



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

**EFFECTO DE LA SUPERVIVENCIA DE PLÁNTULAS Y DEL BANCO DE SEMILLAS EN LA
DINÁMICA POBLACIONAL DE UNA CACTÁCEA ENDÉMICA DEL DESIERTO
CHIHUAHUENSE**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS

PRESENTA:

JOSÉ ANTONIO ARANDA PINEDA

TUTOR(A) PRINCIPAL DE TESIS: DRA. MARÍA DEL CARMEN MANDUJANO SÁNCHEZ
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM.

COMITÉ TUTOR: M. EN C. IRENE PISANTY BARUCH
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM.

DR. HIBRAIM ADÁN PÉREZ MENDOZA
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA, UNAM.

CIUDAD DE MÉXICO, DICIEMBRE 2017.



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



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

**EFFECTO DE LA SUPERVIVENCIA DE PLÁNTULAS Y DEL BANCO DE SEMILLAS EN LA
DINÁMICA POBLACIONAL DE UNA CACTÁCEA ENDÉMICA DEL DESIERTO
CHIHUAHUENSE**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS

PRESENTA:

JOSÉ ANTONIO ARANDA PINEDA

TUTOR(A) PRINCIPAL DE TESIS: DRA. MARÍA DEL CARMEN MANDUJANO SÁNCHEZ
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM.

COMITÉ TUTOR: M. EN C. IRENE PISANTY BARUCH
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM.

DR. HIBRAIM ADÁN PÉREZ MENDOZA
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA, UNAM.

CIUDAD DE MÉXICO, MÉXICO. DICIEMBRE 2017.



Lic. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted, que el Subcomité de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas, en su sesión ordinaria del día 31 de julio de 2017, aprobó el jurado para la presentación de su examen para obtener el grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** del Posgrado en Ciencias Biológicas, del alumno **ARANDA PINEDA JOSÉ ANTONIO** con número de cuenta **307046425** con la tesis titulada "**EFFECTO DE LA SUPERVIVENCIA DE PLÁNTULAS Y DEL BANCO DE SEMILLAS EN LA DINÁMICA POBLACIONAL DE UNA CACTÁCEA ENDEMICA DEL DESIERTO CHIHUAHUENSE**", bajo la dirección de la **DRA. MARÍA DEL CARMEN MANDUJANO SÁNCHEZ**:

Presidente:	DR.	CARLOS MARTORELL DELGADO
Vocal:	DR.	GABRIEL ARROYO COSULTCHI
Secretario:	M EN C.	IRENE PISANTY BARUCH
Suplente:	DR.	ÁNGEL SALVADOR ARIAS MONTES
Suplente	DR.	HIBRAIM ADÁN PÉREZ MENDOZA

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

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a, 30 de octubre de 2017


DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
COORDINADOR DEL PROGRAMA



AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

Al Posgrado de Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México por permitirme realizar mis estudios de maestría.

A la Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez por aceptar dirigir esta tesis.

A los miembros de mi comité tutorial, la M. en C. Irene Pisanty Baruch y el Dr. Hibraim Adán Pérez Mendoza.

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

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

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

Escribir una tesis es difícil: se debe tener la teoría muy clara de lo que estás estudiando, comprender muy bien los métodos usados y saber interpretar correctamente los resultados. Sin embargo, la parte más difícil siempre me parecerá escribir los agradecimientos porque, ¿cómo expresar todo el aprecio y agradecimiento a tantas personas que directa e indirectamente contribuyeron a que este trabajo pudiera realizarse en tan sólo unas cuantas líneas? Lo intentaré esperando que nadie me haga falta...

A Meli por aceptar seguir siendo mi tutora. Muchas gracias por tus consejos, jalones de oreja y especialmente toda tu paciencia que me han hecho crecer en la parte académica.

A los miembros de mi jurado, Dr. Ángel Salvador Arias Montes, Dr. Carlos Martorell Delgado y Dr. Gabriel Arroyo Cosultchi, por todos los comentarios, observaciones y aportaciones que mejoraron significativamente este trabajo.

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

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

A los responsables del Laboratorio del Desierto, al Sr. Juan Francisco Herrera (Quico) y a la Sra. Agustina Rojas (Tina) y al resto de la familia Herrera Rojas, especialmente Francisco Herrera (Panchillo), a Daniela Herrera y a Giselle, quienes fueron parte muy importante en este trabajo pues sin ustedes ¿Cómo hubiera podido llegar y regresar del Laboratorio del Desierto? Gracias también por su gran hospitalidad, en todas las ocasiones que fui a campo.

A todos mis ayudantes de campo: M. en E. Oscar Sandino Guerrero Eloísa, M. en B. Esteban Omar Munguía Soto ¡Muchas gracias por llevarme a Mapimí! También a la Biól. Tania Fernández Muñiz, Biól. Jessica Tovar Reyes, Biól. Mariana Cano Rodríguez, Biól. Isabel Briseño Sánchez, y la P. de Biól. Brenda Karina Aranda Pineda por aceptar acompañarme en las salidas a campo y sobre todo por su

compañía y amistad desinteresada. Definitivamente, ¡Mapimí no hubiera sido lo mismo sin todos ustedes!

A mis papás, Josefina Pineda y Rogelio Aranda por su apoyo incondicional y sus consejos durante toda mi vida, gracias a los cuales he podido lograr siempre lo que me propongo. A mi hermana Brenda K. Aranda, por apoyarme en todo, eres la mejor hermana que me pudo haber tocado. También muchas gracias por ir conmigo a campo y soportar todas esas horas en los camiones. Todos ustedes son fuente de inspiración para ser mejor persona cada día.

A los miembros del seminario y de la banda tomentosa, de quienes aprendí que es mejor el trabajo en equipo tanto en campo como en el laboratorio: Linda Mariana, Ilse, Alex, Joanne, Isabel, Esteban, Sandino, Tania, Donají, Jessica, Diana y Juan Carlos.

A mis amigos de “toda” la vida, a Angélica Bernal, Daniel Cruz y Eduardo Rodríguez quienes, aunque no todos están involucrados en la Biología siempre me han brindado su apoyo y comprensión.

A la Universidad Nacional Autónoma de México por ser mi segunda casa.

Índice

Agradecimientos Institucionales	5
Agradecimientos Personales	6
RESUMEN	9
ABSTRACT.....	10
INTRODUCCIÓN	11
Los desiertos y las cactáceas	11
La germinación de las semillas en ecosistemas áridos.....	15
El establecimiento de plántulas en ecosistemas áridos	21
Importancia de los estudios demográficos en cactáceas	22
Justificación	26
OBJETIVOS	28
MATERIAL Y MÉTODOS	29
Sitio de Estudio.....	29
Especie de Estudio	33
Consideraciones de los experimentos	34
Evaluación de la presencia de un banco de semillas	35
Evaluación de la germinación de las semillas en condiciones naturales.....	37
Evaluación de la supervivencia de juveniles	39
Dinámica poblacional.....	40
Simulaciones de la dinámica poblacional	45
RESULTADOS.....	50
Evaluación de la presencia de un banco de semillas	50
Evaluación de la germinación de las semillas en condiciones naturales.....	51
Evaluación de la supervivencia de juveniles	52
Dinámica poblacional.....	53
Simulaciones de la dinámica poblacional	62
DISCUSIÓN.....	65
CONCLUSIONES.....	82
ANEXO	83
LITERATURA CITADA	84

RESUMEN

El Desierto Chihuahuense es el de mayor extensión y riqueza biológica en Norteamérica. Este lugar es el centro de diversificación de varias taxas, entre las que se encuentra la familia Cactaceae. *Echinocereus enneacanthus* es uno de los cactus endémicos del Chihuahuense y tiene poblaciones en riesgo por el escaso reclutamiento de plántulas. La población de estudio tiene una estructura poblacional sesgada hacia los estadios de adultos reproductivos. No obstante, las semillas tienen tasas de germinación mayores al 80% y longevidad ecológica de ca. 10 años en condiciones de laboratorio, en contraste, en campo no se ha observado reclutamiento de individuos por varios años por lo que se ha estimado que la población decrece a una tasa cercana a 2% anual. En este trabajo se estudió una población de *E. enneacanthus*, en la Reserva de la Biósfera de Mapimí, Durango; México. Se evaluó el efecto que tiene la presencia de un banco de semillas y de la supervivencia de plántulas sobre la dinámica poblacional de la especie, para ello se hizo un primer experimento para evaluar la viabilidad de las semillas. Se enterraron semillas en el suelo en grupos de cien en dos condiciones ambientales distintas: un área sombreada y un área soleada. Ocho veces durante un año se desenterró un grupo de semillas de cada condición ambiental y se germinaron en una cámara ambiental. No hubo diferencias significativas en la germinación entre las semillas enterradas en sol y sombra, pero la proporción de germinación en el tiempo fue mayor que la observada al inicio del experimento. Por otro lado, se condujo un experimento de germinación en campo en donde se probó el efecto del *priming* hídrico sobre la germinación de las semillas. Hay reportes sobre la mejoría en germinación y sobrevivencia en semillas que pasan por *priming* hídrico natural o inducido. La germinación de las semillas tratadas con *priming* hídrico fue más baja ($\bar{x}=0.114$, ± 0.019) en comparación con las semillas control ($\bar{x}=0.146$, ± 0.020) pero estas diferencias no son significativas. A pesar de que se observó germinación de las semillas en campo, las plántulas resultantes no sobrevivieron más de nueve meses. Por otro lado, se hizo un experimento de supervivencia de juveniles en campo. Se colocaron 187 individuos de la especie de estudio de tres años de edad, en macetas que contenían entre uno y tres individuos bajo la sombra de *Pappophurum vaginatum* como planta nodriza. Se observó que la mayor mortalidad se registró entre los dos primeros meses de haber sido montado el experimento y después de un año sobrevivió el 18.5% de los individuos. Finalmente, modelos matriciales poblacionales se usaron para hacer simulaciones numéricas para conocer cuál es el efecto de la presencia de un banco de semillas y del reclutamiento en la tasa de crecimiento poblacional. La tasa de crecimiento (censos 2016 y 2017) indica que la población está muy cerca del equilibrio numérico ($\lambda=0.998$, I.C. 95%= 0.9913, 1.0). Las diferentes simulaciones indican que la presencia de un banco de semillas tiene un efecto reducido en la tasa de crecimiento poblacional, por otro lado, el reclutamiento de nuevos individuos tiene un efecto positivo y elevado. Encontramos que las semillas tienen el potencial de formar banco, que el reclutamiento es un cuello de botella para la permanencia de este cactus y que los factores bióticos y abióticos que limitan el reclutamiento son la causa de la baja proporción de juveniles.

ABSTRACT

There are four deserts in North America of which the Chihuahuan Desert is the largest and with the highest species richness. This desert is the center of diversification of several taxa including the Cactaceae. *Echinocereus enneacanthus* is an endemic Chihuahuan Desert cactus whose seeds have high germination rate in laboratory conditions (>80%), however, in the field no germination or recruitment have been observed in several years and the population decreases at a rate of 2% per year. In this research, I studied a population of *E. enneacanthus* that inhabits in the Mapimi Biosphere Reserve, Durango, México. The effect of the seed bank and the seedling survival on the species population dynamics were assessed using seed germination and seedling survival experiments, and through a demographic study using matrix population models. Firstly, an experiment to evaluate seed viability, seeds were buried in sets (100 seeds per set) under two environmental conditions, an open site without nurse protection and a shade site with nurse protection. Eight times during a year, one set of seeds was unburied from each environmental condition and germinated in an environmental chamber. Although there were no significant differences between the treatments, the proportion of germination was higher than that reported at the beginning of the experiment. In addition, we evaluated the effect of hydropriming on seed germination in field conditions as natural or induced hydropriming may enhance germination and seedling survival. The proportion of germinated seeds in the hydropriming treatment was lower ($\bar{x}=0.114, \pm 0.019$) than the control group ($\bar{x}=0.146, \pm 0.020$), but there was no statistical difference. The seeds germinated in field conditions but none of the seedlings survive more than nine months. On the other hand, an experiment to test seedling survival was made with 187 three years old individuals. The plants were put in pots under the shade of *Pappophurum vaginatum*, a potential nurse plant. After a year, only 18.5% of plants survived with a high mortality during the first two months. The finite population growth rate was obtained with two censuses made in 2016 and 2017 and suggest that the population is close to numeric equilibrium ($\lambda=0.998$). Finally, the numeric simulations that evaluated the effect of the seed bank and recruitment on the finite population growth rate suggested that the seed bank has a small effect on λ , but the probability of recruitment showed a large effect in λ . Seedling recruitment is a bottleneck for this species as has been reported for other cacti, biotic and abiotic factors that reduce seedling recruitment cause low density of young plants at the studied population.

INTRODUCCIÓN

Los desiertos y las cactáceas

Los desiertos conforman un bioma que ocupa cerca de una quinta parte de la superficie de la Tierra (Jaeger, 1957; Ezcurra, *et. al.*, 2006; Ward, 2008). Este bioma se considera como el más diverso del planeta pues según la zona geográfica en donde se encuentra, presenta características particulares que los hacen únicos (Jaeger, 1957; Ward, 2008). Los desiertos se distribuyen en todos los continentes y la característica que los define es la aridez (Jaeger, 1957; Logan, 1968; Ezcurra, *et. al.*, 2006; Ward, 2008). De este modo se pueden reconocer dos principales tipos de desiertos: los desiertos polares en los que, aunque existe agua no está en forma líquida disponible para los seres vivos, y los desiertos cálidos en los que la tasa evapo-transpiración es más alta que la precipitación, limitando la disponibilidad de agua en el suelo (Jaeger, 1957; Logan, 1968; Ezcurra, *et. al.*, 2006; Ward, 2008).

Los desiertos polares se localizan en la Antártida y en el Ártico, mientras que los desiertos cálidos se encuentran en latitudes específicas, entre los 25° y 35° al norte y sur del ecuador formando dos cinturones de aridez (Jaeger, 1957; Ezcurra, *et. al.*, 2006; Ward, 2008). Estos desiertos comparten características similares: alta radiación solar, poca precipitación y una alta tasa de evaporación influida por la presencia de viento y temperaturas extremas durante el día (Jaeger, 1957; Ward, 2008).

Existen cuatro factores que influyen directamente en la escasa precipitación en los desiertos: el primero es la formación de dos zonas de alta presión atmosférica y vientos secos en los bordes de los trópicos, debido a la circulación del aire en la atmósfera que forman las células de Hadley (Logan, 1968; Ezcurra, *et. al.*, 2006; Ward, 2008; Williams, 2014). El segundo factor es la circulación de corrientes frías cerca de las costas que provocan que el aire en la superficie se enfríe y el vapor de agua se condense formando bancos de niebla (Logan, 1968; Ezcurra, *et. al.*, 2006; Ward, 2008; Williams, 2014). El tercero es la sombra orográfica causada por cadenas montañosas; el aire húmedo proveniente del océano choca con las montañas y ocurre la precipitación en el lado de barlovento, posteriormente el aire ya sin humedad pasa del lado de sotavento propiciando un ambiente árido (Logan, 1968; Ward, 2008; Williams, 2014). Por último, la gran distancia que existe entre algunas áreas y el océano provoca que la disponibilidad de agua sea limitada, este fenómeno es conocido como continentalidad (Logan, 1968; Ward, 2008; Williams, 2014).

En Norteamérica existen cuatro desiertos que forman un continuo desde el centro de México hasta el noroeste de Estados Unidos (Jaeger, 1957; Logan, 1968; Smith *et. al.*, 1997; Hernández, 2006). Estos desiertos están provocados por la presencia de una zona de baja presión, la sombra orográfica y una corriente fría en la costa oeste de Estados Unidos y noroeste de México (Smith *et. al.*, 1997; Ward, 2008). En los desiertos de la Gran Cuenca y Mojave tienen mayor influencia la sombra orográfica de las montañas Rocallosas y en el caso de los desiertos Chihuahuense y Sonorense el factor que tiene mayor influencia es la zona de baja presión (Smith *et. al.*, 1997; Ward, 2008).

El Desierto Chihuahuense se ubica a ambos lados de la frontera de Estados Unidos y México, y es el más grande de Norteamérica con una extensión estimada en 507,000 km² (Jaeger, 1957; Smith *et. al.*, 1997; Hernández, 2006; Ward, 2008). Esta extensa área es de gran importancia biológica, pues alberga cerca de 3,500 especies de plantas vasculares, un elevado número de endemismos y es considerado como el centro de diversificación de varios taxa, entre ellos la familia Cactaceae (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1978; Arias, 1997; Challenger, 1998; Hernández *et. al.* 2001; Hernández y Gómez-Hinostrosa, 2005; Koleff y Urquiza-Haas, 2011; Vázquez-Lobo *et. al.*, 2015).

Cactaceae es una familia de angiospermas de aproximadamente 2000 especies, originaria del continente americano (Bravo-Hollis y Sánchez Mejorada, 1978; Anderson, 2001). Esta familia de plantas habita una gran variedad de hábitats, sin embargo, la mayor diversidad de especies se encuentra en ecosistemas áridos y semiáridos (Bravo-Hollis y Sánchez Mejorada, 1978; Anderson, 2001). México es uno de los países que alberga la mayor diversidad de cactáceas a nivel mundial (Boyle y Anderson, 2002; Godínez-Álvarez, 2006; Novoa *et. al.* 2015), pues se ha estimado que en el país existen 689 especies (Guzmán *et al.*, 2007), de las cuales aproximadamente el 78% son endémicas (Villaseñor, 2004; Ortega-Baes y Godínez-Álvarez, 2006).

Específicamente, en el Desierto Chihuahuense habitan 329 especies de cactáceas, que representan cerca del 60% del total de especies de esta familia en el país (Hernández y Gómez-Hinostrosa, 2005). En general existen pocas especies de cactáceas columnares en esta zona, y se piensa que puede deberse a que la mayoría

de éstas no tolera las bajas temperaturas que se presentan en invierno, como se ha observado que ocurre con las especies columnares de Argentina (Mourelle y Ezcurra, 1996;1997). Por otro lado, los géneros de cactus con mayor representatividad en el Desierto Chihuahuense son *Mammillaria* con 79 especies, *Opuntia* con 46 especies, *Coryphantha* con 36 especies y *Echinocereus* con 30 especies (Arias, 1997; Hernández y Gómez-Hinostrosa, 2005).

La variabilidad temporal y espacial de la precipitación es el factor ambiental que tiene una mayor influencia en las historias de vida, características fisiológicas y composición de especies de zonas áridas (Mourelle y Ezcurra, 1996;1997; Chesson *et al.*, 2004). En especial para las especies vegetales, debido a que son organismos sésiles, la precipitación es un factor limitante en estos ambientes (Chesson *et al.*, 2004; Ward, 2008). Los cactus cuentan con adaptaciones morfológicas como la forma del tallo o la reducción de la lámina foliar, adaptaciones fisiológicas como el metabolismo tipo CAM (Metabolismo Ácido de las Crasuláceas, por sus siglas en inglés) y adaptaciones reproductivas que les permiten sobrevivir largas temporadas sin lluvia (Gibson y Nobel, 1986; Nobel, 1988; Arias, 1997; Anderson, 2001; Ward, 2008), por lo que son consideradas como plantas que evaden la sequía (Shantz, 1927; Ward, 2008). Sin embargo, estas adaptaciones son características de las plantas adultas, y otros estadios de ciclo de vida de los cactus no son tan resistentes a las condiciones del desierto. En particular, la germinación de las semillas y el establecimiento de las plántulas, son dos etapas del ciclo de vida de las cactáceas en donde hay una mayor tasa de mortalidad de los individuos en las poblaciones, dado que los individuos son más vulnerables a condiciones ambientales desfavorables

como altos niveles de radiación, escasez de agua y depredación por granívoros y herbívoros (Mandujano *et. al.*, 1998; 2001; 2007; Flores *et. al.*, 2004; Méndez *et. al.*, 2006; Flores-Martínez *et. al.*, 2010; Zepeda-Martínez *et. al.*, 2013; Martínez-Ramos *et. al.*, 2016)

La germinación de las semillas en ecosistemas áridos

En las espermatofitas la etapa inicial del ciclo de vida está representada por las semillas (Márquez-Guzmán *et. al.*, 2013). Las semillas son unidades estructurales de reproducción y dispersión, de vital importancia en la dinámica y regeneración de las poblaciones vegetales (Márquez-Guzmán, 2013). Al madurar, una semilla adquiere características estructurales, anatómicas y metabólicas que le permite enfrentar condiciones adversas del ambiente (Fenner, 1985; Márquez-Guzmán, 2013).

Las semillas permiten la multiplicación de los individuos de una especie, haciendo posible su permanencia en el tiempo y el espacio (Márquez-Guzmán, 2013). Sin embargo, para que lo anterior sea posible es necesario que las semillas germinen. La germinación es un proceso que inicia con la absorción de agua y termina con la emergencia de la radícula a través de las cubiertas seminales (Orozco-Segovia y Sánchez-Coronado, 2013). Entre las diferentes especies de espermatofitas hay variaciones en la estructura que rompe las cubiertas seminales de la semilla al germinar, ejemplos de ello es el coco (*Cocos nucifera*) y algunas especies de cactáceas en las que se observa que lo primero que emerge de la semilla es la plúmula y el hipocótilo (Orozco-Segovia y Sánchez-Coronado, 2013).

En el caso de las especies que habitan en zonas áridas, la germinación está limitada a los esporádicos eventos de lluvia. Debido a este patrón irregular en la precipitación, las semillas de los cactus experimentan periodos de humedad, en donde comienza la imbibición, seguidos de periodos de sequía que no permiten completar la germinación. Estos periodos de hidratación y deshidratación (H-DH) se denomina *priming* hídrico y provocan cambios fisiológicos en el embrión que lo preparan para germinar (Hegarty, 1978; Cantliffe *et. al.*, 1989; Drubrovsky, 1996;1998). Además, se ha observado que cuando las semillas experimentan eventos de H-DH, el tiempo de germinación se reduce, el porcentaje de germinación aumenta y se promueve el establecimiento de las plántulas (Hegarty, 1978; Cantliffe *et al.*, 1989; Drubrovsky, 1996;1998; Jisha *et. al.*, 2013). Lo anterior se ha comprobado experimentalmente con *Stenocereus thurberi*, *S. grummosus*, *Ferocactus peninsulæ* y *Pachycereus pectinatus* del Desierto Sonorense (Drubrovsky, 1996; 1998) y con *Echinocactus platyacanthus*, *Myrtillocactus geometrizans* y *Neobuxbaumia tetetzo* del Valle de Tehuacán (Bautista, 2007). El fenómeno de los ciclos de H-DH también puede estar provocado por la presencia de bancos de niebla que preparan a las semillas para que germinen en los primeros eventos de lluvia, como ocurre con *Mammillaria mazatlensis*, *S. alamoensis* y *S. thurberi* var. *thurberi* en una isla al norte de Sinaloa (Sánchez-Soto, *et. al.*, 2005).

