden pensarse, en términos muy generales, como “tratamientos” de un “experimento”, aun cuando son observacionales más que manipulativos. Suponiendo que las matrices $\mathbf{A}_1, \mathbf{A}_2, \dots, \mathbf{A}_n$, se han observado bajo N diferentes condiciones (e.g. diferentes sitios, diferentes años, o diferentes poblaciones), y que se tienen $\lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_n$, entonces la variabilidad en λ generada por este conjunto de tasas vitales se caracteriza por la varianza:

$$V(\lambda) = \frac{1}{N-1} \left[\sum_i \lambda_i^2 - \frac{(\sum_i \lambda_i)^2}{N} \right]$$

El ERTV descompone la varianza en contribuciones de la variabilidad en las tasas vitales:

$$V(\lambda) = \sum_{ij} V(a_{ij}) \left(\frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} \right)^2 + \sum_{ij \neq kl} cov(a_{ij}, a_{kl}) \frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} \frac{\partial \lambda}{\partial a_{kl}}$$

donde *cov* es la covarianza. Se esperan covarianzas positivas cuando las tasas vitales de diferentes categorías están determinadas por el mismo mecanismo biológico (e.g. un sitio que sea propicio para el crecimiento de plántulas probablemente también lo sea para el de individuos adultos). Se esperan covarianzas negativas cuando las diferentes categorías están adaptadas a diferentes condiciones.

3.9. Simulaciones numéricas

Tomando en cuenta que cada uno de los elementos de la matriz contribuye de manera diferencial al valor de λ , se realizaron simulaciones numéricas modificando el valor de

diferentes elementos de la matriz para evaluar de manera puntual el efecto que podrían tener sobre la tasa de crecimiento poblacional. Estas modificaciones representan variaciones hipotéticas en el ciclo de vida de la especie y son útiles en la toma de decisiones con respecto a estrategias de conservación y/o manejo. Las simulaciones numéricas se llevaron a cabo reduciendo y aumentando las entradas de la matriz que corresponden al banco de semillas para evaluar su importancia (ya que el valor que le asignamos es teórico) y a la transición de semilla a plántula porque es una transición vinculada a condiciones adecuadas (como la presencia de nodrizas) y ha sido documentado como la transición más vulnerable en plantas. También se simularon modificaciones en la permanencia (i.e. supervivencia) tratando de emular una baja en la remoción de ejemplares de la categoría 1 y de la categoría 5 en las dos poblaciones debido a que se observó extracción de individuos de estas categorías en la población de Pozas de Santa Ana. Por otro lado, puesto que en condiciones naturales la fecundidad puede verse afectada por factores tales como la abundancia de polinizadores, el éxito de la polinización y la depredación de frutos, también se llevaron a cabo simulaciones modificando las entradas de fecundidad, reduciéndola en 50, 20, 10 y 1%. De esta manera podemos pensar también en una estrategia de cosecha de semillas sustentable.

Se utilizó el programa **R** ver. 2.13.1 (R Development Core Team 2007) y el paquete **popbio** (Stubben y Milligan, 2007) para todos los análisis.

IV. Resultados

4.1. Distribución geográfica potencial

El mapa de distribución potencial mostró una distribución restringida de *A. myriostigma*. La mayor probabilidad de encontrar a la especie se presenta en los estados de San Luis Potosí y Tamaulipas, y en menor medida hacia los estados de Nuevo León y Coahuila de acuerdo con sus preferencias de hábitat y con las condiciones climáticas donde se desarrolla. De acuerdo con los resultados y los sitios de colecta, *A. myriostigma* se distribuye a lo largo de la Sierra Madre Oriental, la cual está conformada por rocas calizas, donde los suelos son poco profundos y pedregosos (Figura 5).

4.2. Patrón espacial

De acuerdo con la prueba de Hopkins, *Astrophytum myriostigma* mostró un valor de agregación cercano a la unidad, por lo que se rechaza la hipótesis nula de aleatoriedad, y se confirma que en estas poblaciones la especie de estudio presenta una distribución agregada (Tabla 2). Los individuos se encuentran aglomerados en pequeños manchones separados entre sí por varios metros (Figura 6).

Tabla 2. Resultados de la prueba de Hopkins con el que se determinó el patrón de distribución espacial de *Astrophytum myriostigma*. n = número de individuos; h = estadístico de la prueba de Hopkins para aleatoriedad; F = prueba de F de dos colas para h ; I_H (índice de variación de Hopkins): 1 = agregado; 0 = uniforme; 0.5 = aleatorio.

Estadísticos de la prueba de Hopkins	Localidades		
	Río Verde	Pozas de Santa Ana	Chihue
n	40	40	40
h	42.4619	26.4011	45.4964
g.l.	80, 80	80, 80	80, 80
$F_{0.01}$	0.5882	0.5882	0.5882
$F_{0.99}$	1.69	1.69	1.69
Índice de distribución			
I_H	0.9769	0.9635	0.9784

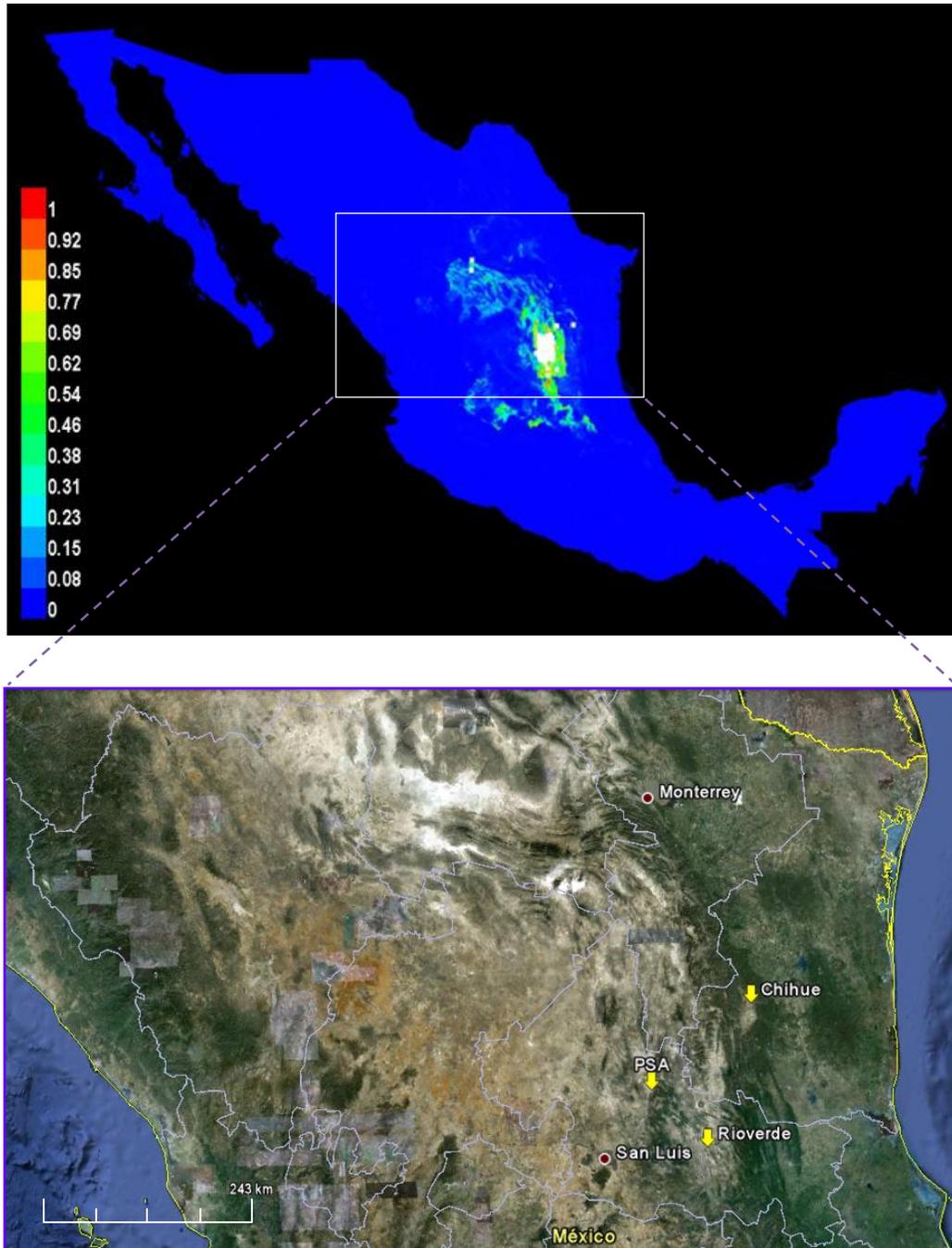


Figura 5. Mapa de distribución potencial de *Astrophytum myriostigma* con base en las condiciones climáticas donde crece y los sitios donde ha sido colectada. La probabilidad de encontrar a la especie está representada por una escala de colores, donde el azul (0) representa la probabilidad nula de encontrar a la especie y el rojo (1.0) la mayor probabilidad de encontrarla. Los puntos blancos indican los sitios de observación o de colecta de la especie. En el acercamiento de la imagen se muestran los sitios de estudio (flechas amarillas). Se observa que la distribución real y potencial de la especie se asocia a la Sierra Madre Oriental.

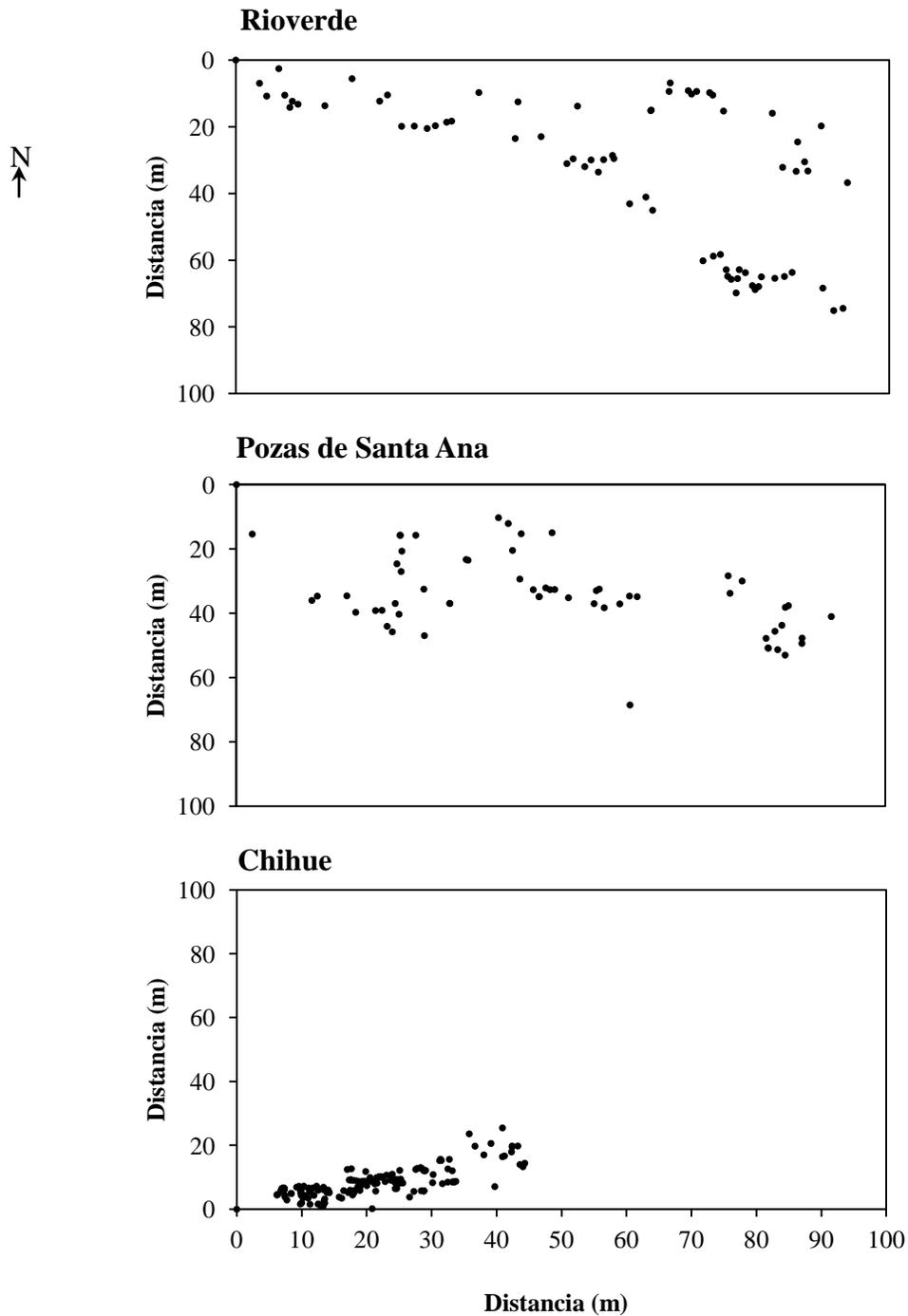


Figura 6. Distribución espacial de los individuos de *Astrophytum myriostigma* (representados con puntos) en Rioverde y Pozas de Santa Ana, San Luis Potosí, y Chihue, Tamaulipas. N: indica el Norte del plano.

4.3. Densidad poblacional

En las áreas estudiadas para cada población, se encontró que Chihue tuvo la mayor densidad, con 0.0573 plantas/m², o una planta por cada 83 m². En Rioverde se determinó una densidad de 0.0083 plantas/m², es decir, una planta por cada 120 m². Finalmente, en Pozas de Santa Ana se estimó la menor densidad, que fue de 0.0038 plantas/m², esto es, de una planta por cada 263 m².

4.4. Nodricismo

De los individuos de *Astrophytum myriostigma* muestreados (41), menos de la mitad se asociaron con plantas nodriza. La mayor asociación con nodrizas ocurrió en Rioverde con 46.3%, donde la cubierta vegetal es de 74.8%. En Pozas de Santa Ana, donde la vegetación apenas cubre el 39.3% del sitio, se obtuvo que 43.9% de las plantas se asocian a una nodriza.

La prueba de Hulbert mostró que la amplitud de nicho de *A. myriostigma* es mínima, con un índice de $B'_A = 0.1213$ en Rioverde y de $B'_A = 0.1996$ en Pozas de Santa Ana. Esto indica que *A. myriostigma* utiliza los estados del recurso (nodrizas) de manera preferencial, es decir, que algunas especies efectivamente actúan como nodrizas. El análisis de Ji-cuadrada también mostró que las plantas no se distribuyen en igual proporción bajo las copas de las diferentes especies de nodrizas ($\chi^2 = 75.81$; g.l. = 14; $P < 0.05$ en Rioverde; $\chi^2 = 47.20$; g.l. = 9; $P < 0.05$ en Pozas de Santa Ana), sino que hay unas nodrizas preferidas sobre otras.

El análisis de residuales ajustados indicó que la única especie con la cual *A. myriostigma* presenta una asociación significativa en la población de Rioverde es *Hechtia* sp., a pesar de tener ésta un porcentaje de cobertura bajo (4.53%), pues existe una mayor frecuencia de individuos de *A. myriostigma* asociados a *Hechtia* sp. que la esperada según su abundancia relativa (Tabla 3). Asimismo, el análisis mostró que *A. myriostigma* presenta una asociación negativa con *Fouquieria splendens*, y también que se establece en el espacio abierto con mayor frecuencia de la esperada, esto es, que puede crecer sin la protección de una nodriza (Figura 7).

Tabla 3. Asociación de *Astrophytum myriostigma* con plantas nodriza y con el espacio abierto en los dos sitios de estudio en San Luis Potosí. % cobertura: % de cobertura de la nodriza; Obs.: individuos de *A. myriostigma* observados; Esp.: individuos de *A. myriostigma* esperados; d_{ij} : residuales ajustados. Los valores significativos (con $P < 0.05$) están indicados con *.