El fenómeno de *priming* hídrico que dispara la respuesta germinativa de las semillas, permite mantener durante periodos de sequía, los cambios fisiológicos del embrión debido a los ciclos de H-DH de las semillas es conocido como “memoria de las semillas” (“seed memory”; Drubrovsky, 1996). Se sabe que incluso en periodos de

sequía de seis meses, la memoria no se pierde, es decir los cambios que se produjeron con el primer evento de hidratación se mantienen, además de que a medida que el número de ciclos de H-DH aumenta, el tiempo de germinación tiende a reducirse más (Drubrovsky, 1996;1998).

El *priming* o pre-acondicionamiento de las semillas es una técnica que consiste en la inducción de las semillas a un estado fisiológico en particular, debido al tratamiento de éstas con compuestos naturales o sintéticos, antes de la germinación (Parera y Cantliffe, 2010; Jisha *et. al.*, 2013). Este tipo de técnicas ha sido usado en especies de interés económico como la zanahoria, el apio y la cebolla (Brocklehurst y Dearman, 1983), el jitomate (Argerich y Bradford, 1989) o la lechuga (Cantliffe *et. al.*, 1989), en las cuales se ha demostrado que las semillas que son tratadas con esta técnica tienen una mayor tasa de germinación, las plántulas son más vigorosas y la germinación es más uniforme (Parera y Cantliffe, 2010; Jisha *et. al.*, 2013). Dependiendo de la sustancia que se use para el pre-acondicionamiento de la semilla, éste recibe diferentes nombres. El pre-acondicionamiento hídrico, *hydropriming* o *priming* hídrico, consiste en periodos de imbibición de la semilla seguidos de periodos de deshidratación (Jisha *et. al.*, 2013). Este tipo de tratamiento puede simular de manera experimental los periodos de hidratación discontinua que ocurren naturalmente.

Otra consecuencia del patrón irregular de las lluvias en los ecosistemas áridos, es que no en todos los años las especies vegetales pueden tener reclutamiento de nuevos individuos en sus poblaciones (Mandujano *et al.*, 2001; Drezner y Lazarus, 2008; Castillo y Valiente-Banuet, 2010). Se ha documentado que en los ecosistemas

desérticos la germinación de las semillas y establecimiento de las plántulas ocurren de manera masiva durante una corta temporada ante la llegada de buenas condiciones ambientales (Harper, 1977; Drezner y Lazarus, 2008; Castillo y Valiente-Banuet, 2010; Arroyo- Cosultchi *et al.*, 2016). Esto puede ser visto a través del tiempo como picos de reclutamiento de individuos, y para que estos eventos puedan ocurrir es necesario que una gran proporción de las semillas estén presentes en el suelo en estado de latencia (Bowers, 2000; Drezner y Lazarus, 2008; Ferrer *et. al.*, 2011).

Un banco de semillas puede ser definido como una proporción de semillas producidas que permanecen en el suelo en estado de latencia (Harper, 1977; Thompson y Grime, 1979; Fenner, 1985; Thompson, 1993; Fenner y Thompson, 2005). Un banco de semillas puede estar constituido por semillas de una población o de varias poblaciones de la misma o de diferentes edades (Harper, 1977). Entre los factores ambientales y fisiológicos que son determinantes para que las semillas puedan formar un banco en el suelo, se pueden mencionar su viabilidad, su longevidad, su respuesta a la luz, el tamaño de la semilla y la necesidad un periodo de post maduración (Harper, 1977; Thompson y Grime, 1979; Fenner, 1985; Thompson, 1993; Rojas-Aréchiga y Batis, 2001).

La longevidad es uno de los factores que tiene mayor relevancia para que una semilla pueda formar parte de un banco (Fenner, 1985). En general la viabilidad de las semillas decrece exponencialmente con el tiempo, sin embargo, este tiempo depende de varios factores como la especie a la que pertenece y el ambiente donde habita (Fenner, 1985). Por ejemplo, la mayoría de especies vegetales que habitan en las selvas húmedas tienen semillas que germinan después de la dispersión sin un

periodo de latencia, por lo que se considera que estas especies tienen la longevidad ecológica más corta entre las plantas (Fenner, 1985; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1993). Esta longevidad tan corta es una adaptación a las condiciones ambientales predecibles de las selvas húmedas pues mantienen un metabolismo activo de las semillas promoviendo su pronta germinación, además de la rápida depredación que enfrentan (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1993). Por el contrario, las especies vegetales que habitan ambientes áridos tienen semillas con un periodo de latencia que está relacionado a las condiciones impredecibles de estos sitios (Fenner, 1985).

Las semillas más longevas de las que se tiene registro provienen de ambientes áridos, en excavaciones arqueológicas y construcciones antiguas. Las semillas más longevas conocidas pertenecen a una especie de palma (*Phoenix dactylifera*), que fueron encontradas en una excavación arqueológica en Israel y de las cuales se estimó que tenían 1750 años al momento de ponerse a germinar (Sallon *et. al.* 2008). Otro ejemplo son las semillas del loto sagrado (*Nelumbo nucifera*) encontradas enterradas en el lecho de un lago seco en China y a las cuales se les estimó una edad de 1288 años al momento de germinar (Shen-Miller *et. al.* 1995). Por último, con semillas encontradas dentro de 20 adobes provenientes de construcciones abandonadas de California y Nuevo México, se recuperaron semillas de 40 especies de las cuales solo las de siete fueron viables; la edad de las semillas se estimó en 211 años (Spira y Wagner, 1983). Aunque se tienen estos registros de semillas con cientos o miles de años de longevidad, esta información tiene poco significado ecológico, pues las condiciones ambientales en las que se mantuvieron fueron

excepcionales y no ocurren a menudo naturalmente (Fenner, 1985). Para conocer realmente la longevidad de las semillas se sugieren experimentos en campo donde se monitoreó la germinación a lo largo del tiempo de semillas enterradas (Kivilaan y Bandurski, 1981; Fenner, 1985).

Thompson (1993) ha propuesto una clasificación para el banco de semillas en función de la viabilidad de las semillas que lo conforman. Un banco se clasifica como transitorio cuando las semillas se mantienen viables al menos un año, un banco persistente a corto plazo lo conforman semillas que mantienen su viabilidad entre uno y cinco años y un banco persistente a largo plazo lo conforman semillas que son viables después de cinco años (Thompson, 1993; Fenner y Thompson, 2005).

En el caso de las cactáceas no hay muchos estudios que evalúen la permanencia de las semillas formando un banco. Sin embargo, se estima que la gran mayoría de especies de esta familia lo forman, pues es una estrategia que permite la permanencia de las poblaciones a lo largo del tiempo (Harper y White, 1974; Thompson, 1993; Mandujano *et al.*, 1998; Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000; Godínez-Álvarez *et al.*, 2003). Por ejemplo, se ha reportado que las semillas de *Opuntia rastrera* tienen un periodo de post-maduración después de su dispersión que les permiten estar en latencia por mucho tiempo en el suelo, además de que tienen requerimientos específicos para poder germinar como la escarificación de la testa (Mandujano *et al.*, 1998; Montiel y Montaña, 2003). Otro caso es el de *Ferocactus wislizeni* en el Desierto de Mojave, en el cual se ha reportado que la población tiene eventos espaciados de establecimiento de individuos, asociado a un banco de semillas de largo plazo (Bowers, 2000).

El establecimiento de plántulas en ecosistemas áridos

En condiciones naturales las semillas de las cactáceas suelen germinar en periodos cortos de condiciones ambientales favorables que incluyen veranos e inviernos suaves y lluvias abundantes (Drezner y Lazarus, 2008). Por su parte las plántulas, se enfrentan a muchos obstáculos durante su primer año de vida, como temperaturas extremas en el verano ($>45^{\circ}\text{C}$), muy poca o nula precipitación, heladas durante el invierno y depredación por parte de herbívoros (Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000; Godínez-Álvarez *et. al.*, 2003; Flores *et. al.*, 2004; Drezner y Lazarus, 2008). Por estas causas se ha reportado que en las primeras etapas del ciclo de vida de los cactus se concentran la tasa más alta de mortalidad y ésta disminuye con el tiempo (Mandujano *et al.*, 2001; Esparza-Olguín *et al.*, 2002; Godínez-Álvarez *et. al.*, 2003; Mandujano *et al.*, 2007; Drezner y Lazarus, 2008). En estos ambientes limitantes, algunas plantas se benefician de crecer al lado de otras que atenúan las condiciones extremas del ambiente (Shreve, 1931; Turner *et. al.*, 1966; Franco y Nobel 1989; Padilla y Pugnaire, 2006). En esta interacción una planta denominada nodriza cambia las condiciones del microambiente que existe bajo su copa, permitiendo la germinación y la supervivencia de plántulas de varias especies vegetales (Shreve, 1931; Cody, 1993; Flores y Jurado, 2003; Padilla y Pugnaire, 2006). El tipo de interacción positiva entre planta-planta es conocido como facilitación y es esencial para el mantenimiento de las poblaciones en ecosistemas extremos.

Entre los beneficios que hay bajo la copa de las plantas nodriza se pueden mencionar la disminución de la temperatura del aire y del suelo, el aumento de la humedad del suelo, existe una mayor concentración de nutrientes e incluso puede

ofrecer protección contra herbívoros (Shreve, 1931; Turner *et. al.*, 1966; Franco y Nobel 1989; Fenner y Thompson, 2005; Padilla y Paugnaire, 2006; Drezner y Lazarus, 2008). Está bien documentado que el nodricismo es vital para la supervivencia de muchas especies de cactáceas. Por ejemplo, el saguaro *Carnegiea gigantea*, solamente se establece bajo sus plantas nodrizas (Shreve, 1931; Turner *et. al.*, 1966; Franco y Nobel 1989). Lo mismo sucede en el reclutamiento vía sexual de *Opuntia rastrera* (Mandujano *et. al.*, 1998). En *Neobuxbaumia tetetzo* el reclutamiento es un evento raro que sólo ocurre bajo la copa de *Mimosa luisana* que funciona como su planta nodriza y en este sistema la sombra es el factor primordial para la sobrevivencia del cactus (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Valiente-Banuet *et. al.*, 1991).

Importancia de los estudios demográficos en cactáceas

En México los cactus tienen una gran importancia tanto biológica como cultural; desde tiempos prehispánicos han sido apreciados por los muchos usos que éstos pueden tener, como alimento, medicina, para uso ritual y recreativo, como material de construcción y sobre todo por su gran valor ornamental (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1978; Bravo-Hollis y Sheinvar, 1995; Anderson, 2001). No obstante, actualmente muchas de las poblaciones silvestres de cactáceas están amenazadas por factores antropogénicos como la agricultura, la ganadería, la expansión de los centros urbanos, la degradación y destrucción de sus hábitats y la colecta de individuos por coleccionistas (Anderson, 2001; Boyle y Anderson, 2002; Hernández y Gómez-Hinostrosa, 2005). Se estima que el 10% del Desierto Chihuahuense, área

con la mayor diversidad de cactus en México, ha sido transformado por actividades humanas sobre todo por la agricultura tecnificada de riego, la cual modifica la disponibilidad del agua en la zona, cambiando la estructura y diversidad de estas zonas (Challenger, 1998; Koleff y Urquiza-Haas, 2011).

Para tener un panorama general del estado de conservación y debido a la gran cantidad de especies de cactáceas que existen, se necesita tener el mayor conocimiento de diversos aspectos ecológicos (Hernández y Godínez-Álvarez, 2004). Sin embargo, para la gran mayoría de las especies de cactus hay un desconocimiento de aspectos básicos como su demografía y su biología reproductiva (Godínez-Álvarez *et. al.*, 2003; Hernández y Godínez-Álvarez, 2004; Hernández y Gómez-Hinostrosa, 2005). La demografía, entendida como el estudio de los cambios numéricos en las poblaciones y las causas de éstos en cada etapa del ciclo de vida de la especie (Silvertown, 1987; Silvertown y Charlesworth, 2001), es una herramienta que permite tener información sobre la dinámica poblacional de una especie, la cual es útil cuando se realizan planes de manejo o se toman medidas para su conservación (Jiménez-Sierra, *et. al.*, 2007; Ferrer *et. al.*, 2011; Olmos-Lau, 2016). Un ejemplo de lo anterior es el estudio llevado a cabo con *Strombocactus disciformis* en Querétaro, en el que a partir de un estudio demográfico se emiten recomendaciones para el mantenimiento de las poblaciones en vida silvestre (Olmos-Lau, 2016). Otro ejemplo es la evaluación del Método de Evaluación de Riesgo (MER) aplicado a *Mammillaria huitzilopochtli* en Oaxaca, el cual se basó en experimentos de germinación y viabilidad de semillas, así como de un estudio demográfico (Flores-Martínez *et. al.* 2005).

Existen cuatro procesos que describen la dinámica poblacional de cualquier especie: los nacimientos, las muertes, las emigraciones y las inmigraciones, los cuales se pueden representar como una ecuación: $N_{t+1} = N_t + B - D + I - E$ en donde N_{t+1} corresponde al número de individuos al tiempo $t+1$, N_t es el número de individuos en un tiempo inicial, B es el número de nacimientos, D es el número de muertes, I es el número de individuos que inmigran a la población y por último, E es el número de individuos que emigran (Silvertown, 1987; Franco, 1990; Caswell, 2001; Silvertown y Charlesworth, 2001, Gibson, 2014). Estos procesos (sin la migración) se integran en un modelo que nos permita hacer proyecciones de la población a futuro, en el caso de organismos de ciclo de vida complejo los modelos usados son los modelos matriciales. Existen dos tipos de modelos matriciales, el primero usa matrices de Leslie para organismos en los que se pueden categorizar por edad, y el segundo usa matrices de Lefkovitch que son útiles para organismos categorizados por estado de desarrollo o tamaño (Leslie, 1945; Lefkovitch, 1965; Franco, 1990; Caswell, 2001), para el caso de las cactáceas se utiliza el de Lefkovitch.

En el modelo matricial, cada una de las entradas en una matriz de transición representa la proporción de individuos que puede transitar o permanecer en cada una de las categorías de un tiempo a otro (Lefkovitch, 1965; Caswell, 2001). Cuando se aplican modelos a cualquier sistema de estudio, se debe de aplicar tratando de representar lo mejor la realidad, sin embargo, debido a que los sistemas biológicos son sistemas complejos no se ajustan perfectamente a un modelo (Jørgensen y Fath, 2001). En el caso de estudios con poblaciones vegetales existe un problema en la estimación de varios procesos que comúnmente no se observan en el corto tiempo de

un estudio de campo, entre ellos no se conoce qué proporción de las semillas producidas puede permanecer formando un banco y no se conoce qué proporción de las semillas disponibles pueden germinar y establecerse. Debido a lo anterior, para que todas las etapas del ciclo de vida estén conectadas se otorga una probabilidad muy baja de ocurrir a estos procesos (Caswell, 2001; Mandujano et al., 2001), se estiman estos valores con experimentos de germinación de las semillas y establecimiento de plántulas tanto *in situ* como *ex situ*, o se recurre a simulaciones en donde se prueba el efecto que tienen distintos valores de probabilidad en la tasa de crecimiento poblacional (Flores-Martínez et al. 2005; Mandujano et al., 2007; Zepeda-Martínez et al., 2013; Aranda-Pineda, 2015; Arroyo-Cosultchi et al., 2016; Martínez-Ramos et al., 2016). En este sentido las simulaciones nos permiten hacer predicciones, probar teorías o ideas fundamentadas sobre el sistema de estudio y saber cómo actúa el ambiente en la población estudiada, todo esto para tener un mejor entendimiento de los procesos biológicos que interactúan en ella (Peck, 2001)

Este tipo de modelos y simulaciones permiten hacer recomendaciones puntuales sobre en qué categoría de tamaño, cuál proceso (crecimiento, fecundidad o supervivencia) y en qué proporción se deben dirigir los esfuerzos para la conservación de poblaciones de especies en riesgo. Ejemplo de lo anterior son los estudios realizados con *Neobuxbaumia macrocephala*, *N. tetetzo*, *N. mezcalaensis* (Esparza-Olguín, 2005), *N. polylopha* (Arroyo-Cosultchi et al., 2016), *Astrophytum ornatum* (Zepeda-Martínez et al., 2013), *M. huitzilopochtli* (Flores-Martínez et al., 2010), *A. capricorne* (Mandujano et al., 2015), *M. magnimamma* (Valverde et al., 2004),

Ariocarpus scaphirostris (Mandujano *et. al.*, 2007) y *M. humboldtii* (Martínez-Ramos *et. al.*, 2016).

Por último, existe una variante del modelo matricial que incluye la variación estocástica ambiental en el modelo. Este modelo matricial estocástico conjunta una serie de matrices de transición en donde se expresan las probabilidades de los individuos de transitar a las diferentes categorías de tamaño y cada matriz se caracteriza por las condiciones ambientales particulares de la temporada en que los datos fueron obtenidos. Así, con este modelo se puede obtener una tasa de crecimiento estocástica dependiendo de la probabilidad de ocurrencia de cada matriz (i.e. la ocurrencia de ciertas condiciones ambientales en la población). Algunos estudios donde se ha aplicado este tipo de modelos son los hechos con *Opuntia rastrera* en donde se exploró el efecto de la variación temporal en la precipitación sobre la dinámica poblacional de esa cactácea, otro ejemplo es el estudio con *Xenosaurus grandis*, en las que se determinó el efecto de años que tuvieron temperaturas por arriba de la media anual (años desfavorables), y años con temperaturas dentro de la media anual (años favorables) (Zúñiga-Vega *et. al.*, 2007) y el hecho con *M. huitzilopochtli* en el que se estudió el efecto del aumento en la probabilidad de la permanencia, crecimiento o de la fecundidad de ciertas categorías en una población conservada y en otra con disturbio antropogénico (Flores-Martínez *et. al.*, 2010).

Justificación

Echinocereus Engelman es un género de cactáceas de aproximadamente 60 especies que habitan en Norteamérica (Anderson, 2001), de las cuales 17 están bajo

alguna categoría de riesgo en la NOM-059-2010 (SEMARNAT, 2010; Goettsch *et. al.*, 2013). *Echinocereus enneacanthus* Engelm. es una especie endémica del Desierto Chihuahuense que se encuentra en la categoría de preocupación menor (lc) de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (García-Arévalo, 2002; Guzmán *et. al.*, 2003). Se conoce que en una población que habita la Reserva de la Biósfera de Mapimí en el estado de Durango, la estructura poblacional está totalmente sesgada a individuos adultos, por lo que se cree que no han ocurrido eventos de reclutamiento por varios años (Mandujano *et. al.*, 2008). Con esta estructura poblacional la población tiene tasas de crecimiento $\lambda=0.98$ y $\lambda=0.97$ para dos transiciones anuales distintas (Aranda-Pineda, 2015). Sin embargo, en experimentos de germinación en condiciones de laboratorio se han obtenido porcentajes máximos de germinación de 92% y 86% (Aranda-Pineda, 2015). Además, se demostró que las semillas tienen mayores tasas de germinación y las plántulas tasas mayores de supervivencia en condiciones de sombra, lo que sugiere que para estas etapas es favorable la presencia de una planta nodriza (Aranda-Pineda, 2015).

Echinocereus enneacanthus es una especie importante en el Desierto Chihuahuense, pues se ha reportado que puede ser refugio de algunos animales y sus frutos tienen pulpa jugosa alta en azúcares, por lo que puede ser un recurso del cual dependen los animales del desierto (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991; Willson, 1993; McReynolds, 2008). Es por todo lo anterior que se necesitan estudios en campo que corroboren los resultados de experimentos hechos en condiciones de laboratorio, además de una evaluación en condiciones naturales de la germinación de

las semillas y el establecimiento de plántulas en la población para tener una mejor comprensión de la dinámica poblacional de la especie.

OBJETIVOS

Evaluar el efecto que tiene la presencia de un banco de semillas en el suelo y la supervivencia de plántulas sobre la dinámica poblacional de *Echinocereus enneacanthus* Engelm. en la población de la Reserva de la Biósfera de Mapimí en el estado de Durango, México.

Objetivos particulares:

- Evaluar indirectamente la presencia de un banco de semillas.
- Evaluar la germinación de las semillas de *Echinocereus enneacanthus* en condiciones naturales.
- Evaluar la supervivencia de plántulas de *Echinocereus enneacanthus* bajo la sombra de plantas potencialmente nodrizas.
- Determinar la tasa de crecimiento poblacional de la especie considerando los resultados de experimentos previos.
- Determinar la tasa de crecimiento poblacional a partir de simulaciones hechas con un modelo matricial estocástico.

MATERIAL Y MÉTODOS

Sitio de Estudio

El sitio de estudio es la Reserva de la Biósfera de Mapimí (RBM), la cual pertenece a una cuenca endorreica denominada Bolsón de Mapimí, que, por sus características de vegetación y aridez, pertenece al Desierto Chihuahuense (Gallina y Sandri, 1979). La RBM se encuentra situada en el vértice de los estados de Chihuahua, Coahuila y Durango en México ($26^{\circ}40'N$, $103^{\circ}40'O$) y se compone de dos zonas núcleo (Dunas de la Soledad y Sierra la Campana) que abarcan un total de 28,533 ha y una zona de amortiguamiento con 313,855 ha, sumando un total de 342,388 ha (Fig. 1) (Montaña, 1988; Montaña, 1990; CONANP-SEMARNAT, 2006). La RBM tiene en promedio una elevación de 1150 m s.n.m., siendo los puntos más altos el Cerro de San Ignacio con una altura de 1480 m y el Cerro de La Campana con una altura de 1800 m (CONANP-SEMARNAT, 2006).

La Reserva tiene un clima que corresponde al tipo BWhw(e): muy árido, semicálido, con lluvias en verano y de amplitud térmica extremosa. La temperatura media anual es de $20.8^{\circ}C$ con una máxima en el mes de junio de $37.41^{\circ}C$ y una mínima en el mes de enero de $3.9^{\circ}C$. Son frecuentes los días con heladas en la temporada invernal, con una media de 37 días con heladas nocturnas, repartidos entre los meses de noviembre a abril. La precipitación media anual es de 264 mm; el mayor porcentaje de lluvias se concentra entre junio y septiembre. Las lluvias invernales, entre los meses de noviembre a febrero, muestran gran variabilidad interanual en su repartición y representan cerca del 9% del total de precipitación (Montaña, 1988; CONANP-SEMARNAT, 2006).