Espece nodriza	% cobertura	Obs.	Esp.	d_{ij}
Rioverde				
<i>Fouquieria splendens</i> Engelm.	36.22	0	14.85	-3.85*
<i>Hechtia</i> sp.	4.53	11	1.86	6.71 *
<i>Croton fruticosus</i> Torr.	4.53	3	1.86	0.84
<i>Prosopis</i> sp.	4.53	2	1.86	0.11
<i>Karwinskia mollis</i> Schlecht.	4.53	1	1.86	-0.63
<i>Larrea tridentata</i> (DC.) Coville	4.53	0	1.86	-1.36
<i>Celtis pallida</i> Torr.	2.26	2	0.93	1.11
<i>Lippia graveolens</i> Mold	2.26	0	0.93	-0.96
<i>Mimosa similis</i> Britt. & Rose	2.26	0	0.93	-0.96
<i>Yucca potosina</i> Rzed.	2.26	0	0.93	-0.96
<i>Acacia farnesiana</i> (L.) Wild.	1.13	0	0.46	-0.68
<i>Dalea</i> sp.	1.13	0	0.46	-0.68
<i>Agave lechuguilla</i> Torr.	0.07	0	0.03	-0.17
<i>Jatropha dioica</i> Sessé ex Carv.	0.07	0	0.03	-0.17
Espacio abierto	29.69	22	12.17	2.82 *
Pozas de Santa Ana				
<i>Larrea tridentata</i> (DC.) Coville	18.11	3	7.42	-1.62
<i>Hechtia</i> sp.	9.05	6	3.71	1.19
<i>Jatropha dioica</i> Sessé ex Carv.	9.05	4	3.71	0.15
<i>Forestiera angustifolia</i> Torr.	1.13	0	0.46	-0.68
<i>Fouquieria splendens</i> Engelm.	0.57	3	0.23	5.75 *
<i>Agave lechuguilla</i> Torr.	0.57	1	0.23	1.59
<i>Mimosa zigophylla</i> Benth.	0.28	1	0.12	2.60 *
<i>Echinocactus platyacanthus</i> Link & Otto	0.28	0	0.12	-0.34
<i>Ferocactus latispinus</i> Britt. & Rose	0.28	0	0.12	-0.34
Espacio abierto	60.67	23	24.88	-0.38

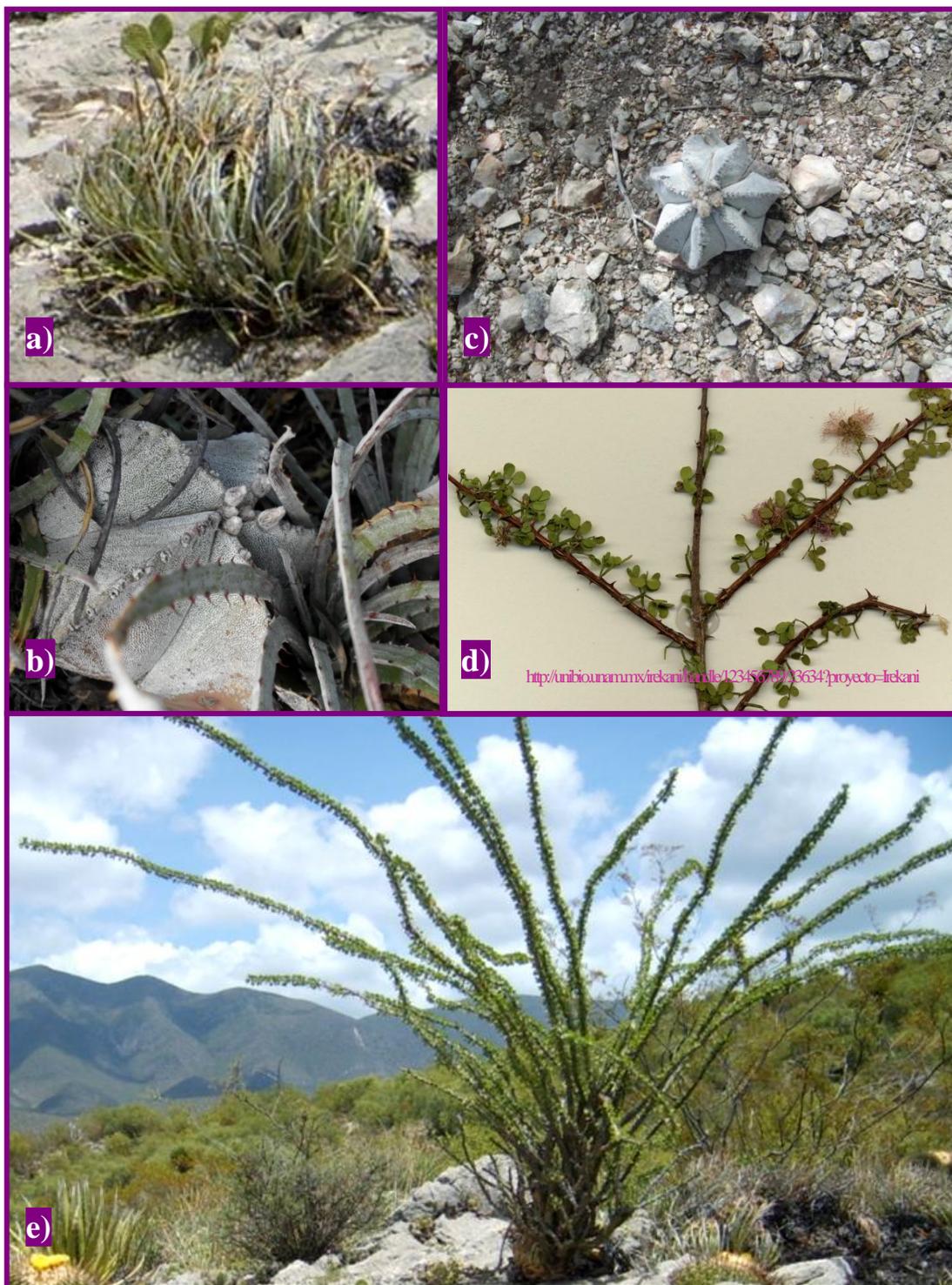


Figura 7. Asociación de *Astrophytum myriostigma* con plantas nodriza. a) *Hechtia* sp., b) *A. myriostigma* entre las hojas de *Hechtia* sp., c) *A. myriostigma* en espacio abierto, d) *Mimosa zygophylla*, y e) *Fouquieria splendens*.

Para la población de Pozas de Santa Ana, el análisis de residuales ajustados indicó que *A. myriostigma* se asocia significativamente con *Fouquieria splendens* y *Mimosa zigophylla*, puesto que existe una mayor frecuencia de individuos de *A. myriostigma* asociados a estas especies que la esperada según su abundancia relativa (Tabla 3). A diferencia de Rioverde, donde las plantas presentan preferencia por los espacios abiertos, en Pozas de Santa Ana no se encontró tal preferencia, a pesar de que éste constituye el 60.67% del área de estudio (Tabla 3).

Al comparar el tamaño de las plantas que crecen asociadas a las nodrizas y de aquellas que crecen en el espacio abierto, no se encontraron diferencias significativas entre ellas en ninguno de los sitios de estudio ($t = 0.0246$; g.l. = 39; $P > 0.05$ en Rioverde; $t = 0.2783$; g.l. = 39; $P > 0.05$ en Pozas de Santa Ana; Tabla 4).

Tabla 4. Altura promedio (cm) de individuos de *A. myriostigma* bajo nodrizas y en espacios abiertos en los dos sitios de estudio (media \pm E.E.).

	Rioverde	Pozas de Santa Ana
Bajo nodrizas	6.46 \pm 2.7	5.73 \pm 1.9
En espacio abierto	6.44 \pm 2.1	5.51 \pm 3.0

Tomando en consideración la orientación donde se establecen las plantas de *A. myriostigma* respecto a su planta nodriza (N, NE, E, SE, S, SO, O, y NO), el análisis de Ji-cuadrada mostró que su distribución ocurre de manera azarosa, es decir, que se distribuyen sin preferencia en cualquier orientación respecto de su nodriza ($\chi^2 = 12.65$; g.l. = 7; $P > 0.05$ en Rioverde; $\chi^2 = 47.20$; g.l. = 9; $P > 0.05$ en Pozas de Santa Ana).

4.5. Disturbio antropogénico crónico

De acuerdo con el análisis de disturbio antropogénico crónico, el mayor disturbio ocurrió en Pozas de Santa Ana, obteniéndose un índice promedio de disturbio de ID= 2.41, seguido de Chihue con un ID= 2.00, y el índice menor se registró en Río Verde, que fue de ID= 1.29 (Figura 8).

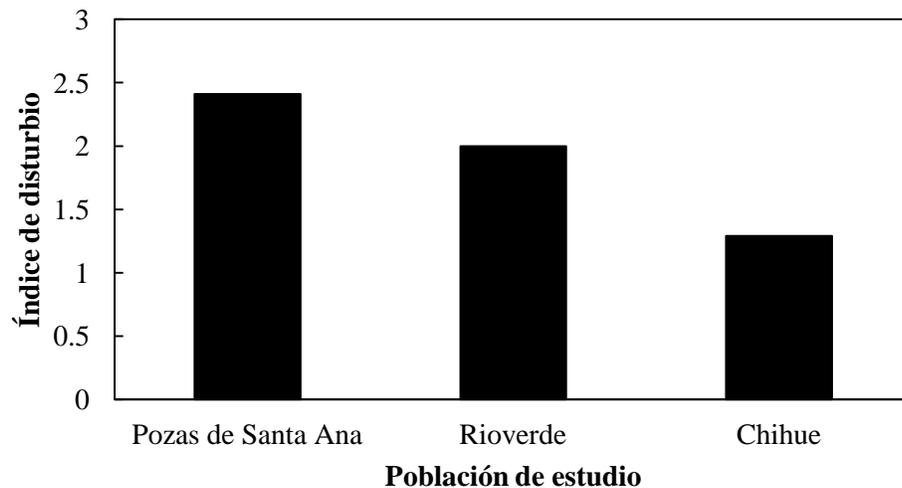


Figura 8. Disturbio antropogénico crónico de las poblaciones de estudio de *Astrophytum myriostigma* en San Luis Potosí y Tamaulipas.

Los resultados del análisis de componentes principales (Figura 9) revelaron una agrupación de las muestras por sitio a lo largo del eje 1, el cual explica el 81.19% de la variabilidad total contenida en la matriz de datos. En el eje 1 la mayor correlación positiva se obtuvo con el agente cambio de uso de suelo (USOS), seguido de los caminos ganaderos (CGAN), cercanía de la zona de estudio a poblaciones (POBL), y la erosión del suelo (EROS). Estos son los principales agentes de disturbio de los sitios de estudio (Figura 9).

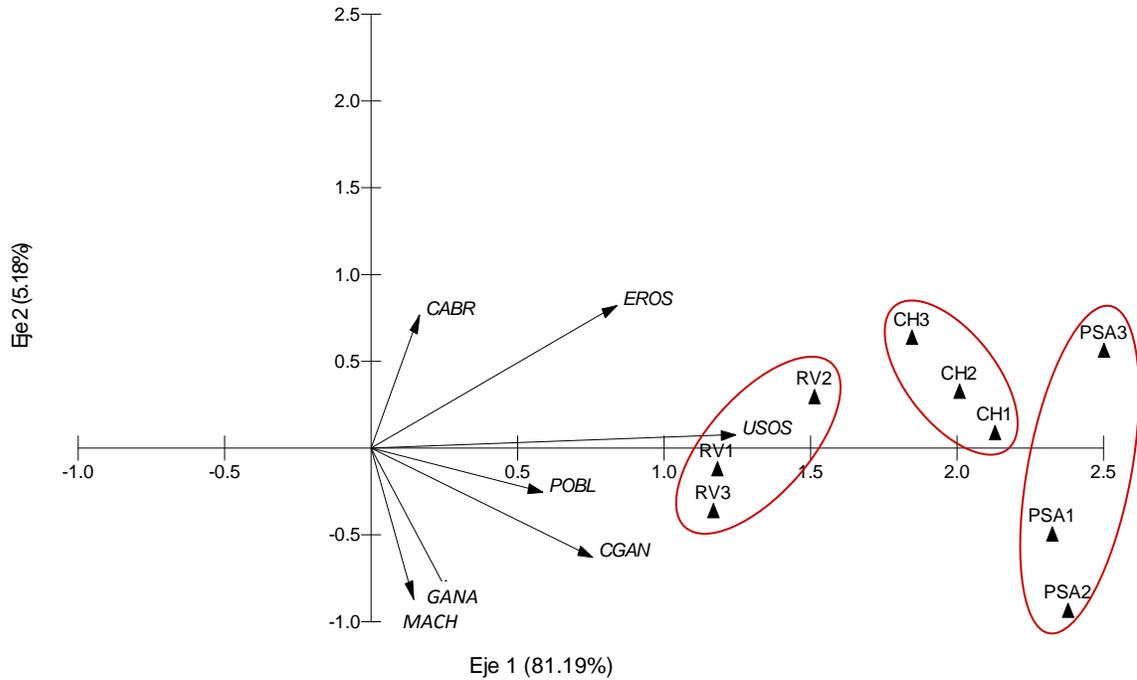


Figura 9. Ordenación bipolar resultado del análisis de componentes principales de los diferentes agentes de disturbio antropogénico crónico en los tres sitios de estudio. Se observa sobre el eje x una agrupación por sitio donde el disturbio antropogénico tiene valores menores para Rioverde (RV), aumenta en Chihue (CH) y es mayor en Pozas de Santa Ana (PSA). Los vectores indican los agentes de disturbio que tienen un mayor impacto en los sitios de estudio. USOS: cambio de uso de suelo; CABR: densidad de excretas de cabra u oveja; GANA: densidad de excretas de ganado mayor; CGAN: caminos ganaderos; MACH: fracción de plantas macheteadas; POBL: cercanía de la zona de estudio a poblaciones; EROS: erosión.

4.6. Demografía

En Rioverde se registraron 186 individuos de *Astrophytum myriostigma*, en Pozas de Santa Ana 102 y en Chihue 279. Las estructuras poblacionales de los tres sitios de estudio mostraron diferencias significativas entre ellas ($\chi^2 = 50.86$; $g.l. = 8$; $P < 0.05$). Las dos categorías de tamaño que se encuentran mejor representadas son la categoría 2 (3.1-5 cm de altura) con 25.26% en Rioverde, 29.41% en Pozas de Santa Ana y 41.93%

en Chihue, y la categoría 3 (5.1-7.5 cm de altura) con 30.10% en Rioverde, 27.45% en Pozas de Santa Ana y 23.29% en Chihue (Figura 10). En las tres poblaciones de estudio las categorías mejor representadas están formadas por individuos reproductivos.

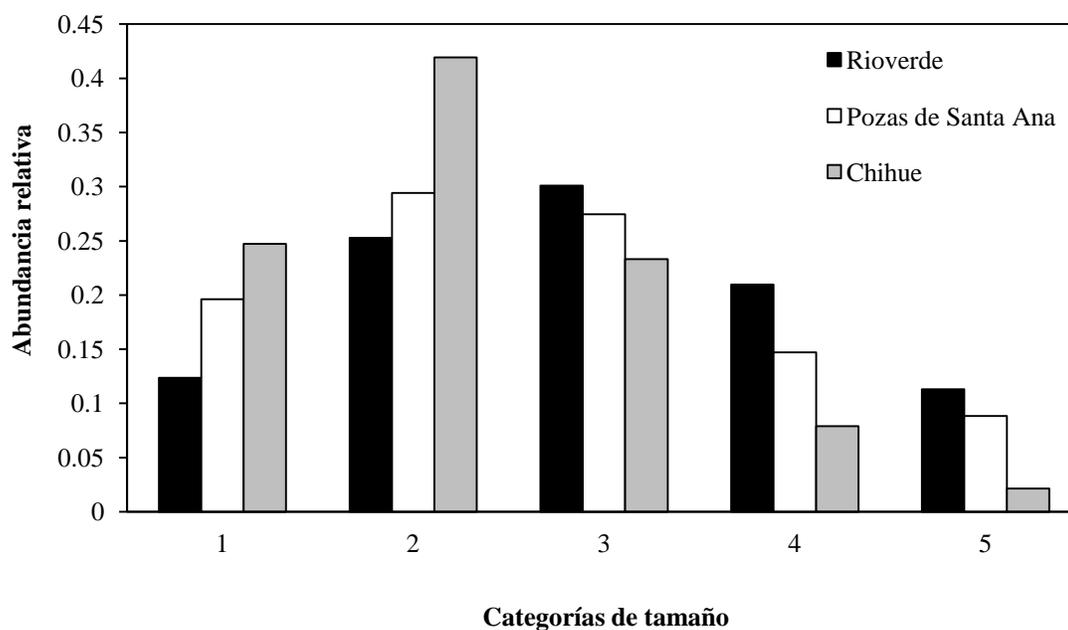


Figura 10. Distribución de tamaños observada en campo en 2009 de las poblaciones de *Astrophytum myriostigma* en Rioverde, y Pozas de Santa Ana, San Luis Potosí, y Chihue, Tamaulipas. Categorías de tamaño (altura en cm): 1 (0.001-3); 2 (3.1-5); 3 (5.1-7.5); 4 (7.6-10); 5 (>10).

La floración y fructificación ocurrió a lo largo de todo el año. De los 24 frutos maduros colectados se encontró variación en la cantidad de semillas, presentando desde 10 hasta 70 semillas por fruto. El promedio fue de 33.75 ± 16.74 (Media \pm E.E.) semillas por fruto.

De las pruebas de germinación en laboratorio, se obtuvo un porcentaje total de germinación de 66%. En todas las réplicas, excepto una, las semillas comenzaron a

germinar al tercer día después de la siembra y el porcentaje final se alcanzó en el séptimo día después de la siembra, después del cual ya no hubo germinación (Figura 11).

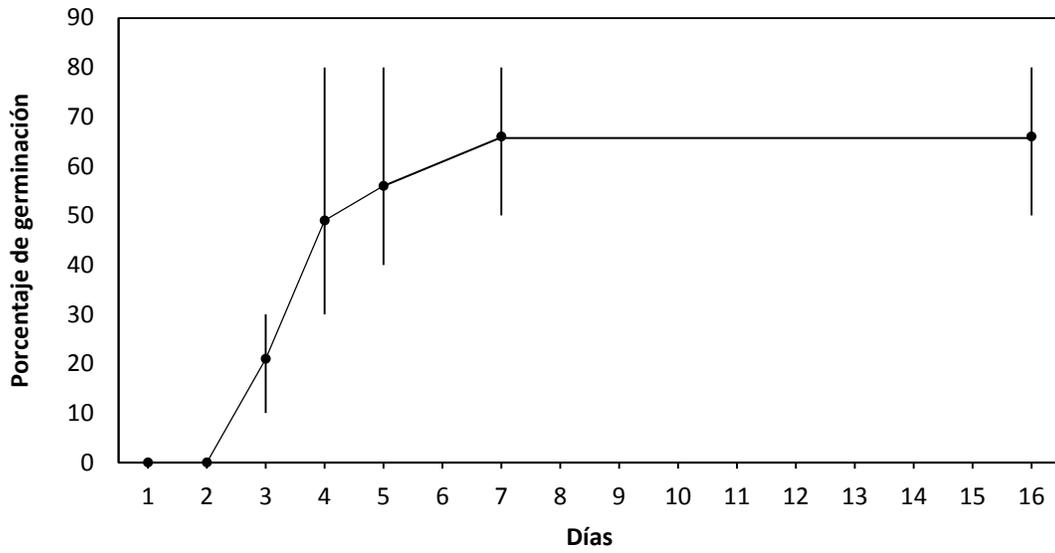


Figura 11. Porcentaje de germinación de *Astrophytum myriostigma* obtenido de las pruebas de germinación en laboratorio.

4.6.1. *Diagramas del ciclo de vida.* En los diagramas del ciclo de vida se observa que las probabilidades de permanencia tuvieron los valores más altos con respecto a las probabilidades de crecimiento, regresión y saltos de categoría en ambas poblaciones. En Pozas de Santa Ana la permanencia de las categorías 1 y 2 fue mayor que en Rioverde; además, las plantas mostraron una baja probabilidad de crecimiento y no saltaron de categoría. En ambas poblaciones el valor mayor de permanencia ocurrió en la categoría 5 (>10 cm) con valores superiores al 70%. A partir de la categoría 3 el comportamiento de las plantas fue similar en las dos poblaciones ya que las probabilidades de permanencia fueron mayores que las de crecimiento, y a su vez, las de crecimiento fueron mayores que las de regresión (Figura 12).

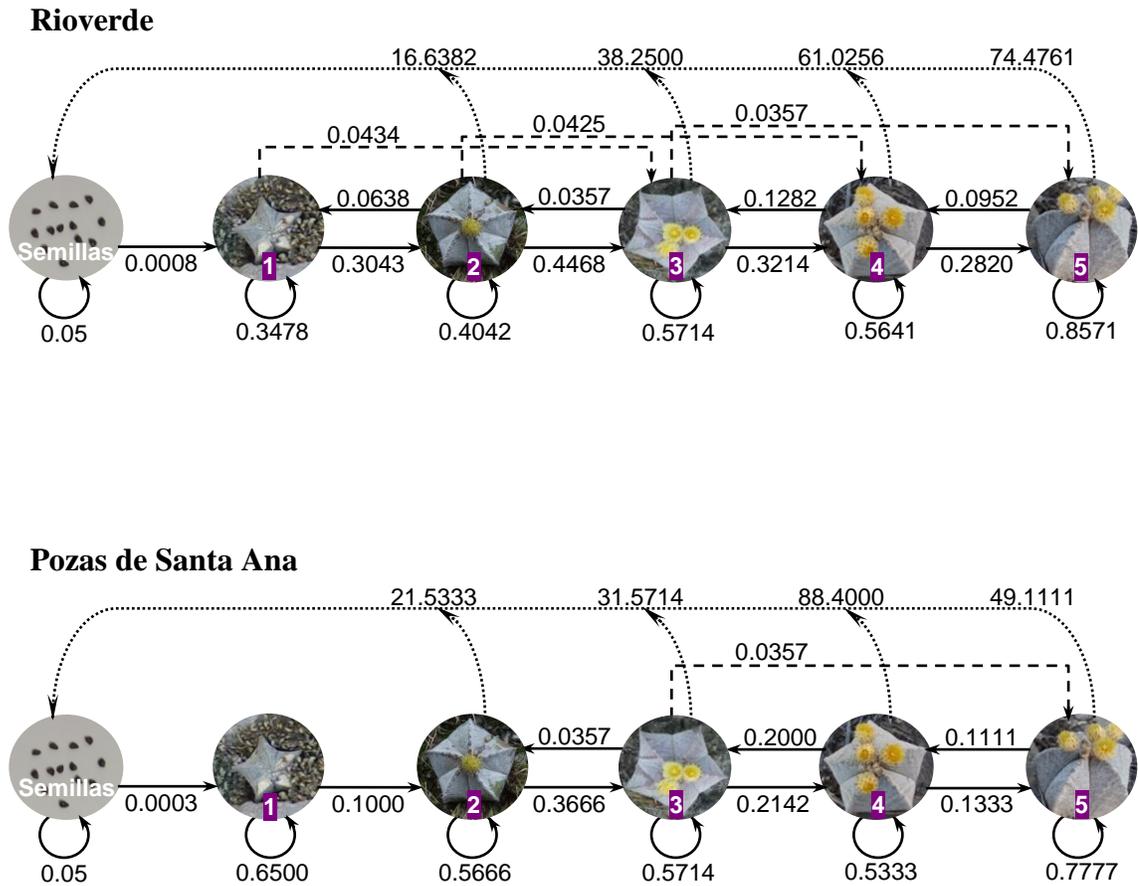


Figura 12. Diagramas del ciclo de vida de *Astrophytum myriostigma* para las dos poblaciones de estudio en San Luis Potosí de 2009 a 2010. La producción de semillas está representada por flechas punteadas en la parte superior del diagrama. Las flechas que giran hacia la misma categoría indican la permanencia de los individuos. Las flechas inmediatas entre nodos de una categoría a la siguiente y las punteadas que conectan diferentes nodos constituyen el crecimiento de los individuos. La retrogresión está representada por flechas que conectan una categoría con la inmediata inferior.

Las plantas de Rioverde mostraron una mayor probabilidad de crecimiento en todas las categorías con respecto a las de Pozas de Santa Ana. Además, en la población de Rioverde hubo saltos en todas las categorías en tanto que en Pozas de Santa Ana

sólo hubo un salto de categoría, que ocurrió de la 3 hacia la 5. Los individuos comienzan a reproducirse a partir de los 3 cm de altura (categoría 2) en las dos poblaciones. La producción de frutos aumentó conforme las plantas presentaron una talla mayor, con excepción de la categoría 5 en Pozas de Santa Ana, en la cual la fecundidad fue menor que en la categoría 4 (Figura 12). La categoría 1 (0.001-3 cm) tuvo la mayor mortalidad en las dos poblaciones: en Rioverde fue de 30% y en Pozas de Santa Ana de 25%. En Rioverde la mortalidad de las categorías restantes (2 a 5) no rebasó el 5%, mientras que en Pozas de Santa Ana la mortalidad de las categorías 2 a 5 osciló entre 6.6% y 14.2%.

4.6.2. Análisis matricial. La tasa de crecimiento poblacional (λ) resultante del análisis matricial y su intervalo de confianza (IC) al 95% obtenido por el método de bootstrap para la población de Rioverde fue de $\lambda = 0.9894$, IC= 0.9747-1.014 y para Pozas de Santa Ana de $\lambda = 0.8857$, IC= 0.8702-0.9418. De acuerdo con la λ obtenida en Rioverde la población decrece un 1.06% anual, en tanto que Pozas de Santa Ana el decremento es de 11.43%. Sin embargo, tomando en cuenta el intervalo de confianza puede decirse que la población de Rioverde no difiere del equilibrio numérico, mientras que en Pozas de Santa Ana la población tiene una λ significativamente por debajo de la unidad (Tabla 5).

La tasa instantánea de crecimiento poblacional (de 2009 a 2010) obtenida para Rioverde fue de $\lambda = 0.93$ y para Pozas de Santa Ana de $\lambda = 0.86$. Se utilizó una prueba de Ji-cuadrada para comparar la estructura poblacional observada en 2009 con la estructura estable de tamaños de cada población y se obtuvo que las estructuras esperadas en el equilibrio difieren de las observadas (en Rioverde, $\chi^2 = 234.18$; *g.l.* = 4; $P < 0.05$; y en Pozas de Santa Ana, $\chi^2 = 173.75$; *g.l.* = 4; $P < 0.05$). El análisis de residuales ajustados para la población de Rioverde mostró que estas diferencias se encuentran principalmente en las categorías 2, 3 y 5 mientras que para la población de Pozas de Santa Ana se encontraron diferencias en todas las categorías excepto en la categoría 3 (Figura 13).

Tabla 5. Matriz de transiciones de *Astrophytum myriostigma* para el período 2009-2010. Arriba de cada matriz aparece el nombre del sitio, la tasa de crecimiento poblacional (λ) y el intervalo de confianza (IC) al 95%. Los valores en cursivas representan la fecundidad. Los valores en negritas indican la permanencia de los individuos. w = vector de la estructura estable de tamaños; v = vectores de los valores reproductivos específicos por categoría; n = número de individuos en cada categoría de tamaño en 2009; q_x = mortalidad. Puesto que no se observó la muerte de individuos de las categorías 4 y 5 en Rioverde y de la categoría 5 en Pozas de Santa Ana, se asumió la muerte de un individuo de cada una de esas categorías.

Categorías	Semillas	1	2	3	4	5	w	v
Río Verde								
$\lambda = 0.9894$ (IC=0.9747-1.014)								
Semillas	0.0500	0	<i>16.6382</i>	<i>38.2500</i>	<i>61.0256</i>	<i>74.4761</i>	0.9837	1.000
1	0.0008	0.3478	0.0638	0	0	0	0.0014	1075.408
2	0	0.3043	0.4042	0.0357	0	0	0.0008	1958.511
3	0	0.0434	0.4468	0.5714	0.1282	0	0.0021	2161.683
4	0	0	0.0425	0.3214	0.5641	0.0952	0.0035	2233.849
5	0	0	0	0.0357	0.2820	0.8571	0.0081	2170.160
n	6868	23	47	56	39	21		
q_x	0.9992	0.3043	0.0426	0.0357	0.0256	0.0476		
Pozas de Santa Ana								
$\lambda = 0.8857$ (IC= 0.8702-0.9418)								
Semillas	0.0500	0	<i>21.5333</i>	<i>31.5714</i>	<i>88.4000</i>	<i>49.1111</i>	0.9836	1.000
1	0.0003	0.6500	0	0	0	0	0.0012	2756.347
2	0	0.1000	0.5666	0.0357	0	0	0.0008	6498.448
3	0	0	0.3666	0.5714	0.2000	0	0.0036	5596.631
4	0	0	0	0.2142	0.5333	0.1111	0.0042	5892.882
5	0	0	0	0.0357	0.1333	0.7777	0.0064	6518.256
n	3298	20	30	28	15	9		
q_x	0.9997	0.2500	0.0667	0.1429	0.1333	0.1111		

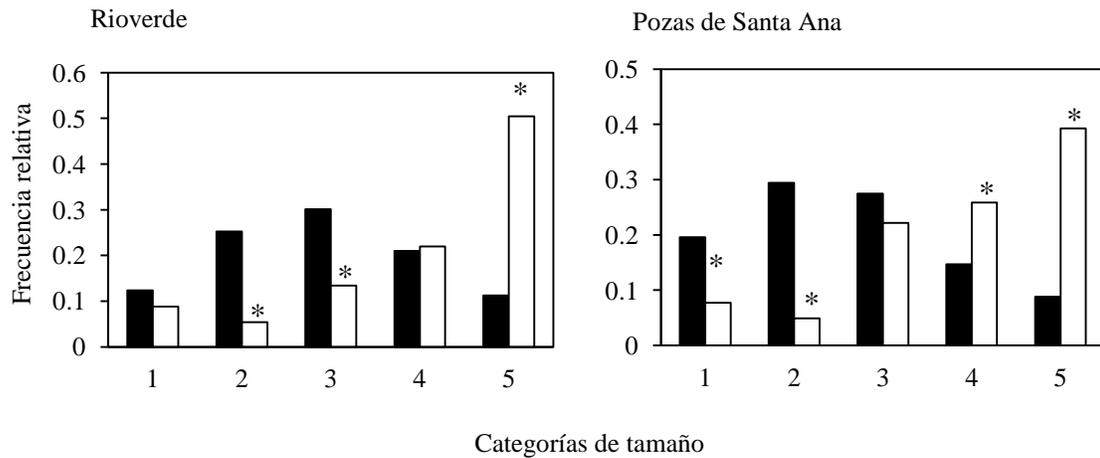


Figura 13. Comparación de la estructura poblacional observada en 2009 (barras negras) y la estructura estable de tamaños (barras blancas) para las dos poblaciones de *Astrophytum myriostigma* en San Luis Potosí. Para permitir la comparación visual de la estructura observada y la esperada se suprimió en la gráfica la categoría de semillas. Los valores significativos obtenidos del análisis de residuales ajustados (con $P < 0.05$) se indican con *.

Según la estructura poblacional esperada en el equilibrio, en Rioverde casi la mitad de los individuos (50.43%) se concentraría en la categoría 5, mientras que las primeras dos categorías (sin tomar en cuenta la categoría de semillas) presentarían una baja proporción de individuos. Ocurre un caso similar en Pozas de Santa Ana, donde la categoría 5 tendría la mayor frecuencia de individuos (39.29%), y las primeras categorías estarían menos representadas (Figura 13).

4.6.3. Análisis prospectivos. El análisis de elasticidad de las dos poblaciones de estudio mostró que, de manera general, la permanencia de los individuos tuvo los valores más altos, sobre todo la categoría 5, con contribuciones entre 37 y 44%. La fecundidad tuvo los valores de elasticidad más bajos (Tabla 6). Agrupando por categorías de tamaño, los

valores más altos corresponden a las categorías 3 (0.1355 y 0.2096), 4 (0.2296 y 0.2574), y 5 (0.5122 y 0.4324) en Rioverde y Pozas de Santa Ana respectivamente (Figura 14).

Tabla 6. Matrices de elasticidad para la poblaciones de *Astrophytum myriostigma* en Rioverde y Pozas de Santa Ana, San Luis Potosí. Los valores de fecundidad están indicados en cursivas, en tanto que los de permanencia se encuentran en negritas. Los valores más altos de encuentran subrayados.