En la RBM se han descrito siete unidades de vegetación y ambientes, basados en la geomorfología, tipo de suelo y vegetación presente en el sitio (Fig. 2): Las unidades 1) Playa sur y 2) Playa norte, comprenden áreas con relieves planos, formadas por acumulación de sedimentos y en las que la vegetación está constituida principalmente por pastizales (Montaña, 1988). La unidad 3) Bajadas y cerros de origen ígneo y sedimentario, comprenden un conjunto de sierras y cerros, y sus abanicos aluviales o bajadas, en donde la vegetación consiste en matorrales y en las partes más bajas, se presentan arcos de vegetación (Montaña, 1988). La unidad 4) Zona de transición eólica-fluvial, es una zona entre la unidad 3 y la zona de dunas, en donde la vegetación va desde arcos de vegetación cercano a la unidad 3 y zonas desnudas de vegetación cercanas a las dunas (Montaña, 1988). La unidad 5, correspondiente a la zona de dunas, comprende una extensa área de dunas de arena, en donde la vegetación es un matorral abierto en las partes altas de los médanos y una comunidad arbustiva en las partes bajas de las interdunas (Montaña, 1988). En la unidad 6) Bajadas y sierras de origen calcáreo, la vegetación se conforma por comunidades arbustivas y en las partes más bajas se presenta un matorral abierto (Montaña, 1988). Por último, la unidad 7) Mesa de basalto, corresponde a una colada basáltica de volcanes presentes al este de la RBM, en la cual la vegetación está compuesta por especies leñosas y suculentas (Montaña, 1988).

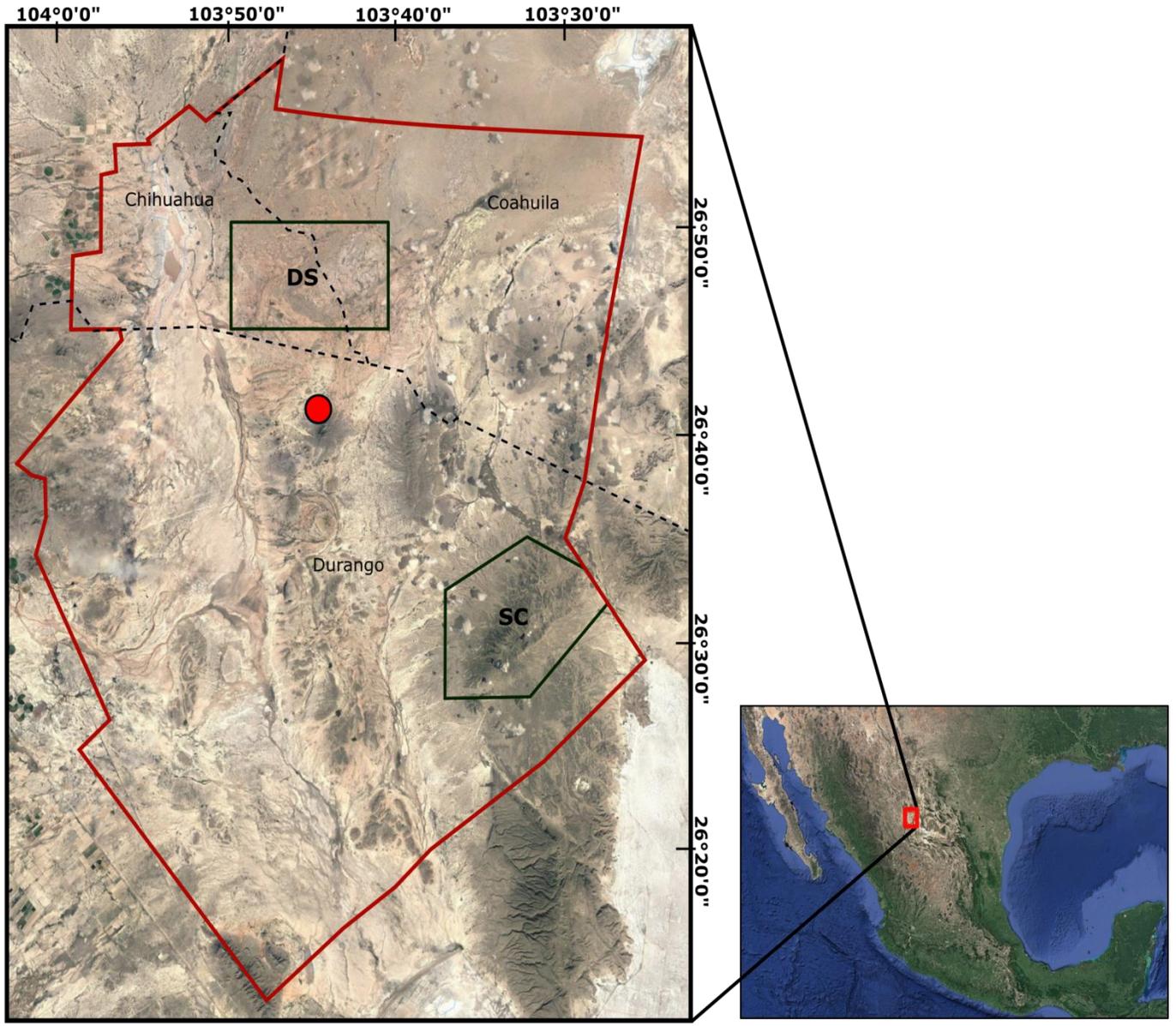


Figura 1. Ubicación geográfica de la Reserva de la Biósfera Mapimí. La línea color rojo representa el límite de la reserva y líneas punteadas se indica el límite territorial de los estados que la conforman. La zona núcleo Dunas de la Soledad está indicada con las letras DS y la zona núcleo Sierra de la Campana está indicada con las letras SC. El punto color rojo al centro de la imagen indica el sitio de la reserva donde se llevó a cabo el estudio. Imagen modificada de Montaña, 1988. Imágenes satelitales tomadas de Google Earth, marzo 2017.

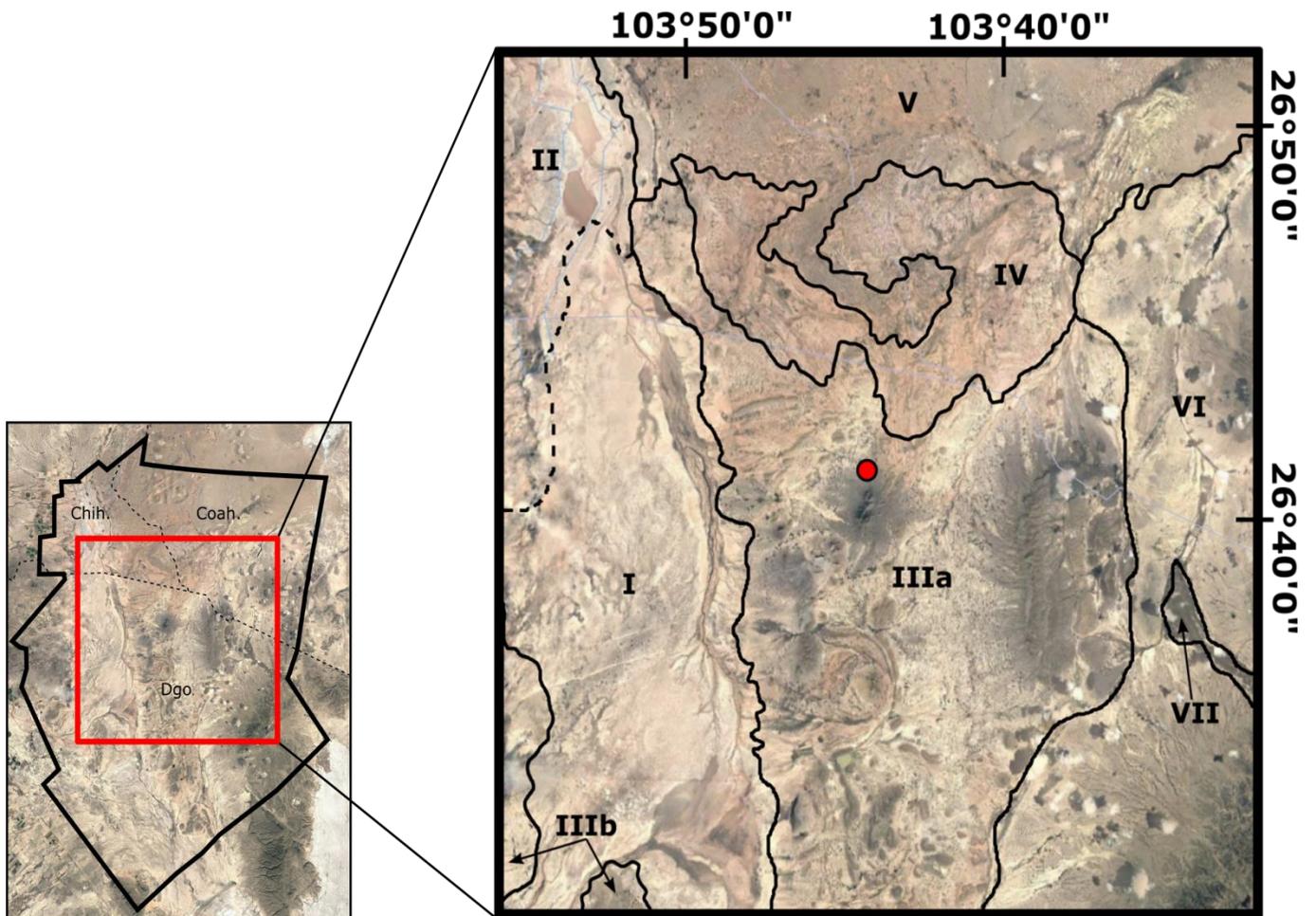


Figura 2. Ubicación de las siete unidades de vegetación presentes en la Reserva de la Biósfera Mapimí. I) Playa sur, II) Playa norte, III) Bajadas y cerros de origen ígneo y sedimentario (a.-central b.-oeste), IV) Zona de transición, V) Zona de dunas, VI) Bajadas y sierras de origen calcáreo y VII) Mesa de basalto. Con un punto color rojo se indica el sitio de la reserva donde se llevó a cabo el estudio. Imagen modificada de Montaña, 1988. Imágenes satelitales tomadas de Google Earth, marzo 2017.

Especie de Estudio

Echinocereus enneacanthus (Engelm.) es una especie perteneciente a la familia Cactaceae, que habita en los estados de Chihuahua, Coahuila, Durango, Nuevo León, San Luis Potosí, Tamaulipas y Zacatecas en México y en Texas y Nuevo México en Estados Unidos (Guzmán *et. al.*, 2003). La especie aparece como *E. merkeri* Hildmann en el listado de especies de la RBM, es una especie cespitosa que forma agregaciones de entre 30 y 350 tallos, tiene una flor magenta y produce una baya globosa con múltiples semillas (Fig. 3). Los tallos son cilíndricos hasta de 70 cm de largo, tiene de 7 a 10 costillas, con areolas circulares de 3 mm de diámetro, con espinas rígidas, de 7 a 12 radiales de color blanco, con una espina central, de 3 a 5 cm. Las flores son color rosa o magenta y miden de 5 a 7.5 cm de largo y de similar diámetro. Los segmentos internos del perianto son de 12 a 35, dispuestos en 3 hileras. Los estambres son más cortos que los segmentos del perianto, los filamentos de 10 mm de largo de color verdoso o rosa, con anteras amarillas oblongas de 1 mm de largo. El estilo es blanquecino de 3.1 cm de largo con 8 a 12 lóbulos, largos y delgados de color verde. El fruto es una baya globosa u ovoide de 3.8 cm de largo y 2.5 cm de ancho, de color verdoso, castaño o purpúreo, con areolas que llevan espinas setosas, caducas al madurar. Cada fruto contiene un promedio de 1272.6 semillas que miden aproximadamente 1 mm de longitud (Mandujano, datos no publicados). Las semillas son fotoblásticas positivas y se ha registrado que pueden germinar entre las primeras dos semanas de haber sido sembradas en condiciones de laboratorio e invernadero (Aranda-Pineda, 2015).



Figura 3. Individuo adulto de *Echinocereus enneacanthus* de la Reserva de la Biósfera Mapimí, Durango, México. Se observa una flor y un fruto en desarrollo. La escala de cero a 40 cm. Foto por Tania Fernández Muñiz, mayo 2017.

Consideraciones de los experimentos

Todos los experimentos se realizaron usando semillas de la especie de estudio de ocho años de edad, las cuales fueron resultado de una colecta hecha por Mandujano *et. al.* (2008). Al momento del montaje de los experimentos las semillas tenían una proporción de germinación de 0.8 en una cámara ambiental a 26 °C con fotoperiodo de 12 h.

Los experimentos de germinación y supervivencia de plántulas y juveniles se montaron en mayo de 2016, y se llevaron a cabo en un área de exclusión de herbívoros del Laboratorio del Desierto perteneciente Instituto de Ecología A.C., en la RBM (Fig. 4). Dicho lugar constaba de un área de desierto (144m²) rodeada

y cubierta por malla de alambre para evitar la entrada de herbívoros. Esta área sin herbívoros forma a *grosso modo* un pastizal de *Pappophorum vaginatum* Buckley, una gramínea nativa de América y que está presente en la reserva, la cual se utilizó como planta nodriza en los experimentos de este trabajo.



Figura 4. Área de exclusión de herbívoros (144 m²) en la Reserva de la Biósfera de Mapimí. Se observa el pastizal de *Pappophorum vaginatum*, especie que se utilizó para los experimentos de germinación y supervivencia. Foto por José A. Aranda-Pineda, enero 2017.

Evaluación de la presencia de un banco de semillas

Para evaluar la presencia de un banco de semillas de *E. enneacanthus* se realizó un experimento en el que se evaluó la proporción de germinación de las semillas. El factor probado fue el sitio en el que las semillas estuvieron enterradas antes de ponerlas a germinar con dos niveles: un sitio sombreado y un sitio abierto. Para

enterrar las semillas sin perderlas en el suelo, se hicieron sobres de malla de plástico en los que se colocaron 100 semillas de la especie de estudio (Fig. 5). Cada sobre se etiquetó con una placa metálica con un número para identificar el sitio donde el sobre estuvo enterrado.

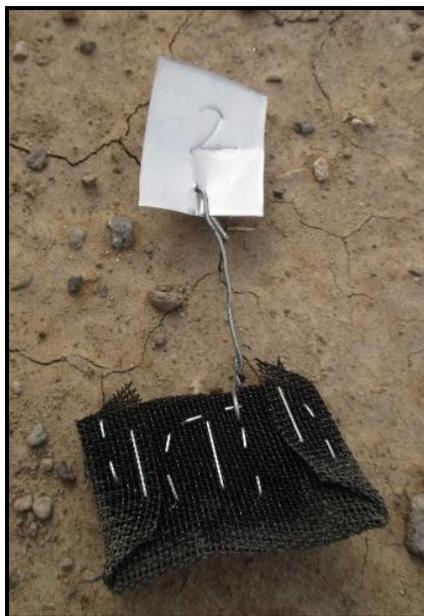


Figura 5. Sobre de malla de plástico con etiqueta de metal, que contenía 100 semillas de *Echinocereus enneacanthus*.

Los sobres con semillas se enterraron a 5 cm de profundidad en mayo de 2016 y durante un año se extrajeron ocho sobres a intervalos regulares (1, 2, 3, 6, 8, 10, 11 y 12 meses) y las semillas de los sobres recuperados se pusieron a germinar en laboratorio. Para cada sitio, se obtuvieron diez repeticiones que constaban de una caja de Petri con agar bacteriológico al 1% en las que se colocaron diez semillas. Las cajas de Petri con semillas se colocaron en una cámara ambiental a 26 °C con fotoperiodo de 12 h. Se consideró que una semilla había germinado cuando se podía observar la radícula fuera de la testa. Para comparar las proporciones finales de germinación entre meses y entre los sitios

donde estuvieron las semillas, se hizo un modelo lineal generalizado con distribución binomial y función de ligamiento logit, con el lenguaje de programación R (R Core Team, 2016).

Evaluación de la germinación de las semillas en condiciones naturales

La germinación de las semillas en condiciones naturales de *E. enneacanthus* se evaluó en un experimento en el que el factor probado fue el pre-acondicionamiento o *priming* hídrico de las semillas o *hydropriming*. Los tratamientos fueron semillas con *hydropriming*, es decir tratadas con un ciclo de hidratación, y semillas sin *hydropriming* (control).

El tiempo que debía durar un ciclo de hidratación-deshidratación para las semillas de *E. enneacanthus* se determinó en un experimento previo en condiciones de laboratorio, que consistió en colocar diez semillas en una caja de Petri que tenía en el fondo papel filtro hidratado con 1 ml de agua (cinco réplicas). El peso (mg) de las semillas se registró al inicio del experimento y cada hora hasta que el peso de la semilla se estabilizó o hasta que una semilla germinó. Las semillas iniciaron con un peso promedio de 47.88 mg y el peso se estabilizó después de seis horas con un peso promedio de 60.6 mg (Fig. 6). Después de que el peso de las semillas se estabilizó, éstas se cambiaron a otra caja de Petri con un papel filtro seco y de igual manera se registró el peso de las semillas hasta que llegó a su valor inicial. Para el caso de la especie de estudio se determinó que un ciclo de *priming* hídrico consistía en ocho horas de hidratación continuas por cuatro horas de deshidratación.

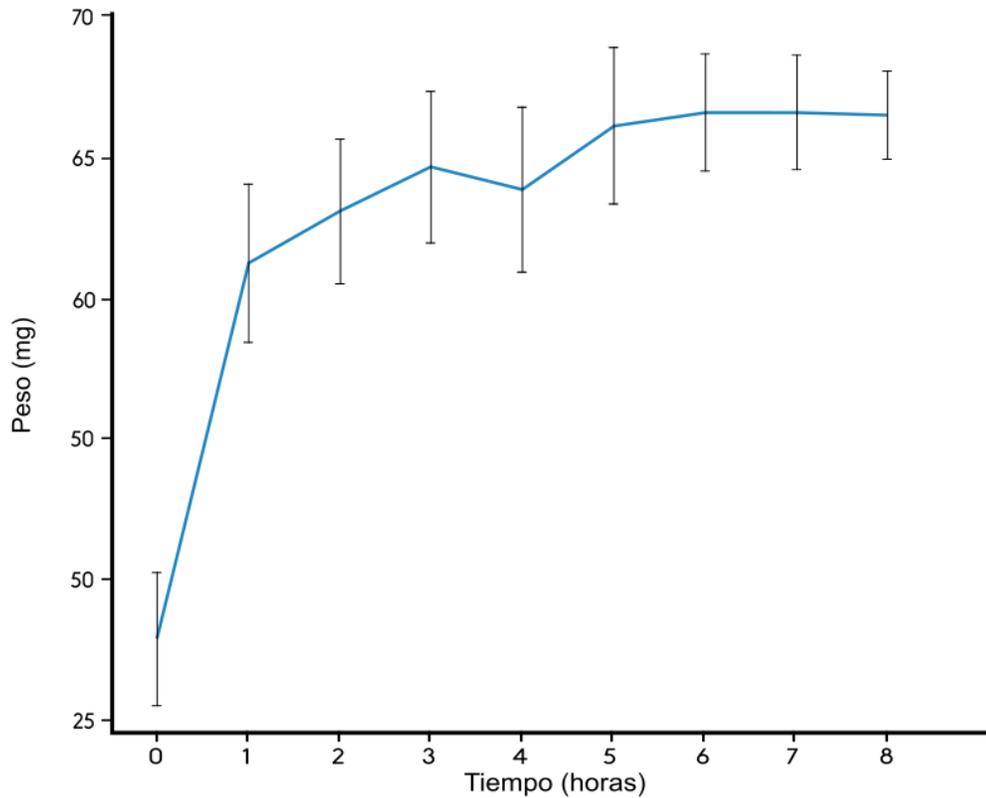


Figura 6. Curva de imbibición de las semillas de *Echinocereus enneacanthus*. En la curva se observa el promedio del peso de las semillas y su desviación estándar en cada hora durante un periodo de ocho horas. Se observa que el peso de las semillas se estabiliza a partir de las seis horas. Las semillas utilizadas tenían 8 años de edad, almacenadas en bolsas de papel a temperatura ambiente.

Para el experimento de germinación en condiciones naturales, cada tratamiento tuvo 100 réplicas. Cada réplica consistió en un recipiente de celulosa con suelo del sitio de estudio y cinco semillas de *E. enneacanthus*. Todas las réplicas se colocaron bajo el pastizal de *Pappophorum vaginatum* presente dentro del área de exclusión de herbívoros. El experimento se montó en mayo de 2016 y durante un año se realizaron ocho revisiones al experimento durante un año

(cuando el experimento llevaba 1, 2, 3, 6, 8, 10, 11 y 12 meses de estar montado) y en cada revisión se registró el número de plántulas que había en cada réplica.

Las proporciones de germinación se compararon en el tiempo (meses) y entre los tratamientos probados con un modelo lineal generalizado que utiliza una distribución tipo binomial y una función de enlace logit, en el lenguaje de programación R (R Core Team, 2016).

Evaluación de la supervivencia de juveniles

La supervivencia de individuos juveniles de la población de *Echinocereus enneacanthus* se midió en un experimento con individuos de tres años de edad. Las plantas usadas en este experimento se obtuvieron a partir de semillas puestas a germinar en el año 2013 bajo condiciones de invernadero en la Ciudad de México y mantenidas bajo malla sombra, que intercepta el 70% de la luz solar, hasta el momento del experimento (Fig. 7).

Un total de 187 individuos juveniles de *Echinocereus enneacanthus* se trasplantaron a 95 macetas de celulosa (jiffy pots) con suelo del sitio de estudio. En cada maceta de celulosa se colocó entre uno y tres individuos, posteriormente, las macetas con juveniles se colocaron bajo el pastizal de *P. vaginatum* en el área de exclusión de herbívoros, en el mes de mayo de 2016.

La supervivencia de los individuos en cada maceta se registró ocho veces durante un año: cuando el experimento llevaba 1, 2, 3, 6, 8, 10, 11 y 12 meses de estar montado. Las proporciones de supervivencia se compararon en el tiempo

(meses) con un modelo lineal generalizado que utiliza una distribución tipo binomial y una función de enlace logit, en el lenguaje de programación R (R Core Team, 2016).