Categorías	Semillas	1	2	3	4	5
Rioverde						
Semillas	0.0014	0	<i>0.0004</i>	<i>0.0024</i>	<i>0.0063</i>	<i>0.0177</i>
1	0.0269	0.0156	0.0017	0	0	0
2	0	0.0248	0.0202	0.0044	0	0
3	0	0.0039	0.0246	0.0783	0.0288	0
4	0	0	0.0024	0.0455	0.1309	0.0507
5	0	0	0	0.0049	0.0636	<u>0.4438</u>
Pozas de Santa Ana						
Semillas	0.0005	0	<i>0.0002</i>	<i>0.0013</i>	<i>0.0043</i>	<i>0.0036</i>
1	0.0095	0.0264	0	0	0	0
2	0	0.0095	0.0344	0.0098	0	0
3	0	0	0.0191	0.1353	0.0552	0
4	0	0	0	0.0534	0.1551	0.0490
5	0	0	0	0.0098	0.0428	<u>0.3798</u>

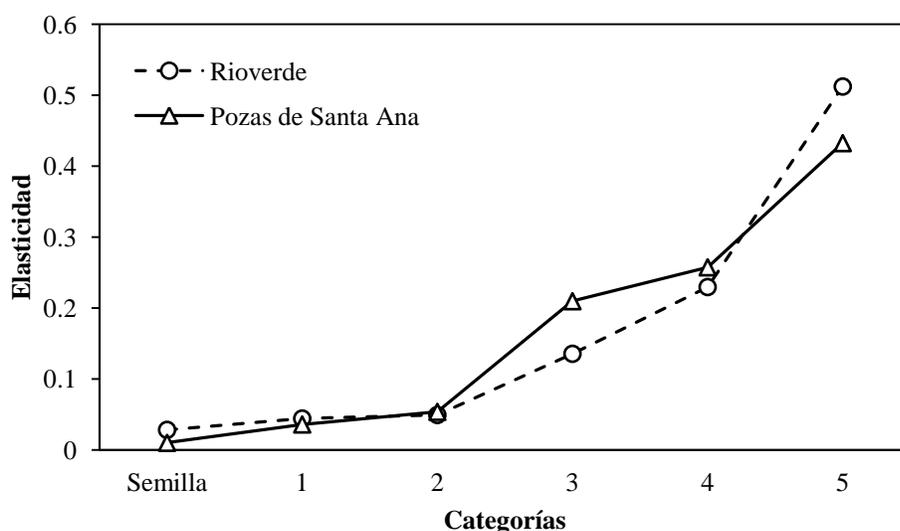


Figura 14. Valores de elasticidad por categoría del ciclo de vida correspondientes a las transiciones matriciales del periodo 2009-2010 de las poblaciones de *Astrophytum myriostigma* en Rioverde y Pozas de Santa Ana, en San Luis Potosí.

Los valores de elasticidad agrupados por proceso demográfico mostraron que la permanencia de los individuos (supervivencia) realizó la mayor contribución a la tasa de crecimiento poblacional, mientras que la fecundidad tuvo los valores más bajos (Figura 15). Esto es, que en *Astrophytum myriostigma* es más importante la supervivencia de los individuos que la fecundidad, por lo que en el triángulo demográfico las dos poblaciones se ubican a lo largo del eje L (supervivencia) más cerca del vértice derecho (Figura 16).

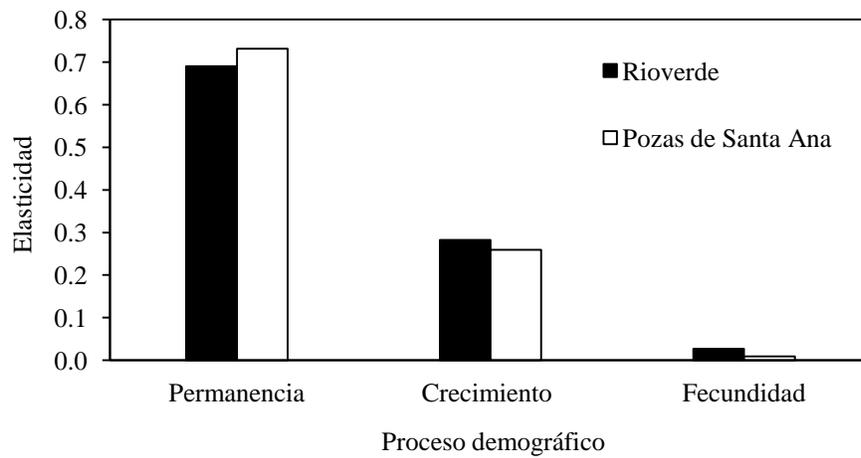


Figura 15. Contribución de los diferentes procesos demográficos (sumatoria de los valores de elasticidad) a la tasa de crecimiento poblacional de las poblaciones de estudio de *Astrophytum myriostigma*.

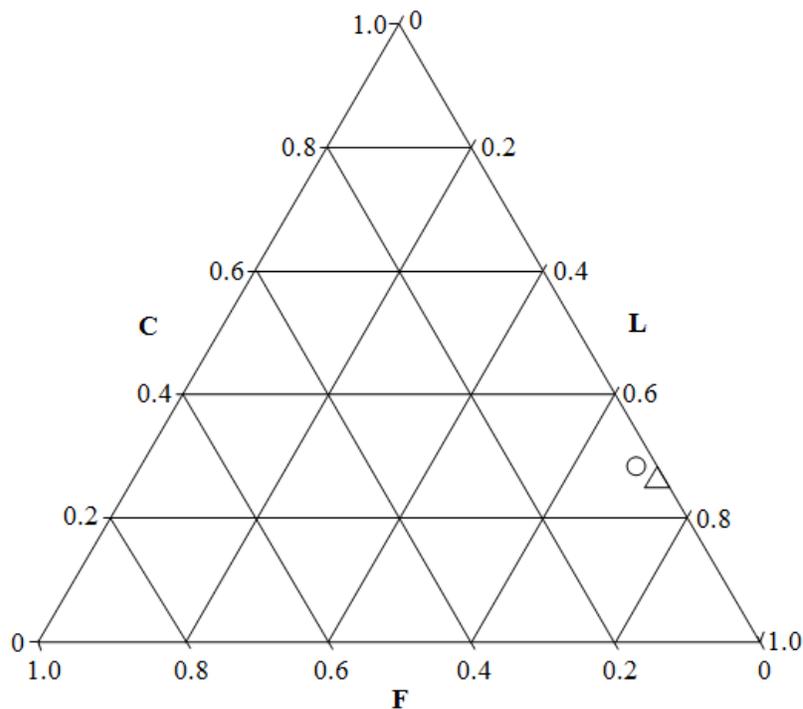


Figura 16. Ubicación en el triángulo demográfico de las poblaciones de Rioverde (círculo) y Pozas de Santa Ana (triángulo), en San Luis Potosí, en el que se muestran las elasticidades por proceso demográfico. C: crecimiento; L: supervivencia; F: fecundidad.

4.6.4. *Análisis retrospectivos.* De acuerdo con el experimento de respuesta de tabla de vida (ERTV), en la población de Rioverde todas las clases, excepto la 2, realizan una contribución positiva a la tasa de crecimiento poblacional. La categoría 2 no tuvo efecto sobre el valor de λ mientras que la 5 tuvo la mayor contribución a λ . En la población de Pozas de Santa, la única categoría que tuvo una contribución positiva a λ fue la categoría 3, mientras que la categoría 5 tuvo la mayor contribución negativa a la tasa de crecimiento poblacional (Figura 17).

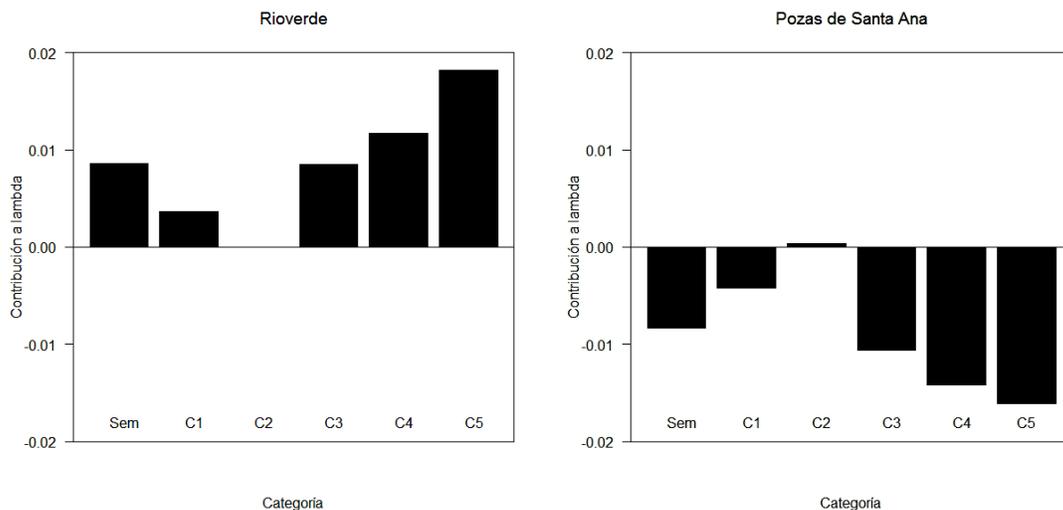


Figura 17. Resultados del experimento de respuesta de tabla de vida. Se analizaron las diferencias entre categorías de tamaño (semillas y categorías 1 a 5) en las dos poblaciones de estudio de *Astrophytum myriostigma*.

El ERTV llevado a cabo por proceso demográfico mostró que principalmente el crecimiento, y en menor proporción la permanencia, realizaron una contribución positiva a la tasa de crecimiento poblacional en Rioverde, mientras que en Pozas de

Santa Ana, la regresión de los individuos a tallas más pequeñas fue el único proceso que realizó una contribución positiva a λ . La fecundidad fue el proceso que contribuyó en menor proporción a la tasa de crecimiento poblacional tanto positiva (en Rioverde) como negativamente (en Pozas de Santa Ana), por lo que tuvo un menor efecto sobre λ (Figura 18).

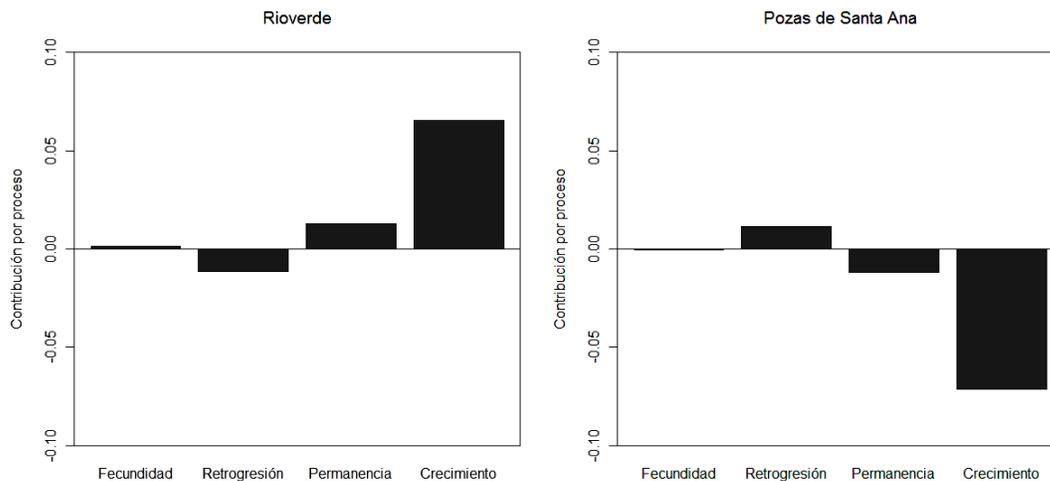


Figura 18. Contribución de los diferentes procesos demográficos según los resultados de los experimentos de respuesta de tabla de vida (ERTV) para las dos poblaciones de estudio de *Astrophytum myriostigma*.

4.7. *Simulaciones numéricas.* Las modificaciones en las entradas de la matriz que corresponden al banco de semillas no mostraron un efecto importante sobre la tasa de crecimiento poblacional (λ). Cuando la probabilidad de supervivencia en el banco de semillas aumenta hasta 99%, en Rioverde λ alcanza un valor de 1.11 y en Pozas de Santa Ana λ vale 1.01 (Figuras 19a y 20a). Esto significa que aunque no conocemos la probabilidad de supervivencia real de las semillas en el banco de semillas en condiciones de campo, las probabilidades serían menores que las que asignamos y el efecto de este proceso sobre λ parece ser poco importante.

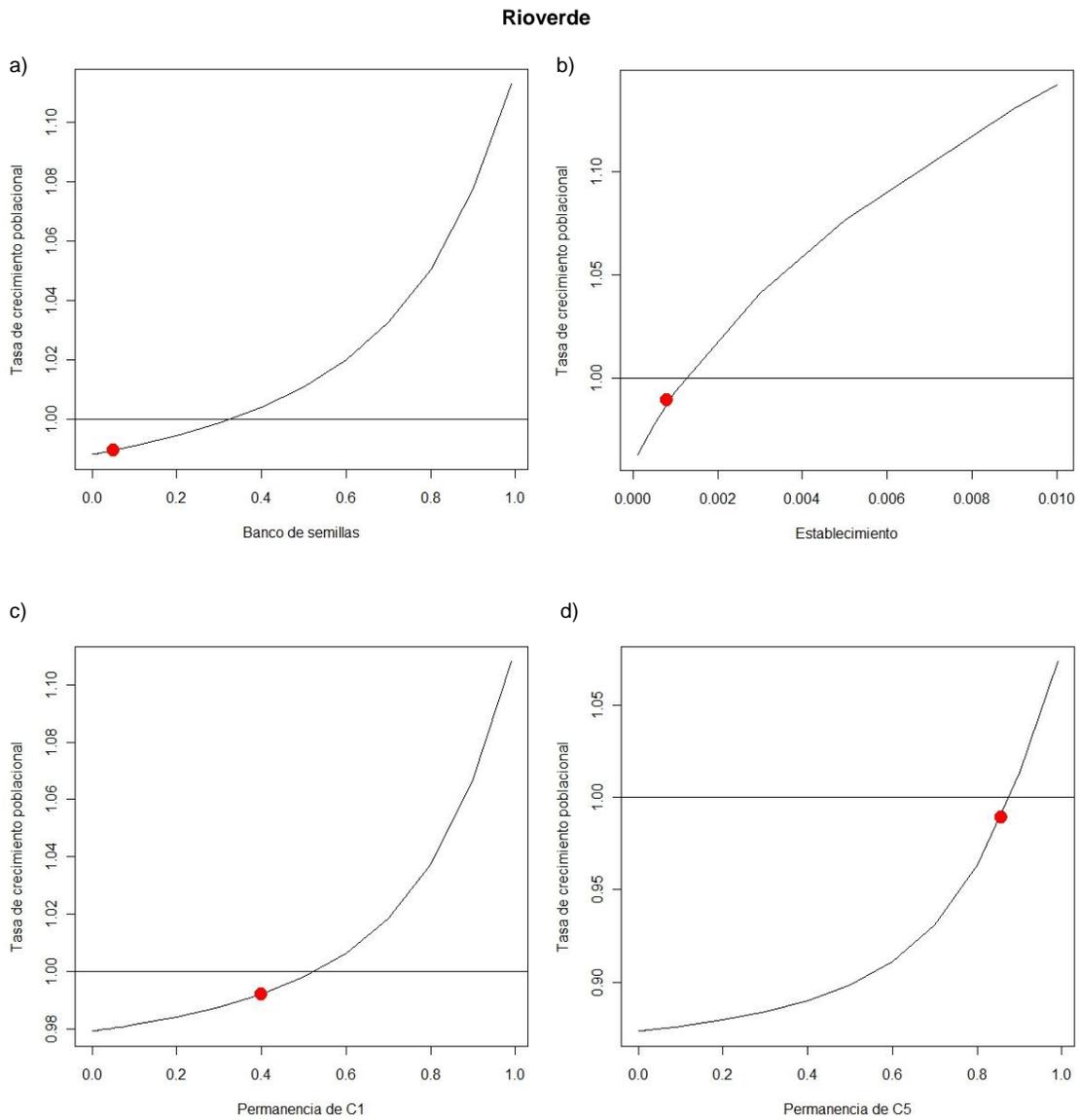


Figura 19. Simulación de cambios en la tasa de crecimiento poblacional (λ) al modificar en la matriz original de Rioverde el valor de las entradas: a) a_{11} , banco de semillas, b) a_{21} , transición de semilla a plántula, c) a_{22} , permanencia de la categoría 1, y d) a_{66} , permanencia de la categoría 5. El valor original de λ se indica con un círculo.