Figura 7. Individuo juvenil de *Echinocereus enneacanthus* antes de ser trasplantado a las macetas de celulosa para el experimento en campo.

Dinámica poblacional

La dinámica poblacional de *Echinocereus enneacanthus* se evaluó con los datos provenientes de dos censos anuales realizados en el mes de mayo de 2016 y de 2017. Los censos se hicieron en una población de *Echinocereus enneacanthus* donde los individuos están distribuidos y mapeados en once parcelas de 50 × 20 m, delimitadas en estudios anteriores (Mandujano *et. al.*, 2008; Aranda-Pineda, 2015). Las parcelas no habían sido censadas desde el año 2010, por lo que se procedió a localizar a los individuos, y se contabilizó el número total de individuos

sobrevivientes. Además, a cada individuo se le midió el área y la altura, el número de tallos o “cabezas”, el total de estructuras reproductivas presentes y, de estas estructuras, cuántas se desarrollaron a frutos.

Con los datos anteriores, los individuos se clasificaron en ocho categorías de acuerdo a su estado reproductivo y a su tamaño (número de tallos presente por individuo) partiendo de la clasificación propuesta por Aranda-Pineda (2015) (Tabla 1). Para saber si un individuo era juvenil o adulto, se hizo un análisis de regresión lineal con cada variable medida (altura, área, número de tallos por individuo) para conocer cuál es el mejor predictor del número de estructuras reproductivas por individuo. La variable que lo explica en mayor medida es el área de la planta. Los individuos reproductivos más pequeños tuvieron un área de 274 cm², por lo tanto, los individuos que tuvieron un área menor a ésta se les consideró como juveniles.

Una matriz de Lefkovitch se construyó considerando la talla de los individuos del tiempo t a $t+1$. Además de las categorías antes definidas, se incluyó una nueva categoría que incluye a las semillas y expresa la fecundidad de las categorías de adultos reproductivos. La fecundidad por categoría se estimó de la siguiente forma:

$$F = \frac{\text{Frutos} \times \text{semillas}}{\text{Individuos}}$$

en donde F es la Fecundidad en cada categoría de individuos adultos, Frutos es la suma del número de frutos producidos por todos los individuos en cada categoría de adultos, Semillas es el número promedio de semillas por fruto.

Tabla 1. Clasificación de los individuos de la población de *Echinocereus enneacanthus* en la Reserva de la Biósfera Mapimí. Una categoría de individuos no reproductivos reconocidos por la falta de estructuras reproductivas y su área menor a 274 cm², y siete categorías de adultos clasificados por el número de tallos presentes por individuo.

	Criterio de clasificación	Estado reproductivo
1	Plántulas y juveniles	No reproductivos
2	<6 tallos	Reproductivos
3	6 a 10 tallos	
4	11 a 15 tallos	
5	16 a 20 tallos	
6	21 a 25 tallos	
7	26 a 30 tallos	
8	>30 tallos	

Para este estudio se utilizó el valor de 1272.6 semillas promedio por fruto, estimado por Mandujano (Datos no publicados) y finalmente *Individuos* es el número individuos en cada categoría de adultos. Así la fecundidad está medida como el número de semillas promedio producidas por individuo. Por último, debido a que en campo no se observó reclutamiento de nuevos individuos, ni transiciones de individuos juveniles a la primera categoría de adultos, a ambas transiciones se les asignó una probabilidad muy baja de ocurrir (1×10^{-6}). Además, se asignó un valor de banco de semillas de 0.2 debido a que se considera que todas las semillas producidas por la planta son viables y si en laboratorio germina una proporción de 0.8, el resto se asume que está en latencia y es la fracción que puede ingresar al banco.

La matriz de transición anual que contiene las tasas vitales de t a $t+ 1$ de *Echinocereus enneacanthus* es una matriz cuadrada de 9×9 clases. La matriz de transición anual contiene las probabilidades de transición y contribución de un promedio individual de cada una de las etapas del ciclo de vida de la especie durante una unidad de tiempo, que en este caso es de un año (Caswell, 2001). Esta matriz se expresa como $A = \{a_{ij}\}$ (en donde a representa a cada elemento que conforma la matriz con los subíndices i en los renglones y j las columnas) (Caswell, 2001).

La tasa de crecimiento poblacional anual se estimó por medio de métodos numéricos, con el modelo matricial que es expresado como $n_{t+1} = An_t$, en donde A corresponde a una matriz de transición y n es un vector de densidad poblacional en el tiempo t y $t+1$ (Caswell, 2001). El tamaño una población crece si $\lambda > 1$, decrece si $\lambda < 1$ y se mantiene estable si $\lambda = 1$ (Caswell, 2001). También se calcularon los valores propios de λ , la estructura estable, expresada como w y el valor reproductivo expresado como v .

Posteriormente, se realizaron los análisis de perturbación prospectiva de sensibilidad y elasticidad (De Kroon *et al.*, 1986; Caswell, 2001). El análisis de sensibilidad es una medida absoluta de los cambios producidos en λ por una modificación en cada elemento de la matriz (De Kroon *et al.*, 1986). Esta medida se expresa en una matriz de sensibilidad $S = \{s_{ij}\}$. Los elementos de esta matriz calcularon a partir de los valores propios de λ con la ecuación:

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

en donde v_i y w_j corresponden al i -ésimo y al j -ésimo elemento de los vectores propios, \mathbf{v} y \mathbf{w} (Caswell, 2001).

Por su parte el análisis de elasticidad cuantifica los cambios proporcionales en λ originados por cambios en cada uno de los elementos de la matriz, y se expresa en una matriz de elasticidades $E = \{e_{ij}\}$, donde cada elemento se calcula como:

$$e_{ij} = \left(\frac{a_{ij}}{\lambda}\right) \times (s_{ij}).$$

en donde a_{ij} corresponde a cada elemento de la matriz de transición A y s_{ij} corresponde a cada uno de los elementos de la matriz de sensibilidad S (Caswell, 2001).

La suma de todas las entradas en la matriz de elasticidades es igual a la unidad, es por esto que cada uno de los valores de elasticidad (e_{ij}) corresponde directamente a la contribución relativa a la tasa finita de crecimiento del valor (a_{ij}) de la matriz original y por consiguiente representan la contribución proporcional que hacen al valor de λ (De Kroon *et al.*, 1986).

Para determinar qué proceso demográfico aporta en mayor medida al valor de la tasa de crecimiento poblacional obtenida, se construyó un triángulo demográfico, el cual es una interpretación demográfica del triángulo de Grime (Silvertown, *et. al.*, 1992;1993). Para realizar tal gráfica se realizó la suma de las elasticidades de cada proceso demográfico: crecimiento, supervivencia y fecundidad. Para el crecimiento se sumaron de las entradas de la matriz de elasticidad correspondientes al crecimiento de una categoría a la siguiente y

crecimientos a categorías superiores no continuas (saltos), para la supervivencia se sumaron las entradas de la matriz correspondiente a la permanencia de los individuos en la misma categoría y los decrecimientos de los individuos a categorías más pequeñas, y por último para la fecundidad se sumaron las entradas de la matriz correspondientes a la fecundidad de los individuos adultos (Silvertown, *et. al.*, 1992;1993).

La tasa de crecimiento poblacional (λ), el valor reproductivo (v) y la estructura estable de la población (w) se obtuvieron por medio de métodos numéricos (Caswell, 2001; Morris y Doak, 2002), y junto con los análisis prospectivos de sensibilidad y elasticidad se realizaron con el complemento popbio del lenguaje de programación R (Stubben y Milligan, 2007; R Core Team, 2016). Para graficar las estructuras poblacionales observadas y la estructura estable se usó el complemento ggplot2 (Wickhan, 2009) y para la gráfica del triángulo demográfico se usó el complemento ggtern (Hamilton, 2016) también del lenguaje de programación R.

Simulaciones de la dinámica poblacional

En primer lugar, para conocer el efecto que tiene el reclutamiento de nuevos individuos en la población de *E. enneacanthus* se realizaron simulaciones en las que se calculó la tasa de crecimiento poblacional λ con todos los valores posibles que puede tomar la entrada a_{21} (transición de semillas a plántulas) y la entrada a_{11} (banco de semillas) en la matriz de transición A , sin modificar el resto de las entradas en la matriz. Los posibles valores que puede tomar la entrada a_{21} están

en un intervalo entre cero (no hay germinación de semillas), hasta 0.8 (valor máximo de germinación en laboratorio). Por otro lado, la entrada a_{11} puede tomar valores en un intervalo entre cero (no hay banco de semillas) y uno (todas las semillas se quedan formando un banco). Posteriormente se graficaron todos los posibles valores de λ y se ubicó en la gráfica los valores de germinación que se encontraron en campo con los experimentos hechos en este estudio sin la presencia de herbívoros. Para calcular los valores de λ , se utilizó el complemento popbio del lenguaje de programación R (Stubben y Milligan, 2007; R Core Team, 2016).

Para conocer cuál es el efecto de la variabilidad ambiental sobre la población de estudio, se realizaron simulaciones estocásticas. La forma de analizar la dinámica poblacional en un ambiente estocástico es usando un modelo en donde se supone que existe un número discreto y limitado de estados ambientales (i.e., matrices anuales), cada matriz de transición representada un resumen del efecto del ambiente en la dinámica de la población en un año determinado (Caswell, 2001; Morris y Doak, 2002). Para ello además de la matriz calculada en este estudio (transición 2016-2017), se crearon dos matrices más en las que se cambiaron los valores de la permanencia de los individuos en las diferentes categorías de tamaño. En la primera matriz se aumentaron los valores de permanencia para lograr una tasa de crecimiento mayor a la unidad; finalmente, esta matriz tuvo una tasa de crecimiento $\lambda = 1.17$. En la segunda matriz se disminuyeron los valores de permanencia para lograr una tasa de crecimiento menor a la unidad, ésta tuvo un valor de $\lambda = 0.90$. Las matrices se

modificaron de este modo para tener tres escenarios posibles: uno donde la población crece, es decir es un año favorable para la población, otro donde la población decrece, es decir un año favorable para la población y un tercero donde la población se mantiene estable (matriz real calculada con los censos 2016-2017).

El modelo matricial estocástico es una modificación del método de potencias, en la que se inicia multiplicando una de las matrices disponibles por el vector de densidad poblacional n inicial; el vector resultante se multiplica por otra de las matrices elegida aleatoriamente del conjunto para obtener un nuevo vector de densidad, este proceso se itera miles de veces, para estimar la λ de la población en el largo plazo, en un ambiente variable (Caswell, 2001; Morris y Doak, 2002).

La tasa estocástica de crecimiento es estimada como la media del logaritmo de la tasa de crecimiento denotada como $\widehat{\log\lambda_s}$, la cual es calculada como:

$$\widehat{\log\lambda_s} = \frac{1}{T} \sum_{t=0}^{T-1} r_t$$

en donde T corresponde al número de iteraciones con el que se calcula la tasa de crecimiento y r corresponde a la tasa de crecimiento en el tiempo t , calculada como:

$$r_t = \frac{\log(N(t+1))}{Nt}$$

en donde N es el número de individuos al tiempo t , y $t+1$ (Cohen *et. al.*, 1983). La precisión de la tasa de crecimiento poblacional estocástica puede ser medido con un intervalo de confianza al 95%, el cual se calcula como:

$$\widehat{\log\lambda_s} \pm 1.96 \sqrt{\frac{V(r)}{T}}$$

en donde $V(r)$ es la varianza de las tasas de crecimiento calculadas en cada iteración y 1.96 es una constante (Caswell, 2001). Debido a que la tasa de crecimiento está calculada como un logaritmo, no se puede comparar directamente con otras tasas de crecimiento calculadas solo con la matriz de transición. Por lo anterior, para tener un valor de la tasa de crecimiento con el que se puedan hacer comparaciones, se calculó el exponencial de las tasas de crecimiento estocásticas obtenidas.

Con este método se realizaron tres simulaciones, la primera suponiendo que todas las matrices (estados ambientales) tienen la misma probabilidad de ocurrir. Las siguientes simulaciones se realizaron cambiando la probabilidad de ocurrencia de las matrices. Para definir la probabilidad de ocurrencia de cada matriz en las simulaciones, se buscó en la literatura la ocurrencia del fenómeno del Niño en nuestro país. Cuando este fenómeno se presenta, los patrones de precipitación normal cambian y las zonas áridas del norte de país reciben una mayor cantidad de lluvia. Aunque la ocurrencia del fenómeno del Niño no tiene un comportamiento estocástico, su ocurrencia varía entre 2 a 7 años, con lo que se considera un ciclo irregular (Conagua, 2015). Con la información anterior se hizo una simulación suponiendo que un año favorable ocurre cada 2 años y la última simulación se realizó suponiendo que un año favorable ocurre cada 7 años. Se eligió como año favorable, la matriz de transición que tenía el valor de lambda más alto, suponiendo que para que la población tuviera esa tasa de crecimiento se

necesita de un año lluvioso, con precipitaciones por arriba de la media anual, como ocurre en años donde ocurre el Niño. Para la realización de estas simulaciones, se usó el complemento popbio del lenguaje de programación R (Stubben y Milligan, 2007; R Core Team, 2016).

RESULTADOS

Evaluación de la presencia de un banco de semillas

Las semillas usadas en los experimentos fueron viables después de ocho años de haber sido colectadas. En este experimento en particular se encontró una proporción de germinación mayor a la reportada inicialmente en laboratorio. Este aumento en la proporción de la germinación fue de entre 0.3 y 0.6% más en las semillas que estuvieron enterradas comparadas con las semillas germinadas en cámara ambiental (Tabla 2).

Cuando se comparó la proporción de germinación entre tratamientos de todos los meses, no se encontraron diferencias significativas entre las semillas que estuvieron enterradas bajo la sombra ($\bar{x}=0.76\pm 0.016$) y las semillas enterradas en un sitio abierto ($\bar{x}=0.83\pm 0.014$) ($\chi^2=1.612$, $p=0.204$, *1g.l.*). Por otro lado, cuando se comparó la proporción de germinación de las semillas de ambos tratamientos entre los meses que estuvieron enterradas (Tabla 2), tampoco se detectaron diferencias significativas ($\chi^2=5.558$, $P=0.592$, *7g.l.*). Sin embargo, a pesar de que no se encontraron diferencias significativas entre tratamientos, ni entre el tiempo que estuvieron enterradas, hay una tendencia a que la proporción de germinación disminuye y aumenta la variación con el tiempo a partir de los ocho meses de enterramiento (Tabla 2).

Tabla 2. Proporción de la germinación (media \pm error estándar) de las semillas de *Echinocereus enneacanthus* enterradas en un sitio abierto y bajo sombra. La columna Mes corresponde al tiempo en meses que estuvieron enterradas las semillas antes de ser puestas a germinar.

Mes	Bajo sombra	Sitio abierto	Promedio mensual
1	0.83 \pm 0.033	0.86 \pm 0.026	0.84 \pm 0.021
2	0.86 \pm 0.033	0.87 \pm 0.036	0.86 \pm 0.024
3	0.87 \pm 0.030	0.85 \pm 0.037	0.86 \pm 0.023
6	0.87 \pm 0.026	0.86 \pm 0.037	0.86 \pm 0.022
8	0.68 \pm 0.046	0.85 \pm 0.041	0.76 \pm 0.036
10	0.75 \pm 0.047	0.82 \pm 0.032	0.78 \pm 0.029
11	0.62 \pm 0.041	0.86 \pm 0.033	0.73 \pm 0.039
12	0.60 \pm 0.018	0.64 \pm 0.050	0.62 \pm 0.024

Evaluación de la germinación de las semillas en condiciones naturales

Las semillas de *Echinocereus enneacanthus* colocadas en condiciones naturales (para ambos tratamientos: *hydropriming* y tratamiento control) comenzaron a germinar dos meses después de haber sido sembradas. A partir del segundo mes la proporción de plántulas encontradas en ambos tratamientos comenzó a decrecer. Ninguna de las plántulas observadas en los dos tratamientos sobrevivió más de ocho meses (Fig. 8).

No se encontraron diferencias significativas en la proporción de germinación cuando se comparó entre tratamientos de todos los meses ($\chi^2=1.490$, $p=0.225$, 1g.l.), sin embargo, el tratamiento control tuvo una proporción de germinación ligeramente más alta ($\bar{x}=0.146 \pm 0.020$) que las semillas tratadas con *hydropriming* ($\bar{x}=0.114 \pm 0.019$).

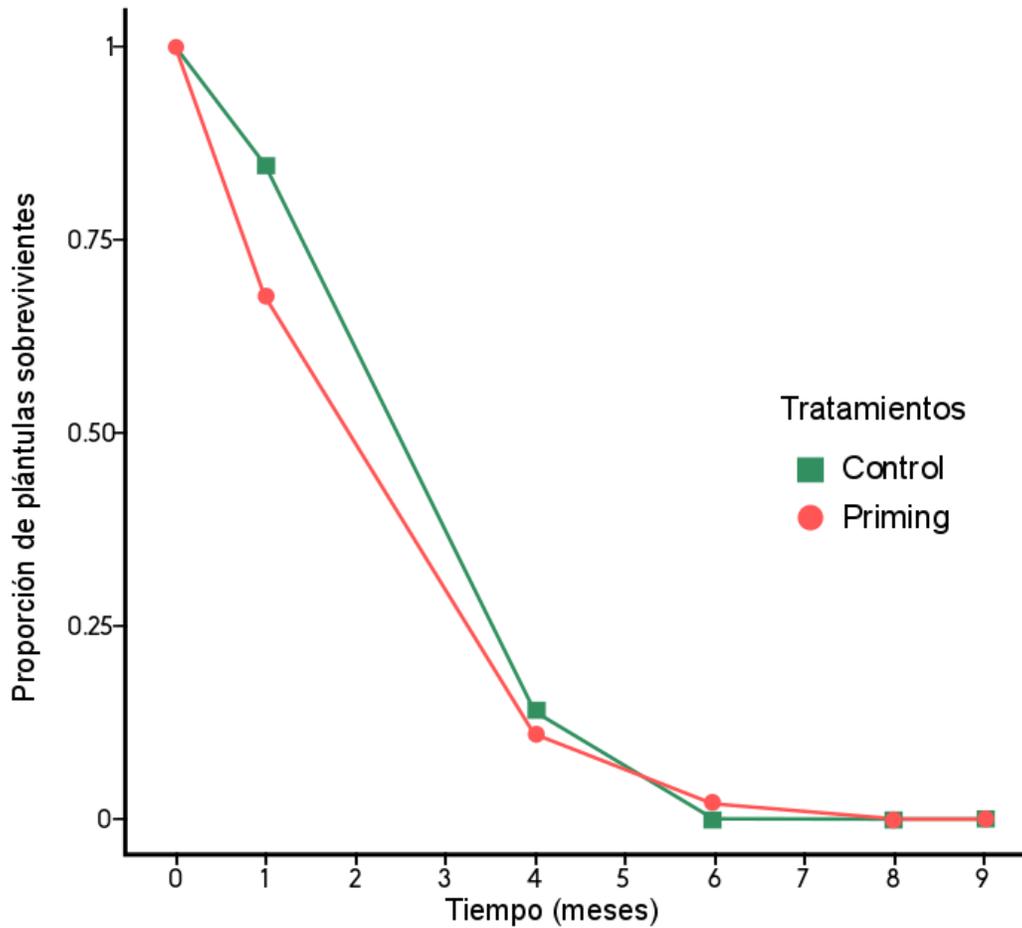


Figura 8. Proporción de plántulas sobrevivientes de *Echinocereus enneacanthus* en cada tratamiento (control cuadros línea verde y priming hídrico en círculos y línea rosa) durante nueve meses. Ninguna plántula sobrevive más de ocho meses en ambos tratamientos (n=100 macetas con 5 semillas por tratamiento).

Evaluación de la supervivencia de juveniles

Después de 12 meses sólo sobrevivió el 18.5% de los 187 individuos juveniles con los que se inició el experimento (Fig. 9). La mortalidad más alta se registró durante los primeros dos meses después de haber sido montado el experimento, y

después de ocho meses de estar en campo, el porcentaje de individuos sobrevivientes se mantuvo constante (Fig. 9).

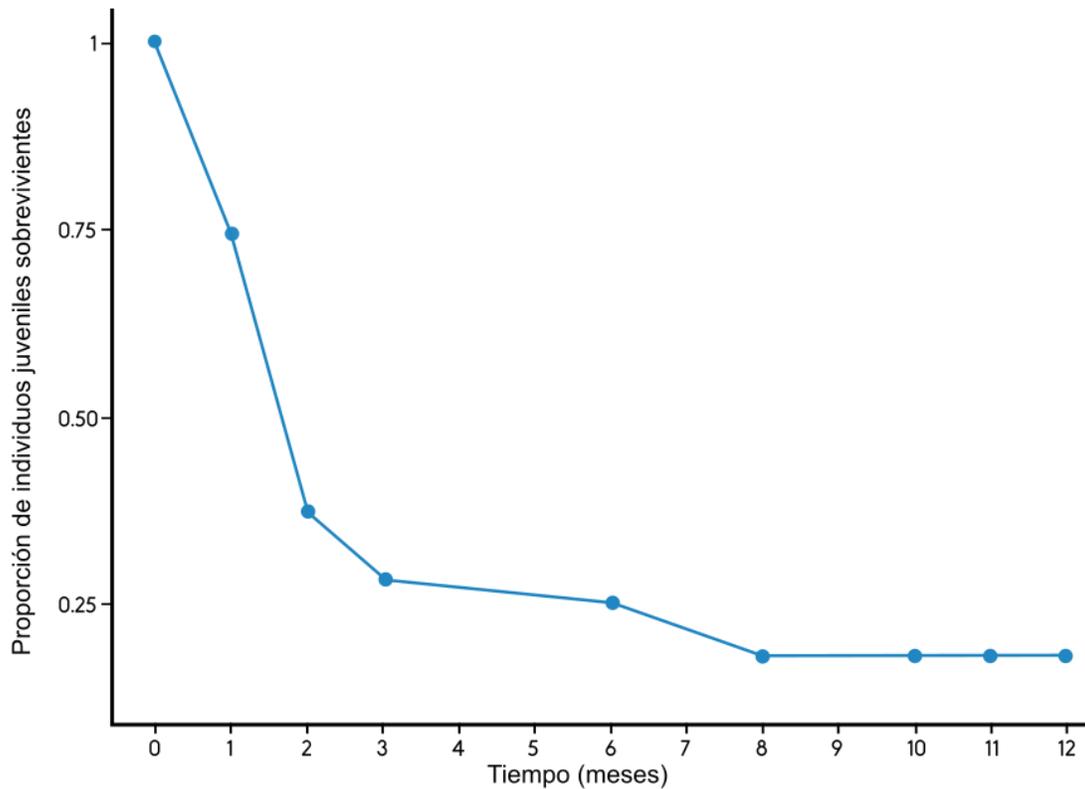


Figura 9. Proporción de individuos juveniles sobrevivientes de *Echinocereus enneacanthus* a lo largo de un año. La mayor pérdida de individuos se concentra en los primeros dos meses del experimento. Después de un año sobrevivió el 18.5% de los individuos juveniles ($n= 187$ plántulas al inicio del experimento).