Pozas de Santa Ana

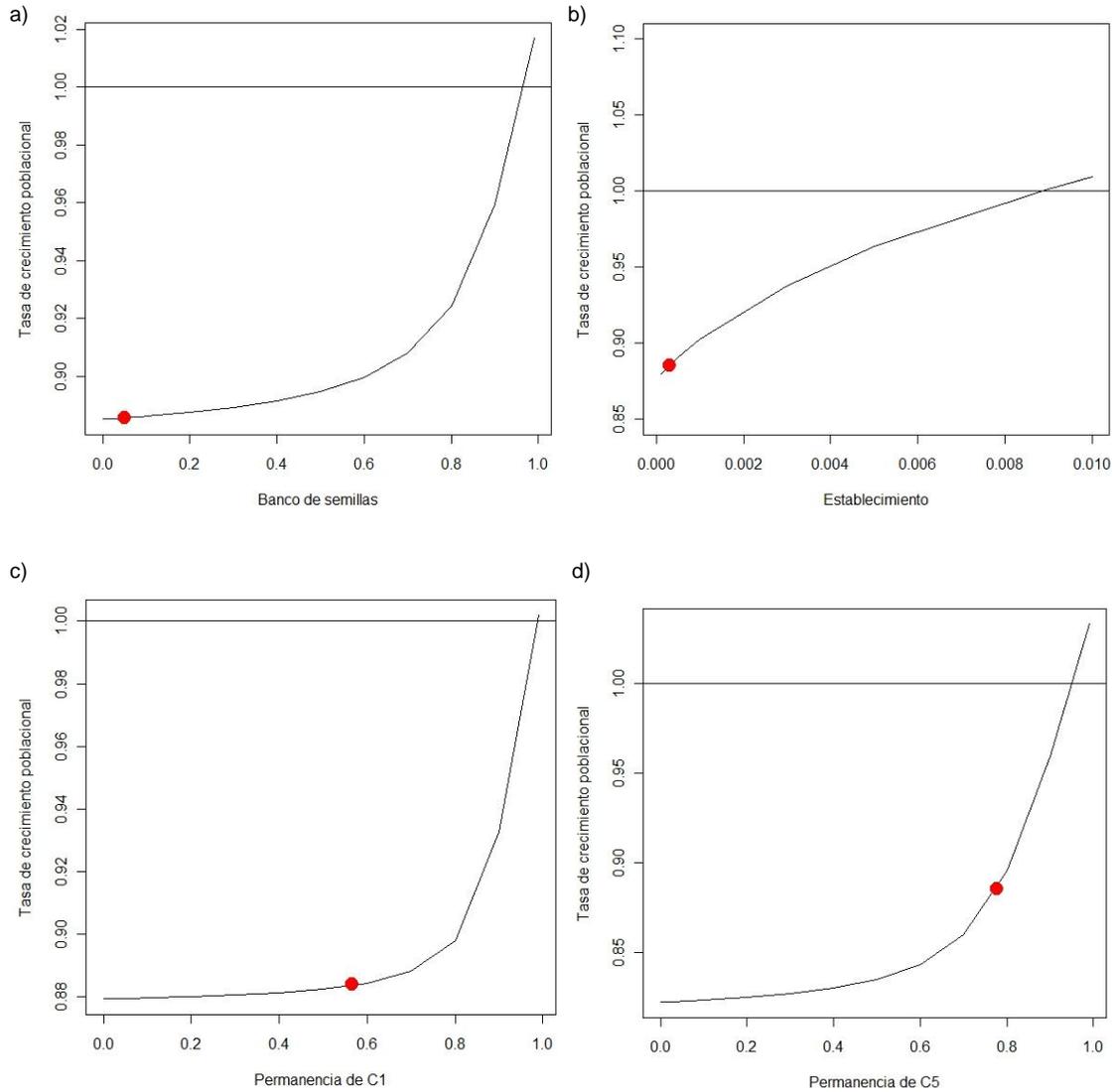


Figura 20. Simulación de cambios en la tasa de crecimiento poblacional (λ) al modificar en la matriz original de Pozas de Santa Ana el valor de las entradas: a) a_{11} , banco de semillas, b) a_{21} , transición de semilla a plántula, c) a_{22} , permanencia de la categoría 1, y d) a_{66} , permanencia de la categoría 5. El valor original de λ se indica con un círculo.

Al aumentar la probabilidad de establecimiento (transición de semilla a plántula) en Rioverde, el valor de λ aumenta de manera importante de tal manera que sólo se necesitaría que se establecieran 3 plántulas más, para que el valor de λ sea mayor que 1, mientras que en Pozas de Santa Ana sería necesario incrementar el establecimiento de 28 plántulas para que λ alcance un valor mayor que la unidad (Figuras 19b y 20b). Es claro que el establecimiento de plántulas es un proceso importante para la conservación de *A. myriostigma* en ambas poblaciones.

Al disminuir los valores de sobrevivencia de la categoría 1 se encontraron λ simuladas similares a las originales (Figuras 19c y 20 c). Esto quiere decir que el efecto del saqueo en estas categorías es poco importante comparado con un saqueo similar pero de individuos grandes de la categoría 5, en los que el efecto negativo sobre las tasas de crecimiento poblacional es mucho mayor (Figuras 19d y 20d). Por otro lado, hay un aumento mayor de λ simulando la protección de adultos de la categoría 5 que protegiendo a los de la categoría 1 en Pozas de Santa Ana. En Rioverde se obtuvo un aumento similar en λ simulando la protección de la categoría 1 ó de la 5.

Al realizar las simulaciones numéricas en las que modificamos los valores de fecundidad, no se observó cambio en la tasa de crecimiento poblacional, ya que el valor de λ obtenido en todas las simulaciones fue el mismo que el original. Esto implica que la fecundidad no tiene una contribución clave para el mantenimiento de la población. Al disminuir la fecundidad 50%, 20%, 10%, y aún cuando se propuso un escenario donde la producción de semillas se redujo a sólo el 1% de su valor original, el valor de la tasa de crecimiento poblacional siempre fue igual al obtenido en el análisis matricial para cada una de las poblaciones de estudio (Figura 21). En términos de manejo esto implica que la cosecha de semillas ya sea para conservación o como parte de la depredación natural o antropogénica no tendría un efecto importante sobre λ .

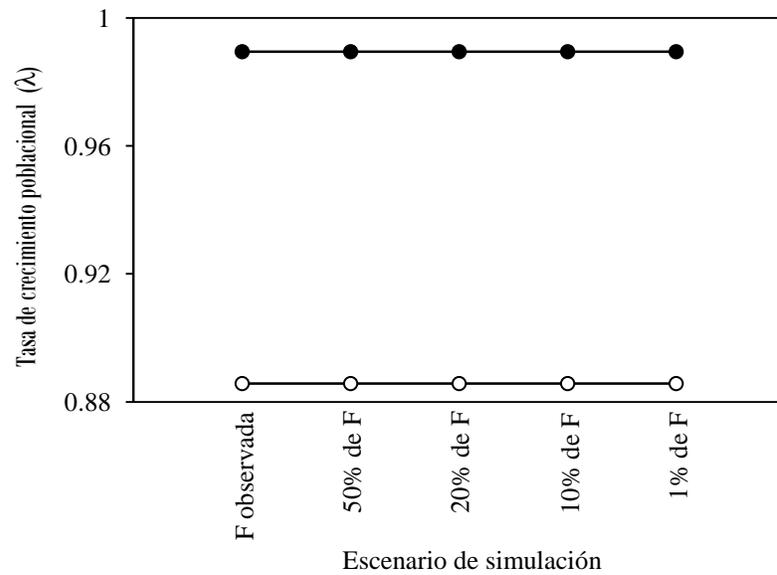


Figura 21. Simulación de cambios en la tasa de crecimiento poblacional (λ) al reducir en las matrices originales de Rioverde (círculos negros) y Pozas de Santa Ana (círculos blancos), San Luis Potosí, el valor de las entradas de fecundidad (F) al 50, 20, 10 y 1%.

V. Discusión

5.1. Distribución espacial potencial

A pesar de que la distribución general de *Astrophytum myriostigma* parece amplia por incluir Coahuila, Nuevo León, Tamaulipas, San Luis Potosí y Durango (Guzmán *et al.* 2003; Romero 2006; Sánchez-Salas *et al.* 2006), el análisis de la distribución potencial de la especie indica que el área más probable de distribución se encuentra en la porción sureste del desierto Chihuahuense, sobre la Sierra Madre Oriental, específicamente en una porción de San Luis Potosí, Tamaulipas y Nuevo León. Por lo tanto, de acuerdo con sus preferencias de hábitat, la probabilidad de encontrar a esta especie en Coahuila y Durango, es baja (0.31). De los datos consultados en el MEXU, la mayoría de los sitios de colecta se encuentran de San Luis Potosí y Tamaulipas y sólo un registro es de Coahuila y dos de Nuevo León. Al igual que para otras especies de cactáceas, la distribución real de esta especie es desconocida (Carrillo-Ángeles *et al.* 2005), por lo que es necesario llevar a cabo un estudio probabilístico más detallado con respecto a su distribución y de corroboración en campo, puesto que algunas de las localidades reportadas en el MEXU ya no existen actualmente. La distribución limitada de *A. myriostigma* sugiere que presenta una alta especificidad de hábitat, lo cual se considera como uno de los criterios de rareza de las especies vegetales (Rabinowitz 1981). Los suelos calcáreos (litosoles, poco desarrollados, originarios de rocas calizas) característicos de la Sierra Madre Oriental podrían ser un factor que restringe su distribución.

A. myriostigma ha sido objeto de colecta masiva desde hace varias décadas, por lo que sus poblaciones se han reducido considerablemente o han desaparecido. Ya desde 1977, Hájek menciona la baja frecuencia de individuos de *A. myriostigma* en Entronque El Huizache, San Luis Potosí, probablemente como resultado del saqueo de estas plantas en la región. Este autor señala además, que después de la Primera Guerra Mundial llegaron a Europa enormes cantidades de esta planta, estimados en un cuarto de millón los especímenes extraídos (Hájek 1977). Lamentablemente la colecta de estas

plantas continúa en la actualidad. En el mercado nacional e internacional todas las especies del género se comercializan, y tan sólo durante el periodo de 1996 a 2000 se decomisaron en México y Holanda 194 especímenes de *A. myriostigma* (Robbins 2003). En la Sierra “El Sarnoso”, Durango, las poblaciones que aún persisten de *A. myriostigma* están siendo saqueadas para su uso como plantas de ornato, y debido a la modificación de su hábitat, el cual está siendo severamente afectado por la extracción de materiales para la construcción, ha desaparecido una población entera de esta planta (Romero 2006; Sánchez-Salas *et al.* 2006). Durante el desarrollo de este estudio, nosotros también observamos saqueo de plantas en Pozas de Santa Ana, aunque no tan severo como los recién mencionados. En Rioverde no se observó saqueo, probablemente porque el sitio de estudio se encuentra alejado varios kilómetros de poblados aledaños y quizá es una localidad poco conocida.

5.2. Nodricismo

En una escala local, la distribución espacial de los individuos de una especie puede ser de tipo aleatorio, uniforme o agregada (Rabinovich 1978; Krebs 1989). El análisis de distribución espacial realizado en este estudio mostró que *Astrophytum myriostigma* se distribuye de manera agregada, es decir, que se le encuentra en pequeños grupos (de alrededor de 11 individuos) distanciados entre sí (de 2 a 16 m aproximadamente). Este patrón también se ha encontrado en otras cactáceas, como algunas especies del género *Mammillaria* (Valverde *et al.* 1999; Martínez *et al.* 2001; Flores-Martínez *et al.* 2002; Hernández-Oria *et al.* 2003; Golubov *et al.* 2010), del género *Ariocarpus* (Martínez-Ávalos *et al.* 1993; Mandujano *et al.* 2007), en *Ferocactus robustus* (Carrillo-Ángeles *et al.* 2005), en *Echinocactus platyacanthus* (Jiménez-Sierra *et al.* 2007), en *Lophophora williamsii* (García-Naranjo y Mandujano 2010), y en *Astrophytum ornatum* (Zepeda 2010).

En algunas cactáceas se ha propuesto que la distribución espacial está influida por factores tales como los requerimientos fisiológicos particulares de las especies, la heterogeneidad ambiental (temperatura, precipitación, topografía), la depredación y dispersión de frutos y semillas por hormigas, aves y roedores principalmente, y por la

vegetación, que en las zonas áridas forma parches, y el efecto de algunas plantas como nodrizas determinan la distribución de las plantas en torno a ellas (Gibson y Nobel 1986; Del Castillo 1988; Franco y Nobel 1989; León de la Luz y Domínguez, 1991; Martínez *et al.* 1993; Arriaga *et al.* 1993; Mandujano *et al.* 1998; Leirana-Alcocer y Parra-Tabla 1999; Golubov *et al.* 2000; Martínez *et al.* 2001; Hernández-Oria *et al.* 2003; Godínez-Álvarez *et al.* 2003).

En nuestro estudio, poco menos de la mitad de los individuos de cada población de *A. myriostigma* presentaron asociación con plantas nodriza. En la población de Rioverde, donde la vegetación cubre tres cuartas partes del área (74.8%), encontramos que *A. myriostigma* presentó asociación con *Hechtia* sp., y también con el espacio abierto, y que presenta una asociación negativa con *Fouquieria splendens*. En la población de Pozas de Santa Ana, donde la vegetación es más abierta (sólo cubre 39.3% del sitio), *A. myriostigma* se asoció con dos especies que fueron *Fouquieria splendens* y *Mimosa zygophylla* y aunque se encontró en espacio abierto, su abundancia en estos micrositos fue la esperada según su disponibilidad.

El nodricismo, entendido como el establecimiento no azaroso de los individuos de una especie bajo el dosel de otra planta perenne (Cody 1993), se ha encontrado en varias especies de cactáceas y parece ser más común en las columnares que en las globosas (Valverde *et al.* 1999). La asociación de las cactáceas con plantas nodriza puede deberse a la dispersión no azarosa de las semillas, ya sea por animales (León de la Luz y Domínguez, 1991; Godínez-Álvarez y Valiente-Banuet 1998; Escobar y Huerta, 1999; Rodríguez-Ortega y Ezcurra 2000), viento o agua (Hernández-Barrera 1992). También se debe a que bajo la copa de la nodriza se presentan condiciones más favorables para la germinación y el establecimiento, pues puede haber una mayor acumulación de nutrientes bajo su dosel (Franco y Nobel 1989; Martínez *et al.* 2001), una reducción de la probabilidad de depredación (McAuliffe 1984; Cody 1993; Suzán *et al.* 1994; Mandujano *et al.* 1998; Bravo *et al.* 2007) y un amortiguamiento de las condiciones ambientales extremas en términos de temperatura, luz y humedad (Valiente-Banuet y Ezcurra 1991; Cody 1993; Arriaga *et al.* 1993; Martínez-Ávalos *et*

al. 1993; Rocha 1995; Mandujano *et al.* 1998; Leirana-Alcocer y Parra-Tabla 1999; Mandujano *et al.* 2000; Ortega-Baes 2001; Mandujano *et al.* 2002; Reyes-olivas *et al.* 2002; Zúñiga *et al.* 2005; Bravo *et al.* 2007; Muro *et al.* 2009; García-Naranjo y Mandujano 2010). Se ha encontrado que las plantas de hojas perennes proporcionan un mejor ambiente para el establecimiento de algunas cactáceas al proveerles de sombra (Valiente-Banuet *et al.* 1991). Se observó que *A. myriostigma* crece con frecuencia en medio de las rosetas de *Hechtia* sp. y queda parcialmente cubierta por las hojas de esta planta, por lo que puede brindarle este tipo de protección. Sin embargo, *Fouquieria splendens* no parece brindarle una sombra suficiente para protegerla de la radiación solar debido a su escaso dosel y a que la mayor parte del año permanece sin hojas. Si bien en varias cactáceas se ha demostrado que la asociación con plantas nodriza resulta favorable para su establecimiento, en otras se han encontrado preferencias por microhábitats diferentes aún entre poblaciones. En una población de *Mammillaria carnea* en Tehuacán, Puebla, se observó que esta especie tiene una fuerte asociación con plantas nodriza (88% de los individuos; Rodríguez-Ortega y Ezcurra 2000), mientras que en Cuicatlán, Oaxaca, la misma especie no tiene una asociación clara con nodrizas, ya que se encontró la misma cantidad de individuos bajo el dosel de nodrizas que en espacios abiertos, y la talla de los individuos en las dos condiciones fue similar (Golubov *et al.* 2010).

En nuestro estudio también encontramos diferencias en la preferencia de microsítios por parte de *A. myriostigma* entre sitios y en comparación con lo que encontraron Muro *et al.* (2009) en otra población de esta especie, ubicada en la sierra El Sarnoso, Durango. En esta población el 100% de los individuos de *A. myriostigma* estuvieron asociadas con plantas o piedras y la fuerte asociación que presentó con *A. lechuguilla* se atribuyó a las condiciones de mayor humedad y protección contra la radiación provistas por la nodriza, así como a la protección contra la herbivoría y el daño físico (Muro *et al.* 2009). En nuestro estudio encontramos que la talla de los individuos que crecen en sitios abiertos es similar a la de los que crecen bajo la protección de una nodriza en los dos sitios de estudio. Además, no encontramos preferencias de los individuos por establecerse hacia alguna orientación específica

respecto de su planta nodriza. Las ventajas que podrían conferirle *Hechtia* sp., *Fouquieria splendens* y *Mimosa zygophylla* a los individuos de *A. myriostigma*, como son una mayor tasa de crecimiento, protección contra el ramoneo o contra la radiación solar, al ubicarse bajo cierta orientación que les permitiera tener una mayor sombra a lo largo del año, no son claras. Sin embargo, pueden ser otros factores los que determinan el establecimiento de los individuos de *A. myriostigma* bajo la copa de estas especies, tal vez no directamente relacionados con las condiciones generadas por la nodriza, sino con la conducta de los dispersores (Golubov *et al.* 2010). En este caso los dispersores podrían ser las hormigas, pues observamos a estos organismos transportando semillas de *A. myriostigma*.