Dinámica poblacional

En el censo inicial de mayo 2016 se contabilizó un total de 308 individuos en las 11 parcelas delimitadas (Anexo. 1). El área total muestreada en las 11 parcelas fue de 2,355 m², por lo que la densidad poblacional fue de 0.130 ind/m², es decir, en la población se encuentra en promedio un individuo cada 8 m². Un año después, en mayo de 2017 se contabilizó un total de 301 y cuando se compararon

las estructuras poblacionales entre años, no se encontraron diferencias significativas entre ellas ($\chi^2 = 4.809$, $P = 0.683$, 7g.l.). En ambos censos se observó que la población está sesgada hacia las categorías de individuos adultos, en especial se observó que la mayor proporción de individuos están distribuidos en las categorías de adultos 1 (1 a 5 tallos), adultos 2 (de 6 a 10 tallos) y adultos 3 (de 11 a 15 tallos). Estas categorías comprenden el 57.46% del total individuos en 2016 y el 58.47% del total de individuos en la población para el año 2017 (Fig. 10).

En la transición de los censos realizados no se registró reclutamiento de nuevos individuos, ni transición de individuos de la categoría de juveniles a la primera categoría de adultos. Debido a lo anterior para calcular la tasa de crecimiento poblacional, en la matriz de transición se asignó un valor muy bajo (1×10^{-6}) a la germinación de las semillas (entrada a_{21}) y la transición de juveniles a adultos (entrada a_{32}). Con la matriz de transición anual 2016-2017 se obtuvo una tasa de crecimiento poblacional $\lambda=0.998$ (I.C. 95%= 0.9913, 1.0), es decir a largo plazo la población decrece a una tasa de 0.2% anual (Tabla 3).

Con la matriz de transición se construyó el diagrama de ciclo de vida de la especie. El ciclo de vida indica de la especie es complejo. Hay permanencias ($a_{i=j}$), crecimientos ($a_{i>j}$), transiciones a categorías superiores no continuas ($a_{i>j}$) y decrecimientos o regresiones ($a_{i<j}$) (Tabla 3, Fig. 11). El proceso que tiene los valores más altos en la matriz de transición es la permanencia de los individuos en la misma categoría de tamaño, con valores ≥ 0.4 en todos los casos.

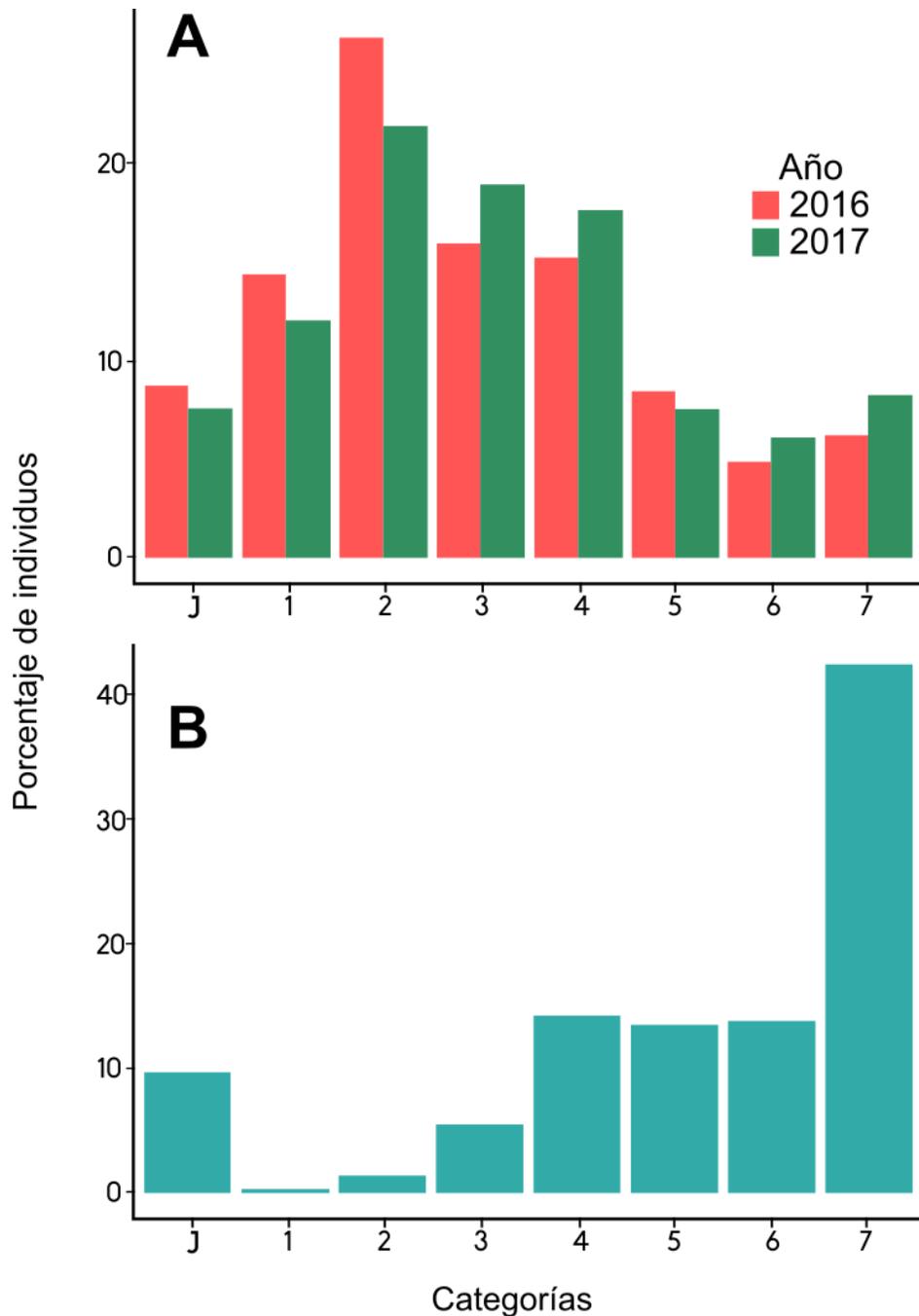


Figura 10. A) Estructura de la población de *Echinocereus enneacanthus* de la Reserva de la Biósfera Mapimí, en dos años distinto. En ambos años la estructura está sesgada a los individuos adultos. B) Estructura estable de la población proyectada por el modelo, en ésta la mayor proporción de individuos serán de la categoría 7. La categoría 1 representa el 0.07% de la población, por lo que en la gráfica la barra correspondiente a esta categoría no se aprecia. Las categorías corresponden al estado reproductivo de los individuos y al número de tallos: J=juveniles, 1= 1 a 5 tallos, 2= 6 a 10 tallos, 3= 11 a 15 tallos, 4= 16 a 20 tallos, 5= 21 a 25 tallos, 6= 26 a 30 tallos y 7= >30 tallos.

Tabla 3. Matriz de transición de Leftkovitch correspondiente a la transición anual 2016-2017 de la población de *Echinocereus enneacanthus* en la Reserva de la Biósfera Mapimí. Con esta matriz la tasa de crecimiento calculada es $\lambda=0.998$. Categorías: S=semillas, J=juveniles, 1= 1 a 5 tallos, 2= 6 a 10 tallos, 3= 11 a 15 tallos, 4= 16 a 20 tallos, 5= 21 a 25 tallos, 6= 26 a 30 tallos y 7= >30 tallos. En las últimas dos columnas w = estructura estable de la población (proporción reescalada sin considerar el banco de semillas, la proporción de las semillas =0.99) y v^* = vector del valor reproductivo. *Valor reproductivo medido como número de semillas por individuo; para todas las categorías con excepción de la categoría de semillas, el valor reportado es $\times 100,000$. Los valores subrayados de las entradas a_{21} y a_{32} son valores no observados en campo y asignados como probabilidades muy bajas. Por último, indicado con negritas se resaltan las probabilidades más altas, correspondientes a la permanencia de los individuos en la misma categoría de tamaño.

Matriz de transición anual 2016-2017

	S	J	1	2	3	4	5	6	7	w	v^*
S	0.2	0	636.30	2435.22	3661.97	6660.84	6901.41	11962.44	19624.832		1
J	<u>1E10-6</u>	0.778	0.045	0	0	0	0	0	0	0.079	7.980
1	0	<u>1E10-6</u>	0.773	0.025	0	0	0	0	0	7E10-4	1757609
2	0	0	0.159	0.716	0	0.021	0	0	0	0.006	2174863
3	0	0	0.023	0.247	0.653	0.085	0	0	0	0.025	2199158
4	0	0	0	0.012	0.327	0.681	0.154	0	0	0.084	2175222
5	0	0	0	0	0.020	0.149	0.423	0.2	0.053	0.118	2369110
6	0	0	0	0	0	0.021	0.385	0.4	0.053	0.128	2427004
7	0	0	0	0	0	0.021	0.038	0.4	0.894	0.557	2443956

La estructura estable se reportó sin la categoría de semillas debido a que, según el modelo, a largo plazo esta categoría concentrará el 99% de los individuos es la categoría de semillas. Sin contar la categoría de semillas, la estructura estable indica que a largo plazo la población estará compuesta en mayor proporción por individuos adultos de la categoría 7 (>30 tallos) (Fig. 10). Esto se debe a que en ninguno de los dos censos se registró la muerte de ningún individuo de esta categoría. Por otro lado, la categoría con menor número de individuos es la categoría 1 (adultos de 1 a 5 tallos), lo que puede responder a la falta de transición de individuos juveniles a individuos adultos (proceso no observado en campo).

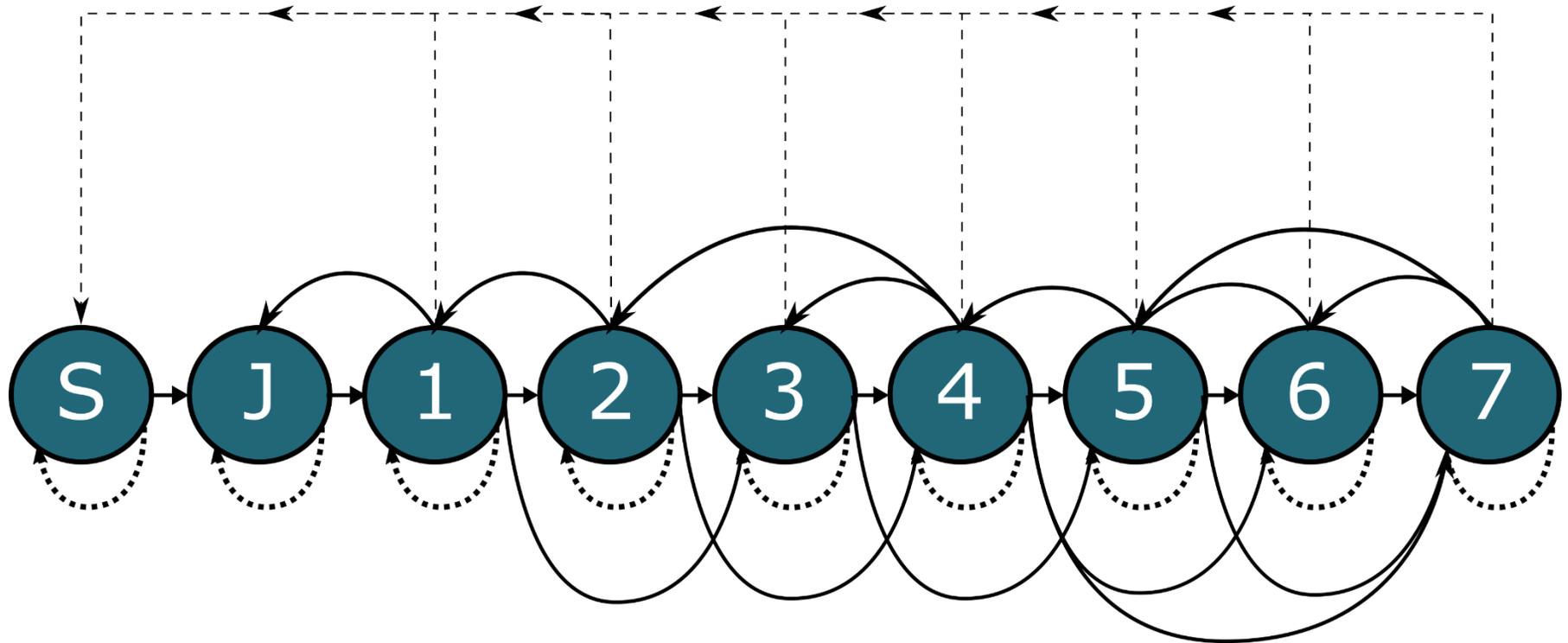


Figura 11. Diagrama del ciclo de vida de la población de *Echinocereus enneacanthus* de la Reserva de la Biósfera Mapimí. Cada etapa del ciclo de vida está representada con un nodo. El número o letra dentro de cada nodo representa cada categoría, S=semillas, J=juveniles y categorías de adultos: 1= 1 a 5 tallos, 2= 6 a 10 tallos, 3= 11 a 15 tallos, 4= 16 a 20 tallos, 5= 21 a 25 tallos, 6= 26 a 30 tallos y 7= >30 tallos. Se puede observar que es un ciclo de vida complejo en donde hay crecimientos representados con flechas rectas entre cada nodo, y crecimientos a categorías no continuas son representados con flechas curvas por debajo de los nodos. Por encima de los nodos con flechas curvas se representa el decrecimiento o regresiones de los individuos a categorías más pequeñas, con flechas punteadas curvas se representa la permanencia de los individuos en la misma categoría de tamaño y por último con flechas punteadas cuadradas se representa las fecundidades de los individuos adultos (categorías 1-7). Los valores de las transiciones aquí representadas se reportan en la matriz de transición (Tabla 3).

Tabla 4. Matriz de sensibilidad de la población de *Echinocereus enneacanthus* de la Reserva de la Biósfera Mapimí, correspondiente a la transición de los años 2016-2017. Los valores de esta matriz representan la sensibilidad de λ a cambios producidos en cada entrada de la matriz de transición. En negritas se resaltan los valores de sensibilidad más altos correspondientes a la permanencia de los individuos adultos de la categoría 7 en la misma categoría, la transición de individuos de la categoría 7 a la categoría 6 y a la transición de individuos de la categoría 7 a la categoría 6. S=semillas, J=juveniles, 1= 1 a 5 tallos, 2= 6 a 10 tallos, 3= 11 a 15 tallos, 4= 16 a 20 tallos, 5= 21 a 25 tallos, 6= 26 a 30 tallos y 7= >30 tallos.

	S	J	1	2	3	4	5	6	7
S	7.92E-08	0	3.35E-15	3.05E-14	1.15E-13	3.80E-13	5.35E-13	5.80E-13	2.52E-12
J	0.063	2.875E-07	2.676E-09	0	0	0	0	0	0
1	0	0.063	0.001	0.005	0	0	0	0	0
2	0	0	0.001	0.007	0	0.083	0	0	0
3	0	0	0.001	0.007	0.025	0.084	0	0	0
4	0	0	0	0.007	0.025	0.083	0.116	0	0
5	0	0	0	0	0.027	0.090	0.127	0.137	0.598
6	0	0	0	0	0	0.092	0.130	0.141	0.613
7	0	0	0	0	0	0.093	0.131	0.142	0.617

El valor reproductivo fue calculado como número de semillas por individuo ($\times 10,000$) para todas las categorías con excepción de la categoría de semillas (i.e., la primera categoría que por definición es 1, ver Caswell, 2001) (Tabla 3). Finalmente, los valores más altos en la matriz de transiciones se concentran en las permanencias de los individuos en la misma categoría de tamaño, especialmente los valores más grandes se encontraron en permanencia de juveniles, y de adultos de las categorías 1 y 2, es decir individuos de 1 a 5 tallos y 6 a 10 tallos respectivamente.

Por otro lado, la matriz de sensibilidades se construyó sin considerar las entradas de la matriz de transición con valor de cero. Con la matriz de sensibilidad se observó que las entradas de la matriz donde se encontraban los valores más altos

fueron las entradas s_{99} , s_{89} , y s_{79} , que corresponden en la matriz de transición a la permanencia de los individuos adultos de la categoría 7 (individuos de >30 tallos), a la regresión de de los individuos de la categoría de adultos 7 a la 6 (de 26 a 30 tallos) y a la regresión de los individuos de la categoría de adultos 7 a la 5 (de 21 a 25 tallos) respectivamente. Es decir que, si ocurre un cambio en las probabilidades de estas entradas en la matriz de transición A , éste tendrá un efecto mayor en la tasa de crecimiento, que un cambio producido en cualquier otra entrada (Tabla 4).

Por último, se calculó la matriz de elasticidades en donde se observó que los valores más altos se encontraban en la entrada e_{99} , que en la matriz de transición corresponde a la permanencia de los individuos adultos de >30 tallos, en la misma categoría de tamaño (Tabla 5). Esto significa que la tasa de crecimiento calculada con la matriz de transición A tiene una alta sensibilidad a este proceso que tiene un el valor mayor de elasticidad (0.55). Debido a lo anterior, la población de *E. enneacanthus* estudiada se ubica en el vértice del triángulo demográfico donde se ubican los valores más altos de supervivencia y baja elasticidad en fecundidad y crecimiento (Fig. 12). Esto indica que el proceso en el que la especie invierte más es la supervivencia, con más del 0.80 de la elasticidad total (Tabla 5, Fig. 12).

Tabla 5. Matriz de elasticidad de la población de *Echinocereus enneacanthus* de la Reserva de la Biósfera Mapimí, correspondiente a la transición de los años 2016-2017. Los valores de esta matriz representan la contribución proporcional de cada una de las entradas de la matriz de transición a λ . En negritas se resaltan los valores de sensibilidad más altos correspondientes a la permanencia de los individuos adultos de la categoría 7 en la misma categoría, la transición de individuos de la categoría 7 a la categoría 6 y a la transición de individuos de la categoría 7 a la categoría 6. S=semillas, J=juveniles, 1= 1 a 5 tallos, 2= 6 a 10 tallos, 3= 11 a 15 tallos, 4= 16 a 20 tallos, 5= 21 a 25 tallos, 6= 26 a 30 tallos y 7= >30 tallos.

	S	J	1	2	3	4	5	6	7
S	1.58E-08	0	2.13E-12	7.46E-11	4.25E-10	2.538E-09	3.70E-09	6.95E-09	4.96E-08
J	6.33E-08	2.240E-07	1.2189E-10	0	0	0	0	0	0
1	0	6.345E-08	4.56E-04	1.33E-04	0	0	0	0	0
2	0	0	1.16E-04	0.005	0	0.002	0	0	0
3	0	0	1.67E-05	0.002	0.017	0.007	0	0	0
4	0	0	0	8.23E-05	0.008	0.056	0.018	0	0
5	0	0	0	0	0.001	0.013	0.054	0.028	0.032
6	0	0	0	0	0	0.002	0.050	0.056	0.032
7	0	0	0	0	0	0.002	0.005	0.057	0.553

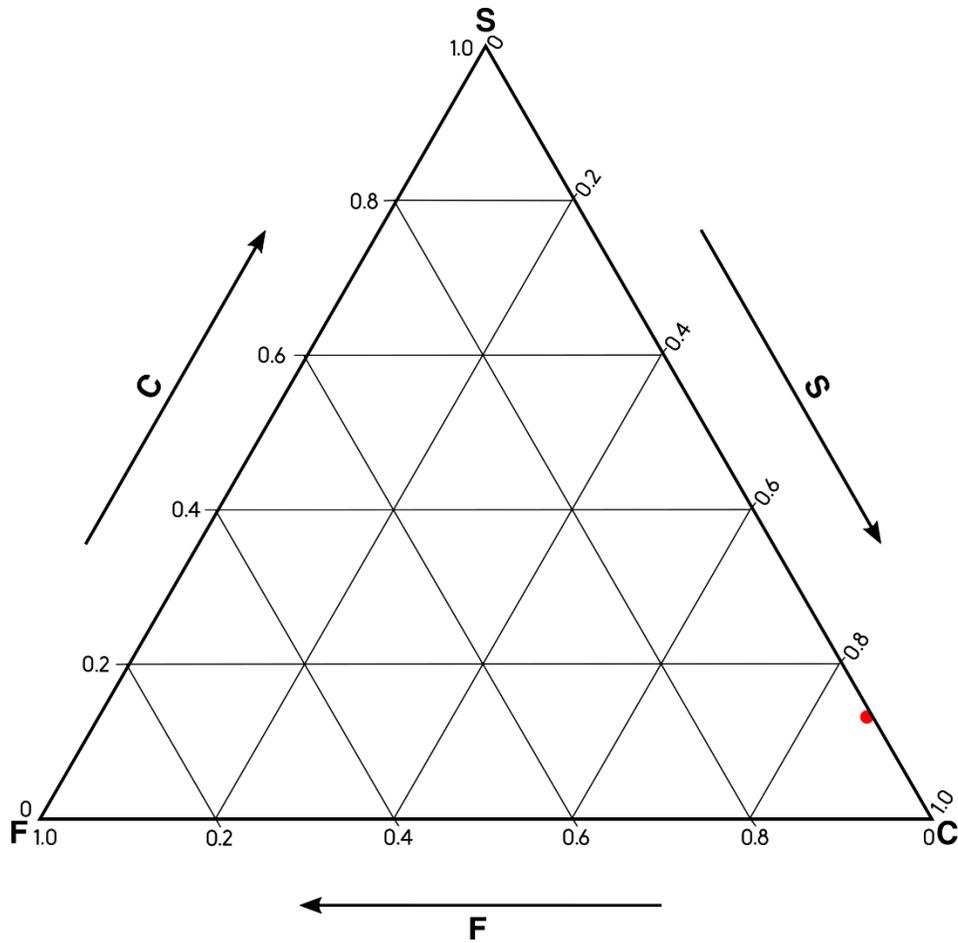


Figura 12. Triángulo demográfico para la población de *Echinocereus enneacanthus* de la Reserva de la Biósfera Mapimí. Muestra el valor de la elasticidad para diferentes procesos demográficos S=supervivencia, C=crecimiento y F=fecundidad. La población está indicada en la gráfica con un punto color rojo cerca de la esquina inferior derecha. Se observa que el proceso en el que se invierte más es la supervivencia de los individuos, la cual aporta más del 80% de la elasticidad total. Por otro lado, el proceso que menos aporta con menos del 1%, es la fecundidad.