Otras especies de cactáceas que pueden desarrollarse sin la necesidad de una nodriza son *Stenocactus dichroacanthus* var. *violaciflorus* (Huerta y Escobar 1998); *Mammillaria pectinifera* (Rodríguez-Ortega y Ezcurra 2000), y *M. huitzilopochtli* (Flores-Martínez y Manzanero 2005). En esta última especie, la mayor frecuencia de individuos en sitios abiertos se atribuyó a la topografía del sitio donde se desarrolla, ya que la pendiente pronunciada que los caracteriza brinda sombra a las plantas a determinadas horas del día.

Es posible que la asociación nodriza-cactus sea resultado de un balance de costos y beneficios para la especie protegida a lo largo de su ciclo de vida (Mandujano *et al.* 2002; Golubov *et al.* 2010). En nuestro estudio la asociación de *A. myriostigma* con plantas nodriza no fue forzosa, aunque tal asociación podría haber ocurrido en otra fase del ciclo de vida (e.g. establecimiento) como ocurre en otras especies (Valiente-Banuet y Ezcurra 1991; Valiente-Banuet *et al.* 1991; Cody 1993), y que esta asociación se perdiera por las características estructurales de la nodriza o su permanencia (Steenbergh y Lowe 1969; Mandujano *et al.* 2002; Zúñiga *et al.* 2005).

5.3. Densidad y perturbación del hábitat

Las densidades de las diferentes especies de cactáceas pueden ser muy variadas (Godínez-Álvarez *et al.* 2003). Se han encontrado densidades poblacionales desde

0.0002 individuos/m² para *Coryphantha cornifera* (Golubov *et al.* 2000) hasta 1.13 individuos/m² para *Echinocereus pulchellus* var. *pulchellus* (Navarro y Flores 2002).

Las densidades poblacionales de *Astrophytum myriostigma* fueron bajas, oscilaron entre 0.0038 y 0.0573 plantas/m², comparadas con otras especies del mismo género como *A. ornatum* cuya densidad es de 0.22 individuos/m² (Zepeda 2010), y de *A. asterias* que tiene una densidad de 0.1625 a 0.2825 individuos/m² (Martínez-Ávalos 2007). En Pozas de Santa Ana se registró la densidad más baja, pues aun cuando la especie ocupa una mayor área en esta población, el número total de individuos en esa área fue bajo; además, fue el sitio con el mayor índice de disturbio. La población de Rioverde tuvo una densidad intermedia y mostró el menor índice de disturbio, y Chihue fue la población con la mayor densidad poblacional y un índice de disturbio intermedio. Las actividades humanas son las que tienen un mayor efecto sobre la población de Pozas de Santa Ana. La cercanía que tiene este sitio con poblados se relaciona con el saqueo de especímenes observado, pues es común el tránsito de la gente por el sitio de estudio. Otros estudios coinciden con el nuestro en que las densidades más bajas se encuentran en los ambientes más perturbados y las mayores densidades se presentan en ambientes con índices moderados de disturbio (Martorell y Peters 2005; Martorell y Peters 2009; Valverde *et al.* 2009).

La baja densidad encontrada en Pozas de Santa Ana que es el sitio con el mayor índice de disturbio, sugiere que *A. myriostigma* no tolera las presiones impuestas por la perturbación del ambiente, contrario a lo que sucede con las cactáceas “ruderales”, que muestran mayores densidades de individuos en sitios con perturbación moderada a alta (Martorell y Peters 2009). En Rioverde y Chihue el disturbio fue moderado. La diferencia de densidades entre estas dos últimas poblaciones podría estar relacionado con diferencias en la tasa de mortalidad o de establecimiento pues en Chihue la mayor parte de la población estuvo conformada por individuos pequeños (menores a 5 cm de altura), lo cual sugiere que ha habido eventos relativamente recientes de reclutamiento que han contribuido al tamaño poblacional observado. Además, Chihue es el sitio con una mayor precipitación media anual (654.8 mm) en comparación con los otros sitios,

lo que también pudo influir en un mayor reclutamiento, como sucede en *Neobuxbaumia mezcalaensis* (Ruedas *et al.* 2006).

5.4. Demografía

A pesar de que las estructuras poblacionales de *Astrophytum myriostigma* observadas en el campo en los tres sitios de estudio mostraron diferencias entre ellas, todas tuvieron una baja proporción de individuos en las categorías de mayor y menor tamaño. La baja frecuencia de individuos en la primera categoría sugiere que no ha ocurrido reclutamiento en algunos años, como se ha encontrado en otras cactáceas (Mandujano *et al.* 2001; Contreras y Valverde 2002; Navarro y Flores 2002; Carrillo-Ángeles 2006), a pesar de que casi la mitad de los individuos de las poblaciones estudiadas de *A. myriostigma* fueron reproductivos (43.55%). En algunos estudios se mencionan diversos factores que explican las diferentes estructuras poblacionales, como son la producción de semillas, las tasas de germinación, el banco de semillas, el crecimiento clonal, la supervivencia, la fecundidad y la densidad poblacional (Mandujano *et al.* 2001; Martínez-Ávalos 2007). A pesar de que las estructuras poblacionales observadas en Rioverde y Pozas de Santa Ana no difirieron significativamente entre ellas, la tasa de crecimiento poblacional obtenida del análisis matricial resultó menor en Pozas de Santa Ana que en Río Verde. Esto probablemente se debe a que la población de Pozas de Santa Ana presenta un mayor índice de disturbio antropogénico, como lo confirma también el saqueo de plantas observado, principalmente de individuos adultos, que son los que tienen una mayor probabilidad de supervivencia. Esta población, además, es la más pequeña de las tres, por lo que la extracción de un individuo adulto podría tener una mayor repercusión sobre la dinámica poblacional, en este caso, al disminuir de manera más notable la probabilidad de supervivencia.

Del análisis matricial se obtuvo que la estructura poblacional observada fue diferente de la estructura estable de tamaños en las dos poblaciones de estudio, como se ha encontrado en otros estudios demográficos (Contreras y Valverde 2002; Esparza-Olguín *et al.* 2002; Jiménez-Lobato y Valverde 2006; Valverde y Zavala-Hurtado 2006; López y Navarro 2009; Flores-Martínez *et al.* 2010). Esto quiere decir que las

poblaciones de *A. myriostigma* no han alcanzado una estructura estable ni una tasa constante de crecimiento poblacional. Cuando esto sucede, la λ nos indica lo que sucedería con la población de mantenerse constantes las condiciones actuales (Caswell 2001). En Rioverde y en Pozas de Santa Ana la estructura estable de tamaños se caracteriza por una alta proporción de individuos en la última categoría de tamaño y una baja frecuencia de individuos en las primeras categorías, lo que resulta de una alta supervivencia de individuos en la última categoría, pero un bajo reclutamiento. Es probable que el disturbio antropogénico y la extracción de individuos no permitan la estabilidad de las poblaciones al disminuir la supervivencia de *A. myriostigma*, como se ha encontrado en otros trabajos (Martínez 1997; Valverde y Zavala-Hurtado 2006).

En las dos poblaciones estudiadas se encontró que a partir de los 3 cm de altura, esto es, a partir de la categoría 2, las plantas de *A. myriostigma* comienzan a producir frutos. También se observó que las plantas florecen y fructifican a lo largo de todo el año. Sin embargo, es necesario realizar un estudio detallado respecto a los picos de floración y fructificación, ya que aún se desconoce este aspecto de la biología de la especie. A pesar de que se encontraron varios frutos maduros a lo largo del periodo de estudio, generalmente estaban abiertos, ya que son dehiscentes, y con frecuencia se encontraron hormigas llevándose las semillas. En algunos casos también se encontraron frutos inmaduros con hormigas cosechando las semillas. La variación encontrada en el número de semillas por fruto no estuvo relacionada con el tamaño de las plantas, sin embargo, la cantidad de frutos que producen sí se relaciona con su tamaño. Es probable que la acción de los polinizadores no sea del todo exitosa, que se tenga problemas de autoincompatibilidad o depresión por endogamia y por ello exista tanta variación en el número de semillas por fruto. No obstante, debido a una mayor producción de frutos en las categorías de mayor tamaño, y a que hubo más individuos reproductivos en estas categorías, los individuos adultos fueron los que realizaron una mayor contribución a la categoría de semillas, por lo que resulta importante para la conservación de esta especie protegerlos, con el fin de aumentar la probabilidad de reclutamiento de individuos en la población. El aumento de la fecundidad conforme aumenta el tamaño de los individuos, ocurre comúnmente en otras plantas como *Silene acaulis* (Caryophyllaceae; Morris y

Doak 1998), *Sedum oxypetalum* (Crasulaceae; Martínez 1997), *Bursera glabrifolia* (Burseraceae; Hernández-Apolinar *et al.* 2006) y *Acacia bilimekii* (Leguminosae; Jiménez-Lobato y Valverde 2006), y en otras cactáceas como *Stenocereus eruca* (Clark-Tapia *et al.* 2005), *Opuntia rastrera* (Mandujano *et al.* 2001), *Neobuxbaumia macrocephala* (Godínez-Álvarez y Valiente-Banuet 2004), *N. tetetzo* y *N. mezcalaensis* (Esparza-Olguín *et al.* 2005), *Stenocactus crispatus* (López y Navarro 2009), *Mammillaria crucígera* (Contreras y Valverde 2002), y *M. pectinifera* (Valverde y Zavala-Hurtado 2006).

Las semillas de *A. myriostigma* germinaron entre 3 y 7 días después de la siembra, en condiciones controladas. Se ha encontrado que las semillas son fotoblásticas positivas (Beristain 1997) y pierden viabilidad conforme pasa el tiempo, ya que en semillas recién colectadas se alcanzan porcentajes totales de germinación de 90% y disminuyen a 74% aproximadamente en semillas de 4 años de edad (Camacho 1995; Beristain 1997; Sánchez-Salas *et al.* 2006). Esto sugiere que *A. myriostigma* podría formar un banco de semillas que poco a poco se va perdiendo porque las semillas pierden viabilidad. Sin embargo, el potencial que tienen las semillas para germinar y la velocidad con que lo hacen, puede aprovecharse como estrategia de manejo en el corto plazo.

En Rioverde la probabilidad de crecimiento de las plantas fue mayor que en Pozas de Santa Ana, e incluso, todas las categorías mostraron saltos de categoría aunque fueron mínimos (menores al 5%). Asimismo, en Rioverde hubo menor probabilidad de regresión hacia tamaños inferiores, ya sea por pérdida de biomasa (algunas plantas presentaron costillas mordidas) o por pérdida de agua, con excepción de la categoría 2, y la mortalidad de las categorías 2 a 5 fue baja (<5%) con respecto a la registrada en Pozas de Santa Ana (6.6-14.2%). La mortalidad en este sitio aumentó por la colecta de individuos, sobre todo de las categorías 1 y 5. La colecta fue el factor principal de pérdida de individuos en Pozas de Santa Ana y es probable que la perturbación del hábitat influya de manera negativa sobre el crecimiento de los individuos (ya que las probabilidades de transición fueron bajas) y que éstos tengan una

mayor tendencia a permanecer en su misma categoría, sobre todo la categoría 1 en la que se registró la mayor permanencia (65%).

Los resultados de este estudio mostraron tasas de crecimiento poblacional por debajo de la unidad en las dos poblaciones de estudio ($\lambda = 0.9894$ en Rioverde y $\lambda = 0.8857$ en Pozas de Santa Ana), lo cual sugiere que, de mantenerse las condiciones actuales, la población de Rioverde decrecerá a una tasa de 1.06% por año, mientras que en Pozas de Santa Ana el decremento será de 11.43% anual. No obstante, de acuerdo con los intervalos de confianza encontramos que la tasa de crecimiento poblacional de Rioverde se acerca al equilibrio numérico, mientras que Pozas de Santa Ana continúa por debajo de la unidad ($\lambda = 0.9747-1.0140$ en Rioverde; $\lambda = 0.8702-0.9418$ en Pozas de Santa Ana), lo que corrobora que esta población tiende a decrecer a lo largo del tiempo. La tasa de crecimiento poblacional obtenida, nos indica un decremento importante en la población de Pozas de Santa Ana, probablemente relacionado con un mayor índice de disturbio y un saqueo de individuos llevan a un alto riesgo de extinción de la población de *Astrophytum myriostigma* en este sitio.

El análisis de elasticidad mostró que conforme el tamaño de los individuos incrementa, éstos contribuyen en mayor proporción a la tasa de crecimiento poblacional, de tal manera que la categoría 5 es la que tiene mayor peso en el mantenimiento de la dinámica de la población (contribución de 51.2% en Rioverde y de 43.2% en Pozas de Santa Ana). Como sucede en otras cactáceas y plantas perennes en general, si se analiza la contribución por proceso demográfico, es la permanencia de los individuos en su misma categoría (L) la que tiene una mayor contribución a la tasa de crecimiento poblacional, mientras que la fecundidad (F) es el proceso demográfico que tiene los valores más bajos de elasticidad (Rosas y Mandujano 2002; Godínez-Álvarez *et al.* 2003; López y Navarro 2009; Zepeda 2010). La ubicación de *A. myriostigma* en el triángulo demográfico sugiere que tiene un comportamiento similar al de las hierbas iteróparas en las que la tasa de crecimiento poblacional depende grandemente de la supervivencia de los individuos y con valores bajos de elasticidad en la fecundidad

(Silvertown *et al.* 1993b). Este comportamiento también lo presentan otras cactáceas con diferentes formas de vida (Mandujano *et al.* 2001; Ortega-Báes 2001; Contreras y Valverde 2002; Esparza-Olguín *et al.* 2002; Godínez-Álvarez *et al.* 2003; Mandujano *et al.* 2007). En las zonas áridas, por ser el agua un recurso limitante, estas especies asignan más recursos hacia la supervivencia, y pueden considerarse como tolerantes al estrés, de acuerdo con el modelo CSR del triángulo de Grime (Silvertown *et al.* 1992).

Los experimentos de respuesta de tabla de vida (ERTV) mostraron en la población de Rioverde, que todas las categorías, excepto la 2, tienen una contribución positiva a la tasa de crecimiento poblacional, mientras que en Pozas de Santa Ana, la única categoría que contribuye de manera positiva a la tasa de crecimiento poblacional es la categoría 2. Por lo que para mantener una tasa de crecimiento poblacional en equilibrio, la mayor parte de la población de Rioverde tuvo una contribución positiva a λ . La sola contribución de una de las categorías no fue suficiente para que se mantenga la población en el largo plazo, como se observó en Pozas de Santa Ana. Esto concuerda con lo encontrado para *Mammillaria huitzilopochtli*, que tuvo tasas de crecimiento poblacional por debajo de la unidad en diferentes ambientes (conservados y perturbados) y años. Se encontró que en los sitios perturbados, todas las clases de tamaño, con excepción de una de las categorías de mayor tamaño (categoría 4), tuvieron contribuciones negativas a la tasa de crecimiento poblacional, mientras que en los ambientes conservados, las contribuciones de las diferentes categorías a λ fueron positivas con excepción de la categoría 4 (Flores-Martínez *et al.* 2010).

Por proceso demográfico, el ERTV mostró que Rioverde tuvo las mayores contribuciones positivas a λ dadas por el crecimiento (todas las categorías mostraron saltos de categoría) y la permanencia, mientras que en Pozas de Santa Ana sólo la retrogresión de los individuos hacia categorías menores tuvo una contribución positiva a λ . Es probable que el disturbio antropogénico ha afectado de manera diferente a los procesos demográficos, de tal manera que en el sitio menos perturbado las plantas fueron capaces de transitar hacia otras categorías e incluso mostrar saltos de categoría y su permanencia fue mayor, en tanto que en el sitio más perturbado la retrogresión, fue

el único proceso demográfico que tuvo un efecto positivo en λ , mientras que el crecimiento afectó de manera negativa a la tasa de crecimiento poblacional.

En algunos estudios con cactáceas se ha encontrado que el establecimiento es uno de los principales cuellos de botella en la dinámica poblacional (Valiente-Banuet y Ezcurra 1991; Mandujano *et al.* 2001; Mandujano *et al.* 2007; Flores-Martínez *et al.* 2010). En las simulaciones numéricas el proceso con el mayor impacto fue el establecimiento, seguido del banco de semillas, la permanencia y por último la fecundidad. Las simulaciones numéricas mostraron que con un pequeño aumento en la probabilidad de establecimiento se obtienen valores de λ cerca de la unidad para ambos sitios de estudio. La reintroducción de plántulas en las poblaciones sería una manera efectiva para el crecimiento de la población en el largo plazo, como también ha sido sugerido en otras cactáceas (Esparza-Olguín *et al.* 2002; Valverde y Zavala-Hurtado 2006; Flores-Martínez *et al.* 2010) y en otras especies de plantas (Hernández-Apolinar 1992).

En las zonas áridas, la variación espacial y temporal de las condiciones climáticas genera una heterogeneidad ambiental (Arriaga *et al.* 1993; Castellanos *et al.* 1999; Mandujano *et al.* 2001). Esta heterogeneidad ambiental ejerce una presión de selección sobre los organismos que han desarrollado diferentes estrategias para contender con esta variación. Entre ellas está la formación de bancos de semillas que distribuyen el riesgo de no encontrar condiciones favorables para la germinación en el corto plazo. Se ha encontrado que los principales depredadores de semillas en cactáceas son las aves, las hormigas y los roedores (del Castillo 1988; Valiente-Banuet y Ezcurra 1991; Martínez-Ávalos *et al.* 1993; Bowers 2000) y que esta depredación afecta de manera importante la densidad de semillas y su distribución espacial. No obstante, algunas de las semillas que persisten en el suelo son capaces de escapar a los depredadores y a los patógenos y el banco de semillas que se forma amortigua grandemente los efectos de la depredación (Bowers 2000). Las simulaciones del banco de semillas nos sugieren que aún aumentos importantes en la probabilidad de semillas

que se encuentran en el suelo, tienen un efecto mínimo sobre λ por lo que el banco de semillas es una estrategia de conservación a largo plazo.

Encontramos una colecta ilegal de plantas dirigida a plantas de talla pequeña (categoría 1) y a individuos grandes (categoría 5). La simulación de una protección de los adultos más grandes mejoró el valor de λ siempre y cuando se disminuye la mortalidad por factores externos como el ganado caprino y la colecta ilegal en casi el 100%, una estrategia poco factible para estas poblaciones y para muchas cactáceas. Por último, la cosecha de semillas de *A. myriostigma* para ambas poblaciones no parece tener un efecto importante en términos poblacionales y podría pensarse en un manejo de las poblaciones vía semilla. Sin embargo tenemos que considerar que la extracción de semillas y la selección artificial puede disminuir la variación genética de las poblaciones o al menos alterarla si se emplean métodos de reintroducción.

5.5. Implicaciones para la conservación

Los análisis prospectivos, retrospectivos y las simulaciones numéricas, nos muestran aspectos diferentes sobre la contribución de los parámetros demográficos a la dinámica poblacional, ya sea a) considerando lo que ha sucedido en las poblaciones, con base en la información recabada (análisis retrospectivos), b) considerando cómo sería el comportamiento de las poblaciones si se mantuvieran las condiciones actuales a lo largo del tiempo (análisis prospectivos), y c) analizando cómo cambiaría este comportamiento al modificarse la matriz original (simulaciones numéricas) pensando en diferentes condiciones ambientales, ecológicas y antropogénicas a las que pueden enfrentarse las poblaciones. Estos diferentes tipos de análisis son complementarios, y nos permiten detectar los aspectos del ciclo de vida sobre los que debemos dedicar especial cuidado para la conservación de las especies.

Astrophytum myriostigma es una cactácea amenazada, según la Norma Oficial Mexicana (NOM-059-ECOL-2010). Esta especie ha sido objeto de colecta masiva durante décadas y en la actualidad algunas de sus poblaciones no sólo se enfrentan a la colecta de individuos, sino que además su hábitat está siendo perturbado por diversas

fuentes de disturbio. Nuestro estudio muestra que las poblaciones de *A. myriostigma* pueden estar decreciendo a lo largo del tiempo, sobre todo la población de Pozas de Santa Ana.

Una forma de lograr que la especie tenga oportunidad de mantenerse en el largo plazo sería cosechar frutos del campo y cultivar las plantas en condiciones controladas (*ex situ*), para posteriormente reintroducirlas a su hábitat, ya que como se discutió, el banco de semillas no tiene un efecto importante sobre λ . Con la reproducción por semilla aseguramos la diversidad genética de las poblaciones, y al provenir las semillas del mismo sitio evitamos introducir posibles variedades de *A. myriostigma*, pues se han encontrado plantas con características particulares de acuerdo con la zona donde se desarrollan. Recordemos que se distinguen tres variantes geográficas, que son *A. myriostigma* subsp. *tulense* K. Kayser, que se encuentran en el noreste de su área de distribución, *A. myriostigma* subsp. *potosinum* (H. Moller) Kanfer, del sureste, y *A. myriostigma* var. *columnare* (K. Schum) Fric, que se encuentran entre estas dos áreas (Salvador Arias com. pers.).

Además, propagar a la especie en invernadero para su venta como planta de ornato también puede resultar benéfico, ya que esto puede disminuir la extracción de individuos de su hábitat natural. Debido a que los experimentos de germinación en laboratorio indicaron que la velocidad y el porcentaje final de germinación de *A. myriostigma* son altos, y que las semillas no necesitan tratamientos pregerminativos, la propuesta de obtener plántulas *ex situ* resulta económica y fácil de aplicar.

Asimismo sería importante implementar un programa de educación ambiental dirigido a los habitantes del lugar, con el fin de crear conciencia acerca de la conservación de las especies y cuidado de nuestro patrimonio biológico. Finalmente, una forma sustentable de aprovechamiento de los recursos por parte de los habitantes del lugar podría ser la creación de invernaderos donde se cultiven plantas de *A. myriostigma* para su venta con el fin de evitar la colecta y venta clandestinas.

6. Conclusiones

La distribución potencial de *A. myriostigma* es limitada, principalmente se distribuye en los estados de San Luis Potosí y Tamaulipas por lo que parece presentar especificidad de hábitat, que es una de las formas de rareza.

Astrophytum myriostigma mostró asociación con *Hechtia* sp. en Rioverde y con *Fouquieria splendens* y *Mimosa zigophylla* en Pozas de Santa Ana, aunque su asociación con plantas nodriza no es forzosa y la asociación no parece tener un beneficio claro.

Astrophytum myriostigma mostró una tasa de crecimiento poblacional (λ) cercana al equilibrio numérico en la población de Rioverde. Sin embargo, en la población de Pozas de Santa Ana presentó una λ menor a la unidad y el mayor disturbio antropogénico crónico, por lo que de permanecer constantes las condiciones actuales esta población tiende a la extinción en el corto plazo. Por lo tanto, es primordial reducir el disturbio.

La permanencia de los individuos fue el proceso demográfico que más contribuyó a λ en ambos sitios.

Los experimentos de respuesta de tabla de vida (ERTV) mostraron que el crecimiento en Rioverde y la permanencia (retrogresión de los individuos) en Pozas de Santa Ana contribuyeron positivamente a la variabilidad de la λ observada, mientras que la permanencia (retrogresión de los individuos) en Rioverde y el crecimiento en Pozas de Santa Ana contribuyeron a una disminución en λ .

Al simular la introducción de plántulas se obtuvo un incremento importante en λ en los dos sitios.

Debido a que el establecimiento de las plántulas es la etapa que limita el crecimiento poblacional de *Astrophytum myriostigma*, propongo la cosecha de semillas de las mismas poblaciones y su reintroducción como plántulas, como la principal estrategia de conservación dando prioridad a la población de Pozas de Santa Ana e implementando el mismo plan en Rioverde como medida para asegurar el mantenimiento de esta población.

Literatura citada

Alanís F., G.J. y C.G. Velazco M. 2008. Importancia de las cactáceas como recurso natural en el Noreste de México. *Ciencia UANL 11*: 5-11.

Álvarez-Buylla, E. R. y M. Slatkin. 1994. Finding confidence limits on population growth rates: three real examples revised. *Ecology 75*: 255-260.

Álvarez A., M. G. y C. Montaña. 1997. Germinación y supervivencia de cinco especies de cactáceas del Valle de Tehuacán: implicaciones para su conservación. *Acta Botánica Mexicana 40*: 43-58.

Arias M., S. 1993. Cactáceas: conservación y diversidad en México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural 44*: 109-115.

Arias M., S. 1997. Distribución general. En: CONABIO, SEMARNAP, UNAM Y CUCC. *Suculentas Mexicanas Cactáceas*. CVS Publicaciones. México. 17-25.

Arias, S., U. Guzmán, M.C. Mandujano, M. Galván S. 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*:100-125.

Arredondo G., A. y Camacho M. F. 1995. Germinación de *Astrophytum myriostigma* (Lemaire) en relación con la procedencia de las semillas y la temperatura de incubación. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas 40*:34-38.

Arriaga, L., Y. Maya, S. Díaz y J. Cancino. 1993. Association between cacti and nurse perennials in a heterogeneous tropical dry forest in northwestern Mexico. *Journal of Vegetation Science 4*: 349-356.

Beristain M., S. R. 1997. Germinación de *Astrophytum myriostigma* Lemaire en relación con la disponibilidad de luz, lugar de procedencia y reguladores de crecimiento. Tesis profesional. Facultad de Ciencias. UNAM. México. D.F. 78 pp.

Begon, M., J. L. Harper y C. R. Townsend. 1990. *Ecology: individuals, populations and communities*. 2ª edición. Blackwell Scientific Publications. Oxford. 945 pp.

Bowers, J. E. 1997. Demographic patterns of *Ferocactus cylindraceus* in relation to substrate age and grazing history. *Plant Ecology* 133: 37-48.

Bowers, J.E. 2000. Does *Ferocactus wislizeni* (Cactaceae) have a between-year seed bank? *Journal of Arid Environments* 45: 197-205.

Bravo-Hollis, H. 1978. *Las Cactáceas de México*. Vol. II. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F. 743 pp.

Bravo-Hollis, H. y Sánchez-Mejorada, H. 1989. *Las Cactáceas de México*. Vol. III. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.

Bravo-Hollis, H. y L. Scheinvar. 1995. *El interesante mundo de las cactáceas*. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología y Fondo de Cultura Económica. México, D. F. 233 pp.

Bravo M., M., A. Espinosa C., I. Castellanos V. y Z. Cano S. 2007. Tamaño de *Neobuxbaumia tetetzo* y longitud de sus espinas apicales en un gradiente de luz bajo *Mimosa luisana*, un arbusto nodriza. *Acta botánica Mexicana* 79: 69-80.

Carrillo-Ángeles, I.G., J. Golubov, M. Rojas-Aréchiga y M.C. Mandujano. 2005. Distribución y estatus de conservación de *Ferocactus robustus* (Pfeiff.) Britton & Rose. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 50:36–55.

Carrillo-Ángeles, I.G. 2006. Distribución espacial de clones de *Ferocactus robustus*: consecuencias sobre la reproducción sexual. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología. UNAM. México, D.F. 71 pp.

Caswell, H. 2000. Prospective and retrospective perturbation analyses: their roles in conservation biology. *Ecology* 8: 619-627.

Caswell, H. 2001. *Matrix population models: construction, analysis, and interpretation*. Sinauer Associates, Inc. Sunderland Massachusetts. 722 pp.

CITES 2011. Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres. Apéndices I, II y III de la CITES. <http://www.cites.org/esp/app/index.shtml>

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, Mexico. *Biological Conservation* 124: 123-132.

Cody. M.L. 1993. Do cholla cacti (*Opuntia* spp., subgenus *Cylindropuntia*) use or need nurse plants in the Mojave Desert? *Journal of Arid Environments* 24: 139-154.

CONABIO 2008. Capital natural de México. Vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.

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.

-
- Del Castillo, R.F. 1988. Fenología y remoción de semillas en *Ferocactus histrix*. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 33: 5-14.
- 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(5): 1427-1431.
- De Kroon, H., J. van Groenendael y J. Ehrlén. 2000. Elasticities: a review of methods and model limitations. *Ecology* 81: 607-618.
- Easterling, M. R., S. P. Ellner y P. M. Dixon. 2000. Size-specific sensitivity: applying a new structured population model. *Ecology* 81: 694-708.
- Ehrlén, J. y J. van Groenendael. 1998. Direct perturbation analysis for better conservation. *Conservation Biology* 12: 470-474.
- Enright, N. J., M. Franco y J. Silvertown. 1995. Comparing plant life histories using elasticity analysis: the importance of life span and the number of life-cycle stages. *Oecologia* 104: 79-84.
- Eriksson, O. 1994. Stochastic population dynamics of clonal plants: Numerical experiments with ramet and genet models. *Ecological Research* 9: 257-268.
- Escobar S., V. E. y F. M. Huerta M. 1999. Relaciones ecológicas de *Ferocactus histrix* (DC.) Lindsay en los Llanos de Ojuelos, Jalisco-Zacatecas. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 44(2): 40-48.
- 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: 249-359.

Esparza-Olguín, L., T. Valverde y M.C. Mandujano. 2005. Comparative demographic analysis of three *Neobuxbaumia* species (Cactaceae) with differing degree of rarity. *Population Ecology* 47: 229-245.

Everitt, B.S. 1977. *The analysis of contingency tables*. Chapman and Hall. London.

Ezcurra, E. 1990. ¿Por qué hay tantas especies raras? La riqueza y rareza biológicas en las comunidades naturales. *Ciencias*, número especial 4: 82-88.

Flores-Martínez, A., G.I. Manzanero M., G.C. Martínez H. y G. S. Pacheco V. 2002. Aspectos sobre la ecología y reproducción de *Mammillaria kraehenbuehlii* (Krainz) Krainz en la Mixteca de Oaxaca, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 47: 57-68.

Flores-Martínez, A. y G.I. Manzanero M. 2005. Método de evaluación de riesgo de extinción de *Mammillaria huitzilopochtli* DR Hunt. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 50: 15-26.

Flores-Martínez, A., G.I. Manzanero M., J. Golubov, C. Montaña y M.C. Mandujano. 2010. Demography of an endangered endemic rupicolous cactus. *Plant Ecology* 210: 53-66.

Franco, A.C. y P.S. Nobel. 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology* 77: 870-886.

Franco, M. 1990. Ecología de poblaciones. *Ciencias*, número especial 4: 4-9.

García-Naranjo O. H., A. y Mandujano M.C. 2010. Patrón de distribución espacial y nodricismo del peyote (*Lophophora williamsii*) en Cuatrociénegas, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 55: 36-55.

Gibson, A.C. y P.S. Nobel. 1986. *The cactus primer*. Harvard University Press. USA. 286 pp.

Godínez-Álvarez, H. y A. Valiente-Banuet. 1998. Germination and early seedling growth of Tehuacan Valley cacti species: the role of soils and seed ingestion by dispersers on seedling growth. *Journal of Arid Environments* 39: 21-31.

Godínez-Álvarez, H., T. Valverde y P. Ortega-Baes. 2003. Demographic Trends in the Cactaceae. *The Botanical Review* 69 (2): 173-203.

Godínez-Álvarez, H. y A. Valiente-Banuet. 2004. Demography of the columnar cactus *Neobuxbaumia macrocephala*: a comparative approach using population projection matrices. *Plant Ecology* 174: 109-118.

Godínez-Álvarez, H., M. Jiménez, M. Mendoza, F. Pérez, P Roldán, L. Ríos-Casanova y R. Lira. 2008. Densidad, estructura poblacional, reproducción y supervivencia de cuatro especies de plantas útiles en el Valle de Tehuacán, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 79: 393- 403.

Golubov, J., M.C. Mandujano y C. Montaña. 2000. Cactáceas asociadas a pastizales de *Hilaria mutica* (Buckl.) Benth. en la Reserva de la Biosfera de Mapimí, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 45: 84-89.

Golubov, J., P.A. Martínez-Valenzuela, E.J. Durán C. e Y. Martínez C. 2010. Distribución espacial y nodricismo en *Mammillaria carnea* en el municipio de Valerio Trujano, Cuicatlán, Oaxaca. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 55: 56-64.

Gotelli, N. J. 1998. *A primer of ecology*. 2ª edición. Sinauer Associates, Inc. Sunderland Massachusetts. 236 pp.

Guzmán, U., S. Arias y P. Dávila. 2003. *Catálogo de Cactáceas Mexicanas*. UNAM. CONABIO. México. 315 pp.

Hájek, F. 1977. Observaciones sobre *Astrophytum ornatum* y *Astrophytum myriostigma* y sus variedades. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 22: 88-92.

Hernández-Apolinar, M. 1992. Dinámica poblacional de *Laelia speciosa* (Orchidaceae). Tesis profesional. Facultad de Ciencias. UNAM. 138 pp.

Hernández-Apolinar, M., T. Valverde y S. Purata. 2006. Demography of *Bursera glabrifolia*, a tropical tree used for folk woodcrafting in Southern Mexico: An evaluation of its management plan. *Forest Ecology and Management* 223: 139-151.