Simulaciones de la dinámica poblacional

En primer lugar, en la primera simulación realizada se observó que la tasa de crecimiento poblacional aumenta su valor de manera exponencial cuando aumenta el valor de las semillas que permanecen formando un banco. Sin embargo, este aumento es mínimo pues solo cambia de $\lambda = 0.997946$ cuando no hay un banco de semillas, hasta $\lambda = 0.997952$ cuando el banco de semillas tiene un valor cercano a 1 (Fig. 13A). Por otro lado, en la segunda simulación se observó que la tasa de crecimiento aumenta desde $\lambda = 0.99$, cuando hay un reclutamiento cercano a cero. Así, cuando se recalcula la tasa de crecimiento incluyendo el valor de germinación registrado en campo (tratamiento control $a_{21}=0.14$) en exclusión de herbívoros, la tasa de crecimiento incrementa ($\lambda=1.005$), es decir, la población crece a una tasa anual de 0.5%. El valor máximo estimado para lambda es de 1.027, 2.7% de aumento por intervalos de tiempo, cuando la proporción de semillas que pasan a plántulas es de $a_{21}=0.8$ (Fig. 13B).

En las todas simulaciones estocásticas se observó que la especie está cerca del equilibrio numérico (Tabla 6). Las simulaciones que tuvieron el valor de la tasa finita de crecimiento poblacional estimada con el modelo estocástico(λ_s) más alto, fueron la simulación en donde las tres matrices tuvieron la misma probabilidad de ocurrencia (Tabla 6, simulación 1) y en la simulación en donde un año favorable ocurre cada dos años(Tabla 6, simulación 2). Por otro lado, la simulación en la que un año favorable ocurre una vez cada siete años tuvo el valor más bajo de la tasa de crecimiento estocástica (Tabla 6, simulación 3).

Tabla 6. Valores de la tasa finita de crecimiento poblacional (λ_s) y su intervalo de confianza al 95%, según el tipo de simulación estocástica probada. En la simulación 1, todas las matrices tienen la misma probabilidad de ocurrir, en la simulación 2 un año favorable ocurre cada dos años, en la simulación 3 un año bueno ocurre cada siete años. **A**= Matriz de transición 2016-2017 ($\lambda=0.99$), **B**=Matriz de transición que representa un año desfavorable ($\lambda=0.90$) y **C**=Matriz de transición que representa un año favorable ($\lambda=1.17$)

Simulación	Probabilidades de las matrices	Tasa de crecimiento simulada	Intervalo de confianza 95%
1	A =0.33 B =0.33 C =0.33	$\lambda_s=1.02$	1.022, 1.024
2	A =0.25 B =0.25 C =0.50	$\lambda_s=1.06$	1.060, 1.062
3	A =0.43 B =0.43 C =0.14	$\lambda_s=0.99$	0.990, 0.992

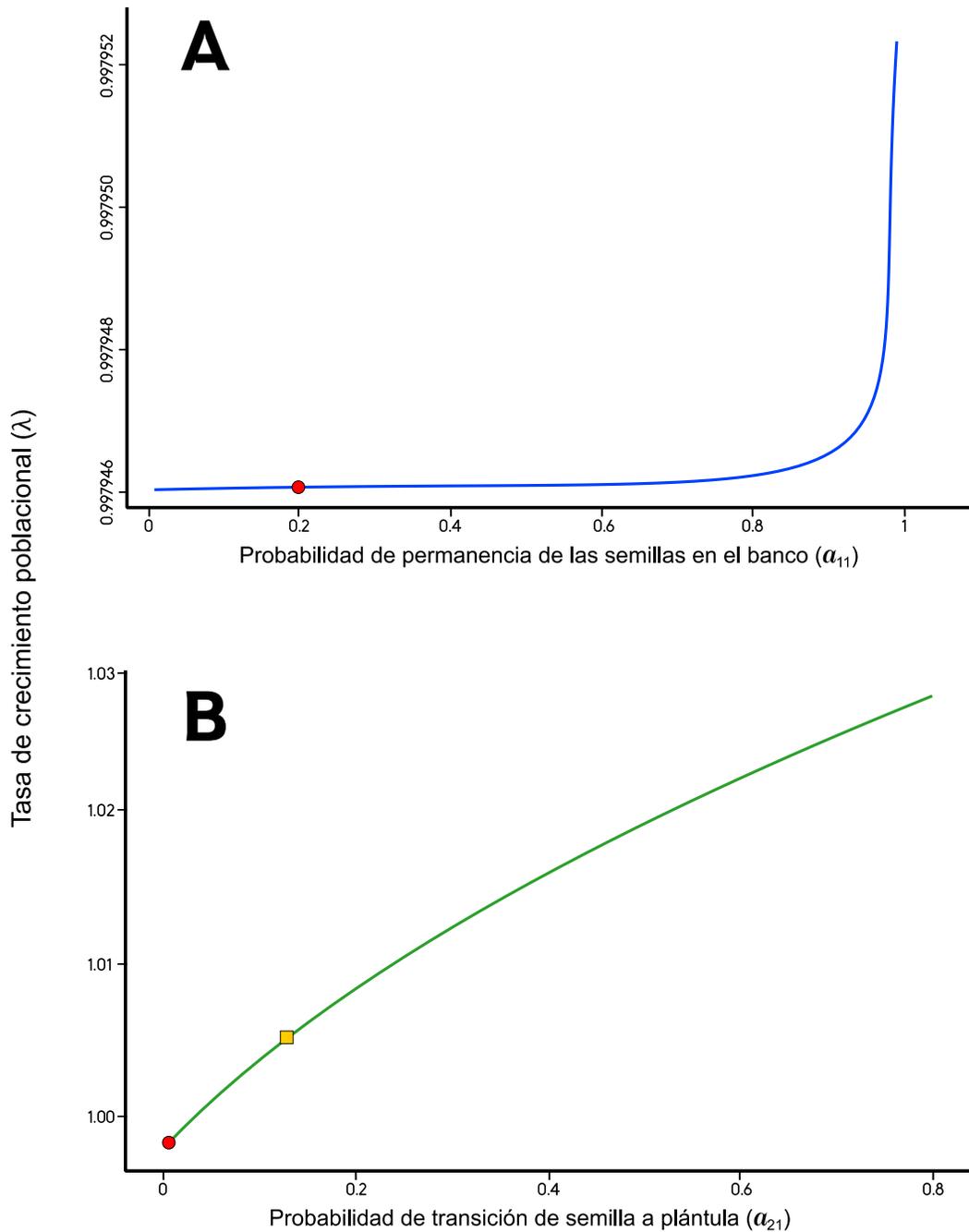


Figura 13. Efecto de la permanencia de las semillas formando un banco (entrada de la matriz a_{11}) y de la transición de semillas a plántulas (entrada de la matriz a_{21}) sobre la tasa de crecimiento de la población de *Echinocereus enneacanthus* de la Reserva de la Biósfera Mapimí. A) La permanencia de las semillas formando un banco tiene un efecto mínimo sobre la tasa de crecimiento, con un círculo rojo se indica el valor del banco estimado en este trabajo (0.2). B) La transición de semilla a plántula tiene un efecto positivo en el valor de lambda, con un círculo se indica el valor asignado en la matriz de transición (1×10^{-6}) con el cual la tasa de crecimiento es $\lambda = 0.99$; con un cuadrado se señala el valor de germinación en campo sin herbívoros (0.14), con el cual la tasa de crecimiento es $\lambda = 1.005$.

DISCUSIÓN

El proceso de regeneración en las poblaciones vegetales presenta muchos obstáculos en todas sus etapas: desde la fertilización, la dispersión de semillas, el periodo de latencia y la germinación, hasta el establecimiento de las plántulas (Harper, 1977; Fenner, 1985). En el proceso de dispersión, una fracción de las semillas producidas por una planta puede llegar al suelo y permanecer ahí formando un banco (Harper, 1977; Fenner, 1985; 2005; Bewley *et. al.*, 2013; Orozco-Segovia y Sánchez-Coronado, 2013).

En este trabajo se probó el efecto del enterramiento de las semillas en dos condiciones ambientales distintas: bajo sombra y en un sitio abierto. En un inicio se esperaba que hubiera diferencias entre los tratamientos debido que en un sitio abierto la temperatura de la superficie del suelo es mayor y cuando ocurren precipitaciones el suelo se seca con mayor rapidez que en un sitio sombreado (Nobel *et. al.*, 1992). Por lo anterior, se esperaba que las semillas enterradas en el sitio abierto tuvieran un mayor número de ciclos de hidratación-deshidratación que resultaran en una tasa de germinación más alta, como ocurre para otras especies vegetales como *Wigandia urens* y *Dodonaea viscosa* (Gamboa-deBuen *et. al.*, 2006; Benítez-Rodríguez *et. al.*, 2014). Sin embargo, esto no fue así porque no se observaron diferencias en la proporción final de germinación de las semillas de ninguno de los dos sitios. Tal vez esto se debe a que el suelo en donde estuvieron enterradas las semillas amortiguó las condiciones de temperatura extrema y la humedad bajo la superficie del suelo se pudo almacenar más tiempo que en la superficie y por lo tanto, éstas condiciones en ambos tratamientos fueron similares.

Por otro lado, las semillas usadas al momento de montar el experimento tenían ocho años de haber sido colectadas y se había reportado que su viabilidad decrece 8% y 14% cuando las semillas tienen cuatro y cinco años de edad respectivamente (Aranda-Pineda, 2015). Sin embargo, se encontró que la proporción de germinación de las semillas en ambos tratamientos para todos los meses (con excepción del mes de enero 2017) fue mayor que la reportada al inicio de los experimentos (el aumento varió de 3 a 6% en promedio). Lo anterior pudo deberse en primer lugar a que en pruebas de germinación en laboratorio se puede subestimar la viabilidad de las semillas debido a que una fracción de ellas puede seguir en un estado de latencia (Fenner, 1985). Además, también se pudo deber a que las semillas al estar enterradas estuvieron bajo ciclos de hidratación-deshidratación en un proceso de *priming* natural. Entre los experimentos realizados con otras especies con resultados similares, está el realizado con *W. urens* y *D. viscosa* en el Parque Ecológico de la Ciudad de México, en donde las semillas enterradas mostraron porcentajes de germinación mayores comparados con el tratamiento control (González-Zertuche *et. al.*, 2013; Benítez-Rodríguez *et. al.*, 2014). Finalmente, en otro experimento realizado con *Leucaena leucocephala* se comprobó que, para semillas almacenadas a temperatura ambiente durante 18 años, los tratamientos de hidratación-deshidratación aplicados mejoran la tasa de germinación de sus semillas (Sánchez *et. al.*, 2005). Sin embargo, se requiere de un análisis más detallado de los parámetros de la germinación para poder llegar a conclusiones más precisas.

Por otro lado, lo que sí se observó es que las semillas de *Echinocereus enneacanthus* pueden permanecer enterradas en el suelo al menos un año sin perder

su viabilidad. El experimento realizado en este trabajo sugiere que a medida que las semillas tienen más tiempo enterradas hay una disminución en la proporción de la germinación, aunque no fue significativa esta diferencia.

En algunas semillas desenterradas en el último periodo se observó que se encontraban dañadas: la testa se encontraba rota y en ocasiones los cotiledones se encontraban incompletos (Fig. 14). Estas características cualitativas no fueron analizadas ni cuantificadas y se desconoce la razón de lo anterior, sin embargo, si las semillas sufren daños físicos al estar enterradas, aun con una longevidad potencial muy grande, la probabilidad de encontrar semillas viables en el banco de semillas del sitio se reduce.

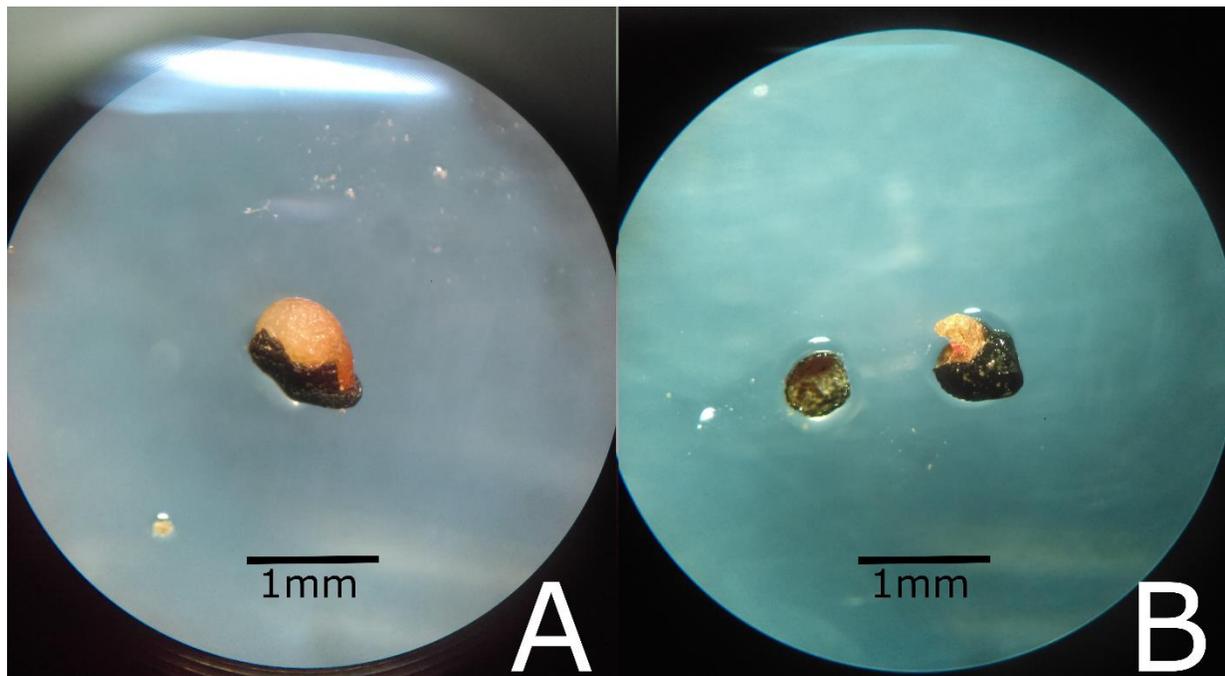


Figura 14. Semillas de *Echinocereus enneacanthus* recuperadas en el mes de mayo 2017 (12 meses después de haber sido enterradas) que presentaron daño físico, vistas en un microscopio estereoscópico. A) Semilla con la testa rota y con los cotiledones completos y expuestos. B) Semilla con la testa rota y los cotiledones incompletos. Fotos: Jose A. Aranda-Pineda

En condiciones naturales la germinación está determinada por la interacción de factores extrínsecos como las condiciones ambientales presentes en el sitio, y de factores intrínsecos de la semilla como el tipo de latencia que pueda presentar o la dureza de la testa (Bewley *et. al.*, 2013). La dinámica de las semillas en el suelo depende de los ambientes donde habiten, por ejemplo, en ambientes húmedos, las semillas que conforman un banco se mantienen la mayor parte del tiempo húmedas y son principalmente los mecanismos de latencia propios de cada especie, como la testa dura y la latencia forzada por temperatura, los que determinan si una semilla puede germinar o no (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1993; Bewley *et. al.*, 2013). Por el contrario, en ambientes áridos las semillas persisten deshidratadas la mayor parte del tiempo y cuando ocurren eventos de lluvia se imbiben rápidamente y si la lluvia es suficiente, una gran cohorte de plántulas emerge, es decir el agua es el factor principal que determina la germinación en estos ambientes (Bewley *et. al.*, 2013).

El experimento donde se evaluó la germinación de las semillas de *E. enneacanthus* en condiciones naturales, mostró que las semillas tienen la capacidad de germinar aún después de ocho años de haber sido colectadas, aunque en una proporción menor que las que germinaron en condiciones de laboratorio. Esto quiere decir que las semillas tienen una longevidad potencial de al menos ocho años, sin embargo, esta longevidad de las semillas no se refleja en la incorporación de nuevos individuos en la población cada año. Una de las principales razones por las que se cree que sucede lo anterior es que los frutos y las semillas son dos de las estructuras de una planta que están más propensas a la depredación por herbívoros, por ser estructuras muy nutritivas para los frugívoros y granívoros (Brown *et. al.*, 1979;

Fenner, 1985; Gutterman, 1994; Montiel y Montaña, 2000). Se estima que para los desiertos de Norteamérica los granívoros más importantes son las especies de roedores de la familia Hereomyidae y las especies de hormigas de la familia Myrmiciniinae (Brown, 1979). Para el caso de cactáceas hay pocos estudios que evalúen el efecto de la granivoría, uno de ellos es el llevado a cabo con *Opuntia rastrera* en el que se identifica a las hormigas como los principales depredadores de semillas (Montiel y Montaña, 2000). Una de las estrategias que hacen frente a la pérdida de semillas por granívoros es la producción de una gran cantidad de semillas como sucede para muchas especies de cactáceas como *Neobuxbaumia polylopha* con 974 semillas por fruto (Arroyo-Cosultchi *et. al.*, 2016), *Pachycereus pecten-aboriginum* que produce 539 semillas por fruto (Morales-Romero *et. al.*, 2012) y *E. enneacanthus* con 1272.6 semillas por fruto (Mandujano, datos no publicados).

Por otro lado, en el experimento realizado en este trabajo, no se encontraron diferencias significativas entre la proporción de germinación de las semillas control y las tratadas con *priming* hídrico. Tampoco hubo diferencias en la proporción de plántulas sobrevivientes, pues ninguna plántula sobrevivió en ambos tratamientos. Las semillas y las plántulas resultantes de la germinación de semillas tratadas con algún tratamiento de *priming* pueden responder de diferentes maneras: puede aumentar la proporción máxima de germinación, sincronizar la germinación entre lotes de semillas, acortar el tiempo en el que se alcanza el porcentaje máximo de germinación, las semillas y plántulas pueden ser más resistentes a condiciones estresantes y las plántulas resultantes pueden ser más vigorosas (Parera y Cantliffe, 2004; Bewley *et. al.*, 2013; Jisha *et. al.*, 2013).

Específicamente en las semillas de cactáceas el efecto del tratamiento de *hydropriming* parece estar asociado con la especie con la que se esté probando. Por ejemplo, para *Echinocactus platyacanthus*, *Neobuxbaumia tetetzo*, *Mammillaria lanata* y *M. solisoides* del Valle de Tehuacán-Cuicatlán se ha visto que los ciclos de hidratación-deshidratación no tienen un efecto en la proporción de la germinación de las semillas, pero si en la velocidad a la que estas germinan, a mayor número de ciclos de *hydropriming*, mayor la velocidad de germinación, mientras que para *Myrtillocactus geometrizans* el *priming* aumenta la proporción de germinación y la velocidad de germinación se redujo (Bautista, 2008). El caso contrario se ha registrado que para *Stenocereus alamoensis*, *S. thurberi* var. *thurberi* y *M. mazatlensis*, los ciclos de *priming* hídrico aumentan la proporción de germinación y reducen el tiempo medio de germinación (Sánchez-Soto *et. al.*, 2005). Por último, se ha visto que para *Echinocereus engelmanni* y *Ferocactus hamatacanthus* los ciclos de *priming* no aumentan la proporción de germinación, si no que ésta es menor comparada con la proporción de germinación del tratamiento control (Santini *et. al.*, 2017). Aunque en el caso de *E. enneacanthus* los resultados sugieren que el *hydropriming* no tiene efectos en la germinación de las semillas, para asegurarse de ello se deben hacer pruebas más detalladas para evaluar otros parámetros como la velocidad de la germinación y el vigor de las plántulas o agregar más ciclos de hidratación y deshidratación. La velocidad a la que las semillas germinan parece ser una de las características más importantes en las zonas áridas pues permite aprovechar los cortos episodios de lluvia que ocurren, y las plántulas resultantes pueden acaparar primero los recursos y espacios disponibles (Silvertown y

Charlesworth, 2001; Silvertown, 2005; Drazner y Lazarus, 2008; Santini *et. al.*, 2017), por lo que podría ser una adaptación que tienen a este tipo de ambientes.

Otro de los factores a tomar en cuenta para la germinación de las semillas en condiciones naturales, es la disponibilidad misma de las semillas en el suelo. Para los desiertos de Norteamérica se han hecho estimaciones a cerca de la composición y estructura de los bancos de semillas presentes en el suelo (Guo *et. al.*, 1998; 1999). En el caso específico del Desierto Chihuahuense se ha considerado que el banco de semillas presente en este sitio es uno de los que presenta una mayor riqueza de semillas y especies (Guo *et. al.*, 1999). El banco de semillas en el Desierto Chihuahuense está compuesto principalmente por especies de semillas pequeñas, de especies anuales y arbustivas (Guo *et. al.*, 1998; 1999).

La distribución de las semillas en el suelo no es aleatoria y la mayor densidad de semillas se encuentra bajo la copa de arbustos y ésta decrece con forme se avanza a zonas desprovistas de vegetación (Reichman, 1984; Guo *et. al.*, 1998; Howe y Westley, 1997; Guo *et. al.*, 1999; Godínez-Álvarez *et. al.*, 2002). La distribución no aleatoria de las semillas corresponde a los factores bióticos y abióticos que dispersan las semillas, por ejemplo, se sabe que en especies que tienen frutos carnosos (como en el caso de las cactáceas) algunas especies de aves y mamíferos actúan como frugívoros y depositan sus heces con semillas aún viables en sitios de anidación y percha y bajo la copa de plantas que potencialmente pueden actuar como sus nodrizas (Reichman, 1984; Bregman, 1988; Howe y Westley, 1997; Montiel y Montaña, 2000; Cano-Salgado *et. al.*, 2002; Godínez-Álvarez *et. al.*, 2002; Rojas-Martínez *et. al.*, 2012). En el caso de *Echinocereus enneacanthus*, Bravo-Hollis y

Sánchez-Mejorada (1991) describen el fruto de la especie como una baya globosa que tiene alto contenido en azúcares y de sabor agradable. Por lo anterior y considerando las características físicas y el fotoblastismo de las semillas se ha determinado que la especie tiene una dispersión de tipo endozoocora (Flores *et. al.*, 2011), en donde algunos animales ingieren las semillas junto con el fruto, incluso cuando éste aún no está maduro (obs. pers.), y se librea por medio de las excretas. Las semillas se deben depositar bajo la sombra de alguna planta nodriza, pues éstas germinan y sobreviven en una proporción muy pequeña con luz solar directa (Aranda-Pineda, 2015). Sin embargo, también hace falta un estudio en el que se evalúe la presencia, densidad y viabilidad de las semillas en el suelo.

Después de la dispersión y la germinación de las semillas, el siguiente paso a superar en la dinámica de las poblaciones vegetales es el establecimiento de las plántulas resultantes de la germinación. En los ecosistemas áridos, las plántulas se enfrentan a muchos obstáculos durante su primer año de vida, pues en verano se pueden presentar temperaturas $>45^{\circ}\text{C}$ y muy poca o nula precipitación (Drezner y Lazarus, 2008). Por el contrario, en invierno se pueden presentar heladas y junto a estos factores ambientales, la depredación limita el establecimiento de nuevos individuos (Drezner y Lazarus, 2008). Es por esto que se conoce bien que la mortalidad de las poblaciones vegetales se concentra en las primeras etapas del desarrollo y ésta disminuye con el tiempo (Fenner, 1985; Godínez-Álvarez *et. al.*, 2003; Drezner y Lazarus, 2008; Arias y Flores Jurado, 2013).

Los individuos juveniles de *E. enneacanthus* trasplantados al campo tuvieron una proporción de supervivencia del 18.5%. La mortalidad de los individuos

observada se debe a un periodo de aclimatación en el sitio en el cual una parte de los individuos no resiste las nuevas condiciones y muere. Sin embargo, otra fracción de individuos muertos se debió a la depredación por parte de herbívoros. Aunque el experimento se realizó un área de desierto rodeada y cubierta de malla de alambre, los huecos de la malla fueron suficientemente grandes para permitir el paso de insectos y roedores pequeños. En las unidades experimentales se podía diferenciar aquellos individuos que murieron por depredación e individuos que murieron por desecación (Fig.13), siendo estos últimos los que se encontraron en mayor proporción.

Los resultados del experimento de supervivencia de juveniles, junto con el hecho de que ninguna de las plántulas provenientes de semillas que germinaron en campo sobrevive más de seis meses, dan cuenta de que la precipitación y la herbivoría son dos limitantes en la regeneración de la población de *Echinocereus enneacanthus* en la Reserva de la Biósfera Mapimí. Esto se puede comparar con otros estudios hechos en otras zonas áridas, por ejemplo, Flores *et. al.* (2004) en un estudio realizado con seis especies pertenecientes a tres formas de vida diferentes (columnares suculentas, arborescentes semi suculentas y arbustivas) observaron que en el tratamiento sin herbívoros la emergencia de plántulas aumentó en todas las especies; además reportan que las plántulas de las especies columnares fueron depredadas por larvas de escarabajo. También se ha visto que la depredación es un factor importante en el establecimiento de nuevos individuos en poblaciones de *Opuntia rastrera* (Mandujano *et al.*, 1998), *Pterocereus gaumeri* (Méndez *et. al.*, 2006) y *N. polylopha* (Arroyo-Cosultchi *et. al.*, 2016).

En otros estudios, se ha observado que las plantas nodrizas juegan un papel fundamental en el desarrollo de los cactus en sus primeras etapas, incluso la germinación de las semillas y el establecimiento de plántulas no se lleva a cabo si no es bajo una planta nodriza en algunas especies (Shreve, 1931; Turner *et. al.*, 1966; Valiente-Banuet *et. al.*, 1991; Cody, 1993; Mandujano *et. al.*, 1998; Nobel, 2002; Flores y Jurado, 2003; Fenner y Thompson, 2005). Sin embargo, esta interacción planta-planta, que en un inicio se puede considerar como un comensalismo (0,+) puede convertirse en competencia (-,-) cuando cactus crece y compite por recursos como agua, luz y nutrientes con su nodriza (Mandujano *et. al.*, 1998; Valiente-Banuet *et. al.*, 2002). En el caso de *E. enneacanthus*, se tiene más evidencia de su probable asociación con plantas nodriza pues se ha registrado que las plántulas en invernadero tienen una proporción de supervivencia más alta cuando están bajo sombra (Aranda-Pineda, 2015), y en campo se pueden encontrar individuos juveniles sólo bajo la sombra de plantas como *Hilaria mutica* (Golubov *et. al.*, 2000), *Prosopis* sp. y *Larrea tridentata* (obs. pers.). Sin embargo, hace falta un estudio específico para evaluar la asociación de *E. enneacanthus* con plantas nodrizas pues se ha visto que, aunque haya una gran disponibilidad de plantas que pueden actuar como nodrizas no todas son igual de eficientes para todas las especies de cactus como se ha visto que sucede con *Lophophora diffusa* (Zúñiga *et. al.*, 2005), *N. mezcalaensis* (Castillo y Valiente-Banuet, 2010).



Figura 13. Muestra de tres ápices de individuos juveniles de *Echinocereus enneacanthus* depredados. En las unidades experimentales en las que los individuos fueron depredados sólo se encontraban los ápices de las plantas mientras que los que murieron por desecación se encontraba el cuerpo entero de la planta seca. Foto: José A. Aranda-Pineda

La población estudiada de *E. enneacanthus* está sesgada hacia los individuos adultos. Lo mismo indica la estructura estable de la población, en el largo plazo si las condiciones ambientales observadas se mantienen constantes, la población estaría constituida en su mayor parte por individuos adultos de la última categoría de tamaño. Aparentemente, este fenómeno no es infrecuente, y se ha reportado para la mayoría de especies de cactáceas entre las que se encuentra *Mammillaria gaumeri* (Ferrer *et. al.*, 2011), *M. crucigera* (Contreras *et. al.*, 2002) y *Ariocarpus fisuratus* (Mancilla, 2012), lo contrastante es que la categoría de no reproductivos es extremadamente pequeña en *E. enneacanthus*. Esto sugiere que no ha habido eventos de reclutamiento por varios años en todas estas especies. Las razones de la falta de reclutamiento, en particular de *E. enneacanthus*, pueden ser varias: en este trabajo se confirmó que las semillas tienen una longevidad potencial de al menos nueve años,

son capaces de germinar en campo pero las plántulas no sobrevivieron más de seis meses, además de que los juveniles son propensos a la depredación. Es posible que estas condiciones se repitan en las otras especies con problemas de reclutamiento, por ejemplo, Mandujano *et al.* 1998 reportan que el 100% de aproximadamente 1500 plántulas de *O. rastrera* fueron depredadas cuando no están excluidas de herbívoros.

La densidad poblacional en especies de cactáceas es muy variable y parece no depender de la forma de vida de la especie (Tabla 7). La población de *E. enneacanthus* estudiada tiene un valor intermedio de densidad poblacional (0.130 ind/m²) cuando es comparada con otras especies de la familia Cactaceae. Las densidades poblacionales parecen responder a características intrínsecas de la especie, por ejemplo, *Mammillaria huitzilopochtli* tiene un hábitat muy específico y por ello una distribución restringida, y esto aunado con el disturbio antropogénico en el sitio y la colecta ilegal de individuos provoca que tenga una de las densidades poblacionales más bajas (Flores-Martínez *et. al.*, 2010) (Tabla 7). Por el contrario, *Strombocactus disciformis* es una especie también con alta especificidad del hábitat y de distribución restringida que tiene una densidad poblacional muy alta (Olmos-Lau, 2016) (Tabla 7). Otras especies como *Opuntia macrocentra* tiene una amplia distribución geográfica y una densidad baja, lo que contrasta con otras especies como *M. magnimamma* que también es de amplia distribución y una densidad relativamente alta (Valverde *et. al.*, 2004; Mandujano *et. al.*, 2007) (Tabla 7). *Echinocereus enneacanthus* es de amplia distribución y al menos en la población de estudio tiene una densidad poblacional intermedia. La baja densidad poblacional de *Echinocereus*

enneacanthus se agrega como un factor negativo al problema del escaso reclutamiento de la especie.

Respecto a la dinámica poblacional de *Echinocereus enneacanthus*, en un estudio previo se estimó que la población estaba decreciendo a una tasa de entre 2% y 3% anual (Aranda-Pineda, 2015), sin embargo, en este trabajo se observó que la población se encuentra muy cerca del equilibrio numérico. Esta variación puede corresponder a la variación en las condiciones ambientales en los años en los que se realizaron los censos. Cada matriz de transición de Lefkovitch construida a partir de dos censos anuales conjunta la probabilidad de cada individuo en cada categoría de tamaño de transitar a otras categorías superiores (Caswell, 2001). Las probabilidades expresadas en cada entrada de la matriz están fuertemente ligadas con las condiciones ambientales ocurridas en el año de muestreo. Por lo tanto, si las condiciones difieren, las probabilidades de contribución a las diferentes categorías también cambian y por lo tanto también la tasa de crecimiento. Esta variabilidad ambiental es la que estamos observando en los distintos valores de la tasa de crecimiento para diferentes años. Ejemplo de ello son las poblaciones de *Opuntia rastrera* (Mandujano *et al.*, 2001), *Neobuxbaumia macrocephala*, *N. tetetzo*, *N. mezcalaensis* (Esparza-Olguín *et al.*, 2002; 2005) y *N. polylopha* (Arroyo-Cosultchi *et al.*, 2016), en las que se ha estimado diferentes tasas de crecimiento asociadas a las condiciones ambientales de cada año de estudio en particular (Tabla 7).

En general para las poblaciones de cactáceas se ha observado que la tasa de crecimiento está cerca del equilibrio numérico (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003; Tabla 4) y *E. enneacanthus* no es la excepción en el periodo de estudio. No obstante, las

especies con poblaciones más escasas y con densidad poblacional reducida también tienen tasas de crecimiento poblacional con tendencia al decrecimiento (Esparza-Olguín *et. al.*, 2002; 2005), como se ha observado en la mayoría de los años estudiados de *E. enneacanthus* (Aranda-Pineda, 2015).

En los análisis de elasticidad se reconoce a la supervivencia como el proceso demográfico que contribuye en mayor medida al valor de λ (Rosas-Barrera y Mandujano, 2002; Godínez-Álvarez *et. al.*, 2003) y está bien documentado que para muchas poblaciones de cactus la falta de reclutamiento es un cuello de botella (transición semilla-plántula con los valores más altos de sensibilidad) que no permite a la población crecer (Esparza-Olguín *et. al.*, 2005; Mandujano *et. al.*, 2007^b; Flores-Martínez *et. al.*, 2010; Zepeda-Martínez *et. al.*, 2013; Martínez-Ramos *et. al.*, 2016). En el caso de la especie de estudio en este trabajo la supervivencia también es el proceso que mayor contribución tiene a la tasa de crecimiento poblacional, sin embargo, aunque se había reportado que la falta de reclutamiento también era un cuello de botella en la población (Aranda-Pineda, 2015), en este trabajo se observó que los valores más altos de sensibilidad se ubicaban en la permanencia y achicamiento o regresión de los individuos de mayor talla a talla menores. Como se mencionó con anterioridad los modelos matriciales aplicados a las poblaciones están fuertemente ligados con las condiciones ambientales del periodo de estudio, lo que explica los diferentes valores en las tasas de crecimiento poblacional encontradas para una misma población. Esto también explica que los diferentes procesos demográficos (supervivencia, crecimiento y fecundidad) tengan distinta contribución a λ en el tiempo. Por ejemplo, en un estudio hecho con *Mammillaria magnimamma* se

observó que cuando $\lambda > 1$, los valores de elasticidad más grandes corresponden a la supervivencia de plántulas, mientras que cuando $\lambda < 1$ los valores de elasticidad más grandes se corresponden a la permanencia de los individuos adultos (Valverde *et. al.*, 2004).

Los estudios demográficos para especies que presentan un ciclo de vida largo deben de ser a largo plazo para tener un panorama completo de la dinámica de las poblaciones vegetales. A pesar de que la población de *E. enneacanthus* estudiada tuvo una tasa de crecimiento cerca del equilibrio, se debe principalmente a la permanencia de los adultos y no por el reemplazo de éstos en el tiempo. Ahora se conoce que las semillas tienen una longevidad ecológica grande, pueden permanecer en el suelo al menos un año sin perder viabilidad, las plántulas no sobreviven más de seis meses, y la herbivoría es un factor que contribuye a la mortalidad de individuos juveniles. Para tener completo el panorama de la dinámica poblacional de esta especie es necesario continuar los estudios sobre el efecto que tienen algunas de las interacciones bióticas de las que forma parte: facilitación por plantas nodriza, herbivoría (Florivoría, frugivoría, granivoría y consumo de los tallos), polinización y dispersión de las semillas. Igualmente, estimar cuál debe ser la inversión a la producción de semillas para lograr el reclutamiento, y establecer exclusiones de protección de semillas y plántulas de los herbívoros. Toda la evidencia en conjunto sugiere que la especie es candidata para conducir un programa de establecimiento asistido, para mitigar la mortalidad natural observada y asegurar la permanencia de la especie.

Tabla 4. Resumen de estudios demográficos realizados con algunas especies de cactáceas. Todas las tasas de crecimiento son anuales y la proporción de germinación reportada es el laboratorio. ⁺ Valores reportados para varios años, ^{*} Valores reportados para dos poblaciones, [^]Tasa de crecimiento promedio, [®] Proporción de germinación en campo.

Especie	Hábito	Densidad (ind/m ²)	Tasa de crecimiento poblacional (λ)	Proporción de germinación	Causas del valor de λ	Referencia
<i>Ariocarpus scaphirostris</i>	Globoso	0.250	1.07 - 0.94	0.543	Los valores de permanencia están repartidos en todas las categorías de tamaño. Falta de reclutamiento.	Mandujano <i>et. al.</i> , 2007
<i>Astrophytum capricorne</i>	Globoso	0.050	0.7857 - 0.8448	>0.95	Saqueo de individuos adultos, alta mortalidad en todas las etapas y falta de reclutamiento.	Mandujano <i>et. al.</i> , 2015 Rojas-Aréchiga <i>et. al.</i> , 2013
<i>A. ornatum</i>	Globoso - cilíndrico	0.222	0.9066	>0.68	Falta de reclutamiento. Depredación de las semillas por hormigas	Zepeda-Martínez <i>et. al.</i> , 2013
<i>Lophohora diffusa</i>	Globoso	1.12	---	---	No hay estudios poblacionales, sin embargo, la población puede estar en equilibrio debido a que hay reclutamiento sexual y la mortalidad no es alta.	Briseño-Sánchez, 2016
<i>Mammillaria huitzilopochtli</i>	Globoso	0.009 – 0.0385	0.7733 - 0.8117	---	Saqueo de individuos. El hábitat limita la germinación de semillas y supervivencia de plántulas.	Flores-Martínez <i>et. al.</i> , 2010
<i>M. humboldtii</i>	Globoso	0.7172	0.7931	0.12 [®]	Depredación de semillas por hormigas. Cuello de botella por falta de reclutamiento.	Martínez-Ramos <i>et. al.</i> , 2016
<i>M. magnimamma</i>	Globoso	0.3260 - 0.2912 ⁺	0.9450 – 1.333	---	Estado de conservación de los sitios influye en la germinación y establecimiento de plántulas. A su vez estos procesos determinan el valor de λ .	Valverde <i>et. al.</i> , 2004
<i>M. parkinsonii</i>	Globoso	0.012	1.0913	0.806	Registro de reclutamiento de nuevos individuos en campo. Altas probabilidades de permanencia de los individuos en la misma categoría.	Jiménez-Guzmán, 2016
<i>Neobuxbaumia macrocephala</i>	Columnar	0.0607 [^]	1.009 - 1.045 ⁺	0.032 - 0.070 [®]	Cuello de botella causado por la falta de reclutamiento. La tasa de crecimiento varía de acuerdo a los valores de germinación observados en cada año.	Esparza-Olguín <i>et. al.</i> , 2005 Ruedas <i>et. al.</i> , 2005

<i>N. mezcalaensis</i>	Columnar	0.3943 [^]	0.992 - 1.091 ⁺	0.020 - 0.176 [®]		
<i>N. tetetzo</i>	Columnar	0.3070 [^]	0.978 - 1.034 ⁺	0.024 - 0.086 [®]		
<i>N. polylopha</i>	Columnar	0.670 [^]	0.9921-1.021 ⁺	0.024 [®]	Cuello de botella causado por la falta de reclutamiento. Germinación de semillas sólo observado en años excepcionalmente húmedos.	Arroyo-Cosultchi <i>et. al.</i> , 2016
<i>Opuntia macrocentra</i>	Arbustivo	0.014 - 0.0596 [*]	0.9982 – 1.00 [*]	---	Las condiciones ambientales determinan la contribución del reclutamiento sexual y clonal de cada población.	Mandujano <i>et. al.</i> , 2007
<i>Strombocactus disciformis</i>	Globoso	121	0.91	0.69	Mortalidad de individuos adultos, falta de reclutamiento.	Olmos-Lau, 2016

CONCLUSIONES

- Las semillas de *Echinocereus enneacanthus* tienen una longevidad potencial de al menos nueve años.
- Las semillas de *Echinocereus enneacanthus* tienen el potencial de formar bancos de semillas a largo plazo.
- La viabilidad de las semillas enterradas en campo tiende a disminuir con el tiempo.
- El pre-acondicionamiento hídrico no tiene un efecto sobre la proporción final de germinación de las semillas de *Echinocereus enneacanthus*.
- La precipitación y la herbivoría son dos factores principales que limitan el establecimiento de nuevos individuos de la población de *Echinocereus enneacanthus* de la Reserva de la Biósfera Mapimí.
- La población estudiada se mantiene cerca del equilibrio numérico gracias en mayor medida a la permanencia de los individuos adultos de mayor talla en esa categoría por mucho tiempo.
- El reclutamiento de individuos en la población tiene un efecto positivo en la tasa de crecimiento poblacional.
- Con las condiciones ambientales observadas, la estructura poblacional en el largo plazo está sesgada a los individuos adultos de mayor talla.
- En un escenario estocástico la población tiene tasas de crecimiento cercanas a la unidad.

ANEXO

Localización de las once parcelas establecidas dentro de la Reserva de la Biósfera Mapimí, Durango, México, y la densidad de individuos (en mayo de 2017) de *Echinocereus enneacanthus* por parcela.



Parcela	Localización	ÁREA DE LA PARCELA (M ²)	NÚMERO DE INDIVIDUOS	Densidad De Individuos (IND/M ²)
1	26°41'44.90"N, 103°44'44.20"O	3250	28	0.0086
2	26°41'45.60"N, 103°44'46.30"O	1950	21	0.0177
3	26°41'22.20"N, 103°45'10.40"O	8400	11	0.0013
4	26°41'22.20"N, 103°45'13.30"O	1200	16	0.0133
5	26°41'24.00"N, 103°45'17.30"O	1200	44	0.0366
6	26°41'17.20"N, 103°45'4.00"O	2100	19	0.0090
7	26°41'27.20"N, 103°45'18.00"O	800	17	0.0213
8	26°41'16.80"N, 103°45'19.40"O	1000	11	0.0110
9	26°41'20.00"N, 103°45'19.40"O	1750	27	0.0154
10	26°41'25.03"N, 103°45'22.71"O	1000	50	0.0500
11	26°41'23.30"N, 103°45'24.50"O	900	57	0.0633

LITERATURA CITADA

- Anderson, E.F. 2001. The Cactus Family. Timber Press. Óregon, Estados Unidos.
- Aranda-Pineda, J.A. 2015. *Establecimiento de plántulas de Echinocereus enneacanthus de la Reserva de la Biósfera de Mapimí, Durango, México*. Tesis profesional de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Distrito Federal, México.
- Argerich, C.A. y Bradford, K.J. 1989. The effects of priming and ageing on seed vigour in tomato. *Journal of Experimental Botany*. **40**(5): 599-607.
- Arias, S. 1997. Distribución general. En Comisión Nacional Para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Secretaría del Medio Ambiente Recursos Naturales y Pesca, Universidad Nacional Autónoma de México y Centro Universitario de Comunicación de la Ciencia. *Suculentas Mexicanas. Cactáceas*. CVS Publicaciones. Distrito Federal, México.
- Arias, S. y Flores, J. 2013. ----- . En: Márquez-Guzmán, J., Collazo-Ortega, M., Martínez-Gordillo, M., Orozco-Segovia, A., y Vázquez-Santana, S. 2013. *Biología de Angiospermas*. Facultad de Ciencias, Coordinación de la Investigación Científica, UNAM. Distrito Federal, México.
- Arroyo-Cosultchi, G., Golubov, J. y Mandujano, M.C. 2016. Pulse seedling recruitment on the population dynamics of a columnar cactus: Effect of extreme rainfall event. *Acta Oecologica*. **71**:52-60.
- Bautista, V. 2007. *Efecto de la hidratación-deshidratación en la germinación de cinco especies de cactáceas del valle de Tehuacán-Cuicatlán, Puebla*. Tesis

profesional de Maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Distrito Federal, México.

Benítez-Rodríguez, L., Gamboa-deBuen, A., Sánchez-Coronado, M.E., Alvarado-López, S., Carabias-Lillo, J., Mendoza, A. y Orozco-Segovia, A. 2014. Effect of seed burial on germination, protein mobilization and seedling survival in *Dododnaea viscosa*. *Plant Biology*. **16**: 732-739.

Bewley, J.D., Bradford, K.J., Hilhorst, H.W., Nonogaki, H. 2013. *Seeds. Physiology of development, germination and dormancy*. 3a Ed. Springer. Nueva York, Estados Unidos.

Boyle T.H, Anderson, E.F. 2002. Biodiversity and Conservation. En Nobel, P.S. *Cacti: Biology and Uses*. University of California Press. California, Estados Unidos.

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

Bowers, J.E. 2005. New evidence of persistent or transient seed banks in the Sonoran Desert cacti. *The Southwestern Naturalist*. **50**(4): 482-487.

Bravo-Hollis, H., Sánchez Mejorada, H. 1978. *Las Cactáceas de México. Vol. I. 2ª*. Ed. Universidad Nacional Autónoma de México. Distrito Federal, México.

Bravo-Hollis, H., Sánchez Mejorada, H. 1991. *Las Cactáceas de México. Vol. 2*. Universidad Nacional Autónoma de México. Distrito Federal, México.