Hernández-Barrera, J. T. 1992. Aspectos biológicos de *Ariocarpus agavoides* (Castañeda) Anderson. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 37 (2): 40-45.

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

Hernández B., T. 1998. Nota referente al estado de conservación de *Pelecyphora strobiliformis* (Werdermann) Fric et Scheelle. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 43 (2): 36-39.

Hernández-Oria, J.G., R. Chávez M., G. Galindo S., M.M. Hernández M., G. Lagunas S., R. Martínez R., T. Mendoza A., J.L. Sánchez H. y E. Sánchez M. 2003. Evaluación de aspectos ecológicos de una nueva población de *Mammillaria mathildae* Kraehenbuehl & Krainz en Querétaro. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 48: 100-110.

Hernández-Oria, J.G., R. J. Chávez M. y E. Sánchez-M. 2006. Estado de conservación de *Echinocereus schmollii* (Weing.) N. P. Taylor en Cadereyta de Montes, Querétaro, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 51: 68-95.

Hernández-Oria, J.G., R. Chávez-Martínez y E. Sánchez-Martínez. 2007. Factores de riesgo en las Cactaceae amenazadas de una región semiárida en el sur del Desierto Chihuahuense, México. *Interciencia* 32: 728-734.

Hook, H. 1990. The Myriostigmas of San Antonio. *British Cactus and Succulent Journal* 62: 68-73.

Horvitz C., D. W. Schemske y H. Caswell, 1997. Capítulo 7: The relative “importance” of life-history stages to population growth: prospective and retrospective analyses. En Tuljapurkar, S. y H. Caswell (Comps.). *Structured-population models in marine, terrestrial, and freshwater systems*. Chapman and Hall. New York. 643 pp.

Huerta M., F.M. y V.E. Escobar S. 1998a. Estatus ecológico actual de *Ferocactus histrix* (DC) Lindsay en Los Llanos de Ojuelos, Jalisco-Zacatecas. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 43 (3): 57-64.

Huerta M., F. M. y V. E. Escobar S. 1998b. Estatus ecológico actual de *Ferocactus histrix* (DC) Lindsay en los llanos de Ojuelos, Jalisco-Zacatecas. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 43(3): 57-64.

INEGI. 2002. Síntesis de información geográfica del Estado de San Luis Potosí. México. 112 pp.

IUCN Red List 2007. Lista Roja de Especies Amenazadas de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza. <http://www.iucnredlist.org/>

IUCN. 2009. IUCN Red List categories and criteria: ver. 3.1. IUCN Species survival commission. IUCN, Gland Swizterland and Cambridge UK.

Jiménez-Lobato, V. y T. Valverde. 2006. Population dynamics of the shrub *Acacia bilimekii* in a semi-desert region in central Mexico. *Journal of Arid Environments* 65: 29-45.

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

Jordan, P. W. y P. S. Nobel. 1981. Seedling establishment of *Ferocactus acanthodes* in relation to drought. *Ecology* 62 (4): 901-906.

Krebs, C. J. 1985. *Ecología: estudio de la distribución y la abundancia*. 2ª edición. Editorial Harla. México. 753 pp.

Krebs, C.J. 1989. *Ecological methodology*. Harper Collins Publishers. 654 pp.

Krebs, C. J. 1999. *Ecological methodology*. 2ª ed. Addison Wesley Longman. 620 pp.

Lemos E., J.A., R.I. Rojas G. y J.J. Zúñiga V. 2005. *Técnicas para el estudio de poblaciones de fauna silvestre*. UNAM. CONABIO. 157 pp.

Lefkovitch, L. P. 1965. The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics* 21: 1-18.

Leirana-Alcocer, J. y V. Parra-Tabla. 1999. Factors affecting the distribution, abundance and seedling survival of *Mammillaria gaumeri*, an endemic cactus of coastal Yucatán, México. *Journal of Arid Environments* 41: 421-428.

León de la Luz, J. L. y R. Domínguez C. 1991. Evaluación de la reproducción por semilla de la pitaya agria (*Stenocereus gummosus*) en Baja California Sur, México. *Acta Botánica Mexicana* 14: 75-87.

López F., D. y M.C. Navarro C. 2009. Estudio demográfico de *Stenocactus crispatus* (Cactaceae) en Los Ángeles Tetela, Puebla, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 54: 100-112.

McAuliffe, J.R. 1984. Sahuaro-nurse tree associations in the Sonoran Desert: competitive effects of sahuaros. *Oecologia* 64: 319-321.

Mandujano, M.C., C. Montaña, I. Méndez y J. Golubov. 1998. The relative contributions of sexual reproduction and clonal propagation in *Opuntia rastrera* in two habitats in the Chihuahuan Desert. *Journal of Ecology* 86: 911-921.

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 (2): 344-359.

Mandujano, M.C., A. Flores-Martínez, J. Golubov y E. Ezcurra. 2002. Spatial distribution of three globose cacti in relation to different nurse-plant canopies and bare areas. *The Southwestern Naturalist* 47: 162-168.

Mandujano, M.C., J. Golubov, C. Rodríguez-Ortega, J. Reyes, G. Aguilar y M. Rojas-Aréchiga. 2004. Estructura poblacional y distribución de poblaciones de *Polaskia chende* (Gosselin.) Backeb., en un municipio dentro de la Reserva de la Biosfera de Tehuacán-Cuicatlán. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 49: 36-60.

Mandujano, M.C., J.A.M. Verhulst, I.G. Carrillo-Ángeles y J. Golubov. 2007a. Population dynamics of *Ariocarpus scaphirostris* Bödecker (Cactaceae): evaluating the

status of a threatened species. *International Journal of Plant Sciences* 168 (7): 1035-1044.

Mandujano, M.C., J. Golubov y L.F. Huenneke. 2007b. Effect of reproductive modes and environmental heterogeneity in the population dynamics of a geographically widespread clonal desert cactus. *Population Ecology* 49: 141-153.

Martínez-Ávalos, J.G., H. Suzan A. y C.A. Salazar O. 1993. Aspectos ecológicos y demográficos de *Ariocarpus trigonus* (Weber) Schumann. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 38 (2): 30-38.

Martínez R., E. 1997. Estudio demográfico de *Sedum oxypetalum* (Crasulaceae) en Lomas del Seminario, Ajusco medio, D. F. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 129 pp.

Martínez, D., A. Flores-Martínez, F. López y G. Manzanero. 2001. Aspectos ecológicos de *Mammillaria oteroi* Glass & R. Foster en la región Mixteca de Oaxaca, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 46: 32-39.

Martínez A., J. G. 2007. Dinámica poblacional del falso peyote *Astrophytum asterias* (Zucc) Lem. (Cactaceae), una especie amenazada del Noreste de México. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Forestales. Universidad Autónoma de Nuevo León. Linares. Nuevo León. 107 pp.

Martínez A., J. G., J. Golubov, M.C. Mandujano y E. Jurado. 2007. Causes of individual mortality in the endangered star cactus *Astrophytum asterias* (Cactaceae): The effect of herbivores and disease in Mexican populations. *Journal of Arid Environments* 71: 250-258.

Martorell, C. y E.M. Peters. 2005. The measurement of chronic disturbance and its effects on the threatened cactus *Mammillaria pectinifera*. *Biological Conservation* 124: 199–207.

Martorell, C. y E.M. Peters. 2009. Disturbance-response analysis: a method for rapid assessment of the threat to species in disturbed areas. *Conservation Biology* 23: 377-387.

McAuliffe, J. R. 1990. A rapid survey method for the estimation of density and cover in desert plant communities. *Journal of Vegetation Science* 1: 653-656.

Menges, E. S. 2000. Population viability analyses in plants: challenges and opportunities. *Tree* 15: 51-56.

Mesterton-Gibbons, M. 1993. Why demographic elasticities sum to one: a postscript to de Kroon *et al.* *Ecology* 74 (8): 2467-2468.

Morris, W. F., y D. F. Doak. 1998. Life history of the long-lived Gynodioecious cushion plant *Silene acaulis* (Caryophyllaceae), inferred from size-based population projection matrices. *American Journal of Botany* 85: 784-793.

Morris, W. F., y D. F. Doak. 2002. Quantitative Conservation Biology: Theory and Practice of Population Viability Analysis. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA. 480 pp.

Muro P., G., U. Romero-Méndez, J.D. Flores R. y J. Sánchez S. 2009. Algunos aspectos sobre el nodrizaje en *Astrophytum myriostigma* Lem. (1839) (Cactae: Cactaceae), en la sierra El Sarnoso, Durango, México. *Boletín Nakari* 20: 43-48.

Navarro C., M. C. y A. Flores M. 2002. Aspectos demográficos de *Echinocereus pulchellus* var. *pulchellus* en el Municipio de Chignahuapan, Puebla. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 47 (2): 23-31.

Neyra G., L. y L. Durand S. 1998. *Biodiversidad*. En: CONABIO. La diversidad biológica de México: estudio de país, 1998. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.

Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. Protección ambiental. Especies nativas de México de flora y fauna silvestres. Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. Diario Oficial de la Federación. Jueves 30 de diciembre de 2010.

Ortega-Baes, F. P. 2001. Demografía de la cactácea columnar *Escontria chiotilla*. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 81 pp.

Phillips, S. J., R. P. Anderson y R. E. Schapire. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological modelling* 190: 231-259.

Picó, F. X. y P. F. Quintana-Ascencio. 2005. Análisis de factores demográficos y genéticos para la conservación de poblaciones de plantas en un hábitat fragmentado. *Ecosistemas* 14: 109-115.

Portales B., G., J. Eivin S.R., H. Benítez D., A. Cruz A. y R. Fernández B. 2009. La biodiversidad en el mundo y en México. En: Ceballos, G. y R. List. (Comps.). La diversidad biológica del Estado de México: estudio de estado. Gobierno del Estado de México.

R Development Core Team. 2007. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>

Rabinovich, J.E. 1978. *Ecología de poblaciones animales*. Washington, D.C. 114 pp.

Rabinowitz, D. 1981. Seven forms of rarity. En: Syngé, H. *The biological aspects of rare plant conservation*. John Wiley & Sons, Bath, Avon. Pp. 205-217.

Reyes S., J. 1994. Métodos para la propagación de cactáceas mexicanas. *Boletín Amaranto* 7 (2): 1-12.

Reyes, J. y Arias, S. 1995. Cactáceas de México: conservación y producción. *Revista Chapingo. Horticultura* 3: 85-92.

Reyes-Olivas, A., E. García-Moya y L. López-Mata. 2002. Cacti-shrub interactions in the coastal desert of northern Sinaloa, Mexico. *Journal of Arid Environments* 52: 431-445.

Reyes S, J. 2009. Cactáceas. En: Ceballos, G. y R. List. (Comps.). *La diversidad biológica del Estado de México: estudio de estado*. Gobierno del Estado de México.

Robbins, C.S. 2003. *Trade prickly: trade and conservation of Chihuahuan Desert cacti*. Traffic North America. World Wildlife Fund, Inc. Washington, D.C.

Rocha D., L. 1995. Estudio poblacional del "falso peyote" *Astrophytum asterias* (Zucc.) Lem. (Cactaceae) en una fracción del matorral espinoso tamaulipeco en Villagrán, Tamaulipas. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias Forestales. Subdirección de Posgrado. Universidad Autónoma de Nuevo León. 106 pp.

Rodríguez-Ortega, C.E. y E. Ezcurra. 2000. Distribución espacial en el hábitat de *Mammillaria pectinifera* y *M. carnea* en el valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 45: 4-14.

Romero M., U. 2006. Modelo probabilístico de la distribución geográfico-espacial de la cactácea *Astrophytum myriostigma* Lem. (1839) en la Sierra 'El Sarnoso' Durango, México. Tesis de maestría. Facultad de Agricultura y Zootecnia. Universidad Juárez del Estado de Durango. Venecia, Durango. 66 pp.

Rosas B., M.D. y M.C. Mandujano S. 2002. La diversidad de historias de vida de cactáceas, aproximación por el triángulo demográfico. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 47: 33-41.

Ruedas, M., T. Valverde y J.A. Zavala-Hurtado. 2006. Analysis of the factors that affect the distribution and abundance of three *Neobuxbaumia* species (Cactaceae) that differ in their degree or rarity. *Acta Oecologica* 29: 155-164.

Rzedowski, J. 1965. Vegetación del Estado de San Luis Potosí. *Acta Científica Potosina* 5: 5-291.

Salguero-Gómez, R. y H. de Kroon. 2010. Matrix projection models meet variation in the real world. *Journal of Ecology* 98: 250-254.

Sánchez- Mejorada, H. 1982. Problemas en el control del comercio de las cactáceas. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 27: 27-32.

Sánchez-Salas, J., J. Flores y E. Martínez-García. 2006. Efecto del tamaño de semilla en la germinación de *Astrophytum myriostigma* Lemaire (Cactaceae), especie amenazada de extinción. *Interciencia* 31: 371-375.

Schemske, DW, BC Husband, MH Ruckelhaus, C Goodwillie, I M Parker y JG Bishop. 1994. Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology* 75: 584-606.

Servicio Meteorológico Nacional. 2001. Normales Climatológicas 1971-2000. San Luis Potosí. Estación 00024066 San Francisco, Río Verde. <http://www.smn.cna.gob.mx>

Servicio Meteorológico Nacional. 2001. Normales Climatológicas 1971-2000. San Luis Potosí. Estación 00024022 El Huizache, Guadalcázar. <http://www.smn.cna.gob.mx>

Silvertown, J. W. y J. Lovett-Doust. 1993a. *Introduction to plant population biology*. Blackwell Scientific Publications. Oxford. 210 pp.

Silvertown, J., M. Franco, I. Pisanty y A. Mendoza. 1993b. 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 the management of plant populations for conservation. *Conservation Biology* 10: 591- 596.

Stubben, C. y B. Milligan. 2007. Estimating and Analyzing Demographic Models Using the popbio Package in R. *Journal of Statistical Software* 22 (11): 1-23.

Suzán, H., G.P. Nabhan y D.T. Patten. 1994. Nurse plant and floral biology of a rare night-blooming Cereus, *Peniocereus striatus* (Brandege) F. Buxbaum. *Conservation Biology* 8: 461-470.

Toledo, V. M. 1994. La diversidad biológica de México. Nuevos retos para la investigación en los noventas. *Ciencias* 34: 43-58.

Tuljapurkar, S. y H. Caswell. 1997. Structured-population models in marine, terrestrial and freshwater systems. Chapman and Hall. Nueva York, E.U.A. 645 pp.

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

Valiente-Banuet, A., A. Bolongaro-Crevenna, O. Briones, E. Ezcurra, M. Rosas, H. Núñez, G. Bernard y E. Vázquez. 1991. Spatial relationships between cacti and nurse shrubs in a semi-arid environment in central Mexico. *Journal of vegetation Science* 2: 15-20.

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

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

Valverde, T. y J.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* 64: 193-208.

Valverde, P.L., J.A. Zavala-Hurtado, C. Jiménez-Sierra, B. Rendón-Aguilar, A. Cornejo-Romero, S. Rivas-Arancibia, G. López-Ortega y M.A. Pérez-Hernández. 2009. Evaluación del riesgo de extinción de *Mammillaria pectinifera*, cactácea endémica de la región de Tehuacán-Cuicatlán. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 80: 219-230.

Van Groenendael. J., H. de Kroon y H. Caswell. 1988. Projection matrices in population biology. *Trends in Ecology and Evolution* 3: 264-269.

Zavala-Hurtado, J. A. 1986. Introducción al enfoque multivariado en estudios de vegetación. Cuadernos de divulgación INIREB. No. 26. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos. Xalapa, Veracruz. 58 pp.

Zavala-Hurtado, J.A. y A. Díaz-Solís. 1995. Repair, growth, age and reproduction in the giant columnar cacti *Cephalocereus columna-trajani* (Karwinki ex Pfeiffer) Schumann (Cactaceae). *Journal of Arid Environments* 31: 21-31.

Zepeda M., V.N. 2010. Ecología de poblaciones y asociación nodriza-protégido de *Astrophytum ornatum* (DC.) F.A.C. Weber ex Britton & Rose (Cactaceae) en Querétaro, México. Tesis profesional. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México. D.F. 60 pp.

Zuidema, P.A., E. Jongejans, P.D. Chien, H.J. During y F. Schieving. 2010. Integral projection models for trees: a new parameterization method and validation of model output. *Journal of Ecology* 98: 345-355.

Zúñiga, B., G. Malda y H. Suzán. 2005. Interacciones planta-nodriza en *Lophophora diffusa* (Cactaceae) en un desierto subtropical de México. *Biotropica* 37: 351-356.