- Bravo-Hollis, H. y Sheinvar, L. 1995. *El interesante mundo de las cactáceas*. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología-Fondo de Cultura Económica. Distrito Federal, México.
- Bregman, R. 1988. Forms of seed dispersal in Cactaceae. *Acta Botanica Neerlandica*. **37**(3): 395-402.
- Briseño-Sánchez, M.I. 2016. *Estructura poblacional y biología de la reproducción de Lophophora diffusa (Croizat) Bravo (Cactaceae) en Querétaro, México*. Tesis profesional de Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. Estado de México, México.
- Brocklehurst, P.A. y Dearman, J. 1983. Interactions between seed priming treatments and nine seed lots of carrot, celery and onion. I. Laboratory germination. *Annals of Applied Biology*. **102**(3): 577-584
- Cano-Salgado, A., Zavala-Hurtado, J.A., Orozco-Segovia, A., Valverde-Valdés, M.T. y Pérez-Rodríguez, P. 2002. Composición y abundancia del banco de semillas en una región semiárida del trópico mexicano: patrones de variación espacial y temporal. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. **83**: 437-446.
- Cantliffe, D.J., Fischer, J.M. y Nell, T.A. 1984. Mechanism of seed priming in circumventing thermodormancy in lettuce. *Plant Physiology*. **75**(2): 290-294
- Castillo Landero, J.P., Valiente Banuet, A. 2010. Species specificity of nurse-plant for the establishment, survivorship and growth of a columnar cactus. *American Journal of Botany*. **97**: 1289-1295

- Caswell, H. 2001. *Matrix population models: construction, analysis, and interpretation*. 2ª Ed. Sinauer Associates. Estados Unidos
- Challenger, A. 1998. *Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México: Pasado, presente y futuro*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, Agrupación Sierra Madre S.C. Distrito Federal, México.
- Chesson, P., Gebauer, R.L.E., Schwinning, S., Huntly, N., Wiegand, K., Ernest, M.S.K., Sher, A., Novoplansky, A. y Weltzin J.F. 2004. Resource pulses, species interactions, and diversity maintenance in arid and semiarid environments. *Oecologia*. **141**: 236-253
- Cody, M.L. 1993. Do cholla cacti (*Opuntia* spp., subgenus *Cylindropuntia*) use or need nurse plants in the Mojave Desert?. *Journal of Arid Environments*. **24**:139-154.
- Cohen, J.E., Christensen, S.W. y Goodyear, C.P. 1983. A stochastic age-structured population model of striped bass (*Morone saxatilis*) in the Potomac river. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. **40**: 2170-2183.
- Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, 1998. *La diversidad biológica de México: Estudio de un país*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Distrito Federal, México.
- Comisión Nacional del Agua. 2015. *Descripción de El Niño*. Artículo disponible en línea en el sitio: <http://smn.cna.gob.mx/es/8-smn-general/46-descripcion-de-el-nino>. Consultado 29 de Abril 2017.

- De Kroon, H., Plaisier, A., van Groenendael, J., Caswell, H. 1986. Elasticity: The relative contribution of demographic parameters to populations growth rate. *Ecology*. **67**: 1427-1431
- Drezner, T.D., Lazarus, B.L. 2008. The Population Dynamics of Columnar and Other Cacti: a Review. *Geography Compass*. **2**: 1-29.
- Dubrovsky, J.G. 1996. Seed hydration memory in Sonoran Desert cacti and its ecological implication. *American Journal of Botany*. **83**(5): 624-632
- Dubrovsky, J.G. 1998. Discontinuous hydration as facultative requirement for seed germination in two cactus species of the Sonoran Desert. *Journal of the Torrey Botanical Society*. **125**(1): 33-39.
- Esparza-Olguín, L., Valverde, T. y Mandujano, M.C. 2005. Comparative demographic analysis of three *Neobuxbaumia* species (Cactaceae) with differing degree of rarity. *Population Ecology*. **47**: 229-245.
- Fenner, M. 1985. *Seed Ecology*. Chapman & Hall Ltd. Nueva York, Estados Unidos.
- Fenner, M. y Thompson, K. 2005. *The Ecology of Seeds*. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.
- Ferrer, M., Durán, R., Méndez, M., Dorantes, A., Dzib, G., 2011. Dinámica poblacional de genes y ramets de *Mammillaria gaumeri* cactácea endémica de Yucatán. Sociedad Botánica de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. **89**: 83-105.

- Flores, J. y Jurado, E. 2003. Are nurse-protégé interactions more common among plants from arid environments? *Journal of Vegetation Science*. **14**: 911-916.
- Flores-Martínez, A. y Manzanero-Medina, G.I. 2005. Método de Evaluación de Riesgo de extinción de *Mammillaria huitzilopochtli* D.R. Hunt. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. **50**(1): 15-26.
- Flores-Martínez, A, Manzanero-Medina, G.I., Golubov, J., Montaña, C. y Mandujano, M.C. 2010. Demography of an endangered endemic rupicolous cactus. *Plant Ecology*. **210**: 53-66.
- Franco, A.C., Nobel, P.S. 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal Ecology*. **77**: 870-886.
- Franco, M. 1990. Ecología de poblaciones. *Ciencias. Especial* **4**. 4-9
- Gamboa-deBuen, A., Cruz-Ortega, R., Martínez-Barajas, E., Sánchez-Coronado, M.E. y Orozco-Segovia, A. 2006. Natural priming as an important metabolic event in the life history of *Wigandia urens* (Hydrophyllaceae) seeds. *Physiologia Plantarum*. **128**: 520-530.
- García-Arévalo, A. 2002. Vascular plants of the Mapimí Biosphere Reserve, México: A Checklist. *SIDA, Contributions to Botany*. **20**(2): 797-807.
- Gibson, D. 2014. *Methods in Comparative Plant Population Ecology*. 2a Ed. Oxford University Press. Oxford, Reino Unido.

- Godínez-Álvarez, H., Valiente-Banuet, A. y Rojas-Martínez, A. 2002. The role of seed dispersers in the population dynamics of columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo*. *Ecology*. **83**(9): 2617-2629.
- Godínez-Álvarez H., T. Valverde, P. Ortega-Baes, 2003. Demographic Trends in the Cactaceae. The New York Botanical Garden. *The Botanical Review* **69**: 173-203.
- Golubov, J., Mandujano, M. C., Montaña, C. 2000. Distribución de Cactáceas en pastizales de *Hilaria mutica* en la Reserva de la Biosfera de Mapimí. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. 45: 84-89.
- González-Zertuche, L., Vázquez-Yanes, C., Gamboa-deBuen, A., Sánchez-Coronado, M.E., Aguilera, P., Orozco-Segovia, A. 2001. Natural priming of *Wigandia urens* during burial: effects on germination, growth, and protein expression. *Seed Science Research*. **11**(1): 27-34.
- Guzmán, U., Arias, S., Dávila, P. 2003. *Catálogo de Cactáceas Mexicanas*. Universidad Nacional Autónoma de México-Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, Distrito Federal
- Guzmán, U., Arias, S., Dávila, P. 2007. *Catálogo de autoridades taxonómicas de las cactáceas (Cactaceae: Magnoliopsida) de México*. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM. Base de datos SNIB-CONABIO, proyectos Q045 y AS021. Distrito Federal, México.

- Guo, Q., Rundel, P.W., Goodall, D.W. 1998. Horizontal and vertical distribution of desert seed banks: patterns, causes and implications. *Journal of arid environments*. **38**: 465-478.
- Guo, Q., Rundel, P.W., Goodall, D.W. 1999. Structure of desert seed banks: comparisons across four North American desert sites. *Journal of Arid Environments*. **42**: 1-14.
- Gutterman, Y. 1994. Strategies of seed dispersal and germination in plant inhabiting deserts. *Botanical review*. **60**(4): 373:425.
- Hamilton, N. 2016. *ggtern: An extension to 'ggplot2', for the creation of ternary diagrams*. R package version 2.2.0. URL <https://CRAN.R-project.org/package=ggtern>
- Harper, J.L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press. Estados Unidos.
- Harper, J.L y White, J. 1974. Plant Demography. *Annual Review of Ecology and Systematics*. **5**: 419-463.
- Hegarty, T.W. 1978. The physiology of seed hydration and dehydration, and the relation between wáter stress and the control of germination: a review. *Plant, Cell and Environment*. **1**: 101-119.
- Hernández, H.M., Góme-Hinostrosa, C. y Bárcenas, R.T. 2001. Diversity, spatial arrangement, and endemism of Cactaceae in the Huizache area, a hot-spot in the Chihuahuan Desert. *Biodiversity and Conservation*. **10**: 1097-1112

- Hernández, H.M. y Gómez-Hinostrosa, C. 2005. Cactus diversity and endemism in the Chihuahuan Desert Region. En Carton, J.E., Ceballos, G. y Felger, R.S. *Biodiversity Ecosystems and Conservation in Northern Mexico*. Oxford University Press. Nueva York, Estados Unidos.
- Hernández, H.M. 2006. *La vida en los desiertos mexicanos*. Fondo de Cultura Económica. Distrito Federal, México.
- Howe, H.F. y Westley. 1997. Ecology of pollination and seed dispersal. En: Crawley, M.J. *Plant Ecology*. 2a Ed. Blackwell Science. Oxford, Reino Unido.
- Jaeger, E.C. 1957. *The North American Deserts*. Standford University Press. Standford, Estados Unidos.
- Jiménez-Guzmán, G. 2016. *Demografía de Mammillaria parkinsonii Ehrenberg 1980 (Cactaceae) en la localidad Agua del Ángel en el municipio de Peñamiller, Querétaro, México*. Tesis profesional de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México, México.
- Jisha, K.C., Vijayakumari, K. y Puthur, J.T. 2013. Seed priming for abiotic stress tolerance: A overview. *Acta Physiologiae plantarum*. **35**: 1381-1396.
- Jørgensen, S.E. y Fath, B.D. 2001. *Fundamentals of ecological modelling. Applications in environmental management and research*. 4a Ed. Elsevier.
- Kemp, P.R. 1989. Seed banks and vegetation processes in deserts. En: Leck, M.A., Parker, V.T. y Simpson, R.L. *Ecology of Soil Seed Banks*. Academic Press. San Diego, Estados Unidos.

- Kivilaan, A. y Bandurski, R.S. 1981. The one hundred-year period for Dr. Beal's seed viability experiment. *American Journal of Botany*. **68**(9): 1290-1292.
- Koleff, P. y Urquiza-Haas, T. 2011. *Planeación para la conservación de la biodiversidad terrestre en México: retos en un país megadiverso*. Comisión Nacional Para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. Distrito Federal, México.
- Leslie, P.H. 1945. On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika*. **33**(3): 183-212.
- Lefkovich, L.P. 1965. The study of population growth in organisms grouped by stage. *Biometrics*. **21**(1): 1-18.
- Llorente-Bousquets, J., y S. Ocegueda. 2008. Estado del conocimiento de la biota, en Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. *Capital natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Distrito Federal, México.
- Logan, R.F. 1968. Causes, Climates and distribution of Deserts. En Brown, G.W. *Desert Biology Vol.1*. Academic Press. Nueva York, Estados Unidos.
- Mandujano, M.C., Montaña, C., Méndez, I., Golubov, J. 1998. The relative contribution of sexual reproduction and clonal propagation in *Opuntia rastrera* from two microhabitats in the Chihuahuan Desert. British Ecological Society. *Journal of Arid Environments*. **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**: 344-359.
- Mandujano, M.C., Bravo, Y., Verhulst, J., Carrillo-Ángeles, I.G. y Golubov, J. 2015. The population dynamics of an endemic collectible cactus. *Acta Oecologica*. **63**: 1-7.
- Mandujano, M.C., Golubov, J. y Huenneke, L.F. 2007^a. Effect of reproductive modes and environmental heterogeneity in the population dynamics of a geographical widespread clonal desert cactus. *Population Ecology*. **49**: 141-153.
- Mandujano, M.C., Verhulst, J., Carrillo-Ángeles, I.G. y Golubov, J. 2007^b. Population dynamics of *Ariocarpus scaphirostris* Bödeker (Cactaceae): Evaluating the status of a threatened species. *International Journal of Plant Sciences*. **168**(7): 1035-1044.
- Mandujano, M.C., Verhulst, J., Golubov, J., 2008. *Ecología de poblaciones y nodricismo en Echinocereus enneacanthus (Cactaceae)*. Congreso Mexicano de Ecología, Mérida Yucatán. Noviembre 16-21.
- Márquez-Guzmán, J. 2013. La semilla. En: Márquez-Guzmán, J., Collazo-Ortega, M., Martínez-Gordillo, M., Orozco-Segovia. A., y Vázquez-Santana, S. 2013. *Biología de Angiospermas*. Facultad de Ciencias, Coordinación de la Investigación Científica, UNAM. Distrito Federal, México.

- Martínez-Ramos, M., Arroyo-Cosultchi, G., Mandujano, M.C. y Golubov, J. 2016. Dinámica poblacional de *Mammillaria humboldtii*, una cactácea endémica de Hidalgo, México. *Botanical Science*. **44**(2): 188-208.
- McReynolds, C.N. 2008. Microhabitats preferences for the errant scorpion, *Centruroides vittatus* (Scorpiones, Buthidae). *Journal of Acarology*. **36**(3): 557-564.
- Méndez M., Dorantes, A., Dzib, G., Argáez, J., y Duran, R. (2006). Germinación y establecimiento de plántulas de *Pterocereus gaumeri*, una cactácea columnar, rara y endémica de Yucatán, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. **79**: 33-41.
- Montaña, C. 1988. Major Vegetations and Environment Units. En: Montaña, C., ed. *Estudio integrado de los recursos vegetación, suelo y agua de la reserva de la biósfera de Mapimí. I Ambiente natural y humano*. Instituto de Ecología, México.
- Montiel, S., Montaña, C. 2000. Vertebrate frugivory and seed dispersal of a Chihuahuan Desert cactus. *Plant Ecology*. **146**: 221-229.
- Morales-Romero, D., Godínez-Álvarez, H., Campo-Alvez, J. y Molina-Freaner, F. 2012. Effects of land conversion on the regeneration of *Pachycereus pecten-aboriginum* and its consequences on the population dynamics in northwestern Mexico. *Journal of Arid Environments*. **77**:123-129.

- Morris, W. F., Doak, D. F. 2002. *Quantitative conservation biology. Theory and practice of population viability analysis*. Sinauer Associated, Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts, USA.
- Novoa, A., LeRoux, J., Robertson, M.P., Wilson, J.R.U. y Richardson, D.M. 2015. Introduced and invasive cactus species: a review. *AoB Plants*. **7**: 1-14
- Olmos-Lau, V. 2016. *Demografía para la conservación de Strombocactus disciformis (DC.) Britton & Rose, en la localidad de Agua del Ángel, Peñamiller, Querétaro, México*. Tesis profesional de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México.
- Orozco-Segovia, A. y Sánchez-Coronado, M.E. 2013. Germinación. En: Márquez-Guzmán, J., Collazo-Ortega, M., Martínez-Gordillo, M., Orozco-Segovia, A., y Vázquez-Santana, S. 2013. *Biología de Angiospermas*. Facultad de Ciencias, Coordinación de la Investigación Científica, UNAM. Distrito Federal, México
- Ortega-Baes, P. y Godínez-Álvarez, H. 2006. Global diversity and conservation priorities in the Cactaceae. *Biodiversity and Conservation*. **15**: 817-827.
- Padilla, F.M. y Pugnaire, F.I. 2006. The role of nurse plants in the restoration of degraded environments. *Frontiers in Ecology and the Environment*. **4**(4): 196-202.
- Parera, C. A. y Cantliffe, D. J. 1994. Presowing seed priming. En Janick, J. *Horticultural reviews*. Vol. 16. John Wiley & Sons Inc. Nueva York, Estados Unidos.

- Peck, S.L. 2001. Simulation as experiment: a philosophical reassessment for biological modeling. *Trends in Ecology and Evolution*. **19**(10): 530-534.
- R Core Team. 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>
- Rojas-Aréchiga, M., Vázquez Yanes, C., 2000. Cactus seed germination: a review. *Journal of Arid Enviroments*. **44**: 85-104
- Rojas-Aréchiga, M., Batis, A.I., 2001. Las Semillas de Cactáceas... ¿Forman Bancos de Semillas en el Suelo? *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. **44**: 76-82
- Rojas-Aréchiga, M., Mandujano, M.C., Golubov, J.K. 2013. Size side and photoblastism in species belonging to tribe Cacteeae (Cactaceae). *Journal of plant research*. **126**(3): 373-386
- Rojas-Martínez, A., Godínez-Álvarez, H., Valiente-Banuet, A., Arizmendi, M.C. y Sandoval-Acevedo, O. 2012. Frugivory diet of the lesser long-nosed bat (*Leptonycteris yerbabuena*), in the Tehuacan Valley of central Mexico. *Therya*. **3**(3): 371-380.
- Rosas-Barrera, M.D., Mandujano, M.C. 2002. La diversidad de historia de vida en Cactáceas, aproximación por el triángulo demográfico. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. **47** (2): 33-41
- Sallon, S., Solowey, E., Cohen, Y., Korchinsky, R., Egli, M., Woodhatch, I., Simchoni, O. y Kislev, M. 2008. Germination, genetics and growth of ancient date seed. *Science*. **320**(5882): 1464.

- Sánchez, J.A., Reino, J., Muñoz, B., González, Y., Montejo, L. y Machado, R. 2005. Efecto de los tratamientos de hidratación-deshidratación en la germinación, la emergencia y el vigor de plántulas de *Leucaena leucocephala* cv. Cunningham. *Pastos y Forrajes*. **28**(3): 209-220.
- Sánchez-Soto, B.H., García Moaya, E., Terrazas T., Reyes Olivas, A. 2005. Efecto de la hidratación discontinua sobre la germinación de tres cactáceas del desierto costero de Topolobampo, Ahome, Sinaloa. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. **50**: 4-14.
- Santini, B.A., Rojas-Aréchiga, M., Morales-García, E. 2017. Priming effect on seed germination: It is always positive for cacti species?. *Journal of Arid Environments*. En prensa.
- Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales. 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección Ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. *Diario Oficial de la Federación (DOF)*.
- Shantz, H.L. 1927. Drought Resistance and Soil Moisture. *Ecology*. **8**(2): 145-157
- Shen-Miller, J., Mudgett, M.B., Schopf, J.W., Clarke, S., Berger, R. 1995. Exceptional seed longevity and robust growth: Ancient sacred lotus from China. *American Journal of Botany*. **82**(11): 1367-1380.
- Shreve, F. 1931. Physical conditions in sun and shade. *Ecology*. **12**(1): 96-104.

- Silvertown, J. 1987. *Introduction to plant population ecology*. 2a Ed. Logman Scientific & Technical. Nueva York, Estados Unidos.
- Silvertown, J. y Charlesworth, D. 2001. *Introduction to plant population biology*. 4a Ed. Blackwell Science. Oxford, Reino Unido.
- Silvertown, J., Franco, M. y McConway, K. 1992. A demographic interpretation of Grime's triangle. *Functional Ecology*. **6**(2): 130-136.
- Silvertown, J., Franco, M., Pisanty, I. y Mendoza, A. 1993. Comparative plant demographic-relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology*. **81**: 465-476.
- Spira, T.P. y Wagner, L.K. 1983. Viability of seeds up to 211 years old extracted from adobe bricks buildings of California and Northern Mexico. *American Journal of Botany*. **70**(3): 303-307.
- Stott, I., Hodgson, D. y Townley, S. 2016. *popdemo: Demographic modelling using projection matrices*. R package version 0.2-3. URL <https://CRAN.R-project.org/package=popdemo>
- Stubben, C. y Milligan, B. 2007. Estimating and analyzing demographic models using the popbio package in R. *Journal of Statistical Software*. **22**(11): 1-23
- Thompson, K., y Grime, J.P. 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *Journal of Ecology*. **67**: 893-921.

- Thompson, K., Band, S.A., Hodgson, J.G. 1993. Seed size and shape predict persistence in soil. *Functional Ecology*. **7**: 236-241.
- Turner, R.M., Alcorn, S.M., Olin, G. y Booth, J.A. 1966. The influence of shade, soil and water on saguaro seedling establishment. *Botanical Gazzete*. **127**(2-3): 95-102.
- Valiente-Banuet, A. y Ezcurra. E. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa Luisana* in the Tehuacán Valley, México. *Journal of Ecology*. **79**: 961-971.
- Valiente-Banuet, A., Vite, F., Zavala-Huertado, A. 1991. Interactions between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse shrub *Mimosa luisana*. *Jorunal of Vegetation Science*. **2**: 11-14.
- Valiente-Banuet, A., Arizmendi, M.C., Rojas-Martínez, A., Casas, A., Godínez-Álvarez, H., Silva, C. y Dávila-Aranda, P. 2002. Biotic Interactions and population dynamics of columnar cacti. En: Fleming, T.H: y Valiente-Banuet, A. *Columnar cacti and their mutualism. Evolution, ecology and conservation*. The University of Arizona Press. Arizona, Estados Unidos.
- Valverde, T., Quijas, S., López-Villavicencio, M., Castillo, S. 2004. Population dynamics of *Mammillaria magnimamma* Haworth. (Cactaceae) in a lava-field in central Mexico. *Plant Ecology*. **170**: 167-184.
- Villaseñor, J.L. 2003. Diversidad y distribución de las magnoliophyta de México. *Interciencia*. **28**(3): 160-167.

- Villaseñor, J.L. 2004. Los géneros de plantas vasculares de la flora de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. **75**: 105-135
- Ward, D. 2008. *The Biology of Deserts*. Oxford University Press. Nueva York, Estados Unidos.
- Wickham, H. 2009. *Elegant graphics for data analysis*. Springer-Verlag. Nueva York, Estados Unidos.
- Williams, M. 2014. Present-Day Desert Environments. En *Climate Change in Deserts. Past, Present and Future*. Cambridge University Press. Nueva York, Estados Unidos.
- Willson, M.F. 1993. Mammals as seed-dispersal mutualist in North America. *Oikos*. **67**(1): 159-176.
- Zepeda-Martínez, V., Mandujano, M.C., Mandujano, F.J. y Golubov, J. 2013. What can the demography of *Astrophytum ornatum* tell us of its endangered status?. *Journal of Arid Environments*. **88**: 244-249.
- Zúñiga, B., Malda, G. y Suzán, H. 2006. Interacciones planta-nodrizo en *Lophophora diffusa* (Cactaceae) en un desierto subtropical de México. *Biotropica*. **37**: 351-356.
- Zúñiga-Vega, J., Valverde, T., Rojas-González, R. y Lemos-Espinal J.A. 2007. Analysis of the population dynamics of an endangered lizard (*Xenosaurus grandis*) through the use of projection matrices. *Copeia*. **2**: 324-335.