



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

**Efecto de la biología reproductiva sobre la dinámica poblacional de
Echinocereus pentalophus en el estado de Querétaro, México.**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

Maestra en Ciencias Biológicas

PRESENTA:

Jessica Magdalena Reyes Tovar

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez
Instituto de Ecología, UNAM.

COMITÉ TUTOR: Dr. José Alejandro Zavala Hurtado
UAM-Iztapalapa.

Dra. Sonia Vázquez Santana
Facultad de Ciencias, UNAM.

CD. MX. JUNIO, 2019.



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

**Efecto de la biología reproductiva sobre la dinámica poblacional de
Echinocereus pentalophus en el estado de Querétaro, México.**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
Maestra en Ciencias Biológicas

PRESENTA:

Jessica Magdalena Reyes Tovar

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez
Instituto de Ecología, UNAM.

COMITÉ TUTOR: Dr. José Alejandro Zavala Hurtado
UAM-Iztapalapa.

Dra. Sonia Vázquez Santana
Facultad de Ciencias, UNAM.

MÉXICO, CD. MX. JUNIO, 2019.



OFICIO CPCB/516/2019

Asunto: Oficio de Jurado para Examen de Grado.

M en C. 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 11 de marzo de 2019, aprobó el jurado para la presentación del examen para obtener el grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**, a la alumna **REYES TOVAR JESSICA MAGDALENA** con número de cuenta **308194593** con la tesis titulada: "**EFFECTO DE LA BIOLOGÍA REPRODUCTIVA SOBRE LA DINÁMICA POBLACIONAL DE *Echinocereus pentalophus* EN EL ESTADO DE QUERÉTARO, MÉXICO**", bajo la dirección de la **DRA. MARÍA DEL CARMEN MANDUJANO SÁNCHEZ**:

Presidente:	DRA. MARGARITA COLLAZO ORTEGA
Vocal:	DR. PEDRO LUIS VALVERDE PADILLA
Secretario:	DRA. SONIA VÁZQUEZ SANTANA
Suplente:	DR. JOSÉ ALEJANDRO ZAVALA HURTADO
Suplente	M EN C. IRENE PISANTY BARUCH

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

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a, 30 de abril de 2019


DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
COORDINADOR DEL PROGRAMA



AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México por brindarme la oportunidad de formarme como Maestra en Ciencias Biológicas.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el apoyo económico otorgado durante la realización de mi trabajo de investigación.

A la Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez por el financiamiento brindado al incluirme en el proyecto CONACYT 221362 “Estrategias reproductivas en cactáceas, facilitación o interferencia” y al presupuesto operativo del Instituto de Ecología, UNAM.

Agradezco a la Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez por aceptar dirigir mi trabajo de investigación y a los miembros de mi Comité Tutoral, el Dr. José Alejandro Zavala Hurtado y la Dra. Sonia Vázquez Santana por sus valiosas contribuciones en la realización de mi tesis de maestría.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

A la Universidad Nacional Autónoma de México y al Instituto de Ecología por ser los recintos que han permitido mi crecimiento académico, profesional y personal.

Al Dr. Pedro Luis Valverde Padilla, a la Dra. Margarita Collazo Ortega y a la M. en C. Irene Pisanty Baruch por aceptar ser parte de mi jurado de tesis, por su tiempo y sus valiosas aportaciones para la realización de este trabajo.

A Meli y Jordan por el apoyo incondicional, por compartir sin pedir nada a cambio, por sus múltiples enseñanzas y por ser un ejemplo para seguir.

A la Dra. Mariana Rojas Aréchiga por la asesoría brindada para la realización de las pruebas de germinación en el laboratorio y en la logística de las salidas de campo. A la Lic. Anabel Domínguez Reyes por el apoyo en el laboratorio.

A mis padres Héctor Reyes Calderón y María Juana Tovar Hernández por su amor, su apoyo incondicional durante toda la vida y por enseñarme que la única que puede conseguir lo que se proponga soy yo.

A mis hermanos Alondra, Karla y Alejandro por compartir conmigo todas las emociones posibles y ser mis compañeros de vida. A Ángel, Axel y Saúl por representar tantas nuevas alegrías.

A Daniel, Leben, Alba y Ubik por ser mis compañeros de vida y por todo el cariño brindado.

A Diana, Isa, Linda, Sandra y Esteban por ser los “amiguis” más divertidos y maestros fuera de clases.

A mis amigos y colegas tomentosos por sus enseñanzas, por su apoyo en campo y por tantas alegrías.

ÍNDICE

RESUMEN	1
ABSTRACT	2
INTRODUCCIÓN.....	3
Objetivos particulares para la biología floral de <i>Echinocereus pentalophus</i>	13
Objetivos particulares para la dinámica poblacional de <i>Echinocereus pentalophus</i>	13
METODOLOGÍA.....	14
Especie de estudio.....	14
Sitio de estudio.....	15
Análisis de la biología floral de <i>Echinocereus pentalophus</i>	15
Análisis de la dinámica poblacional de <i>Echinocereus pentalophus</i>	22
Efectos del sistema de cruza sobre la dinámica poblacional de <i>E. pentalophus</i>	27
Análisis de simulación	27
RESULTADOS	28
Análisis de la biología floral de <i>Echinocereus pentalophus</i>	28
Análisis de la dinámica poblacional de <i>Echinocereus pentalophus</i>	38
Efectos del sistema de cruza sobre la dinámica poblacional de <i>Echinocereus pentalophus</i> ..	47
Análisis de simulación	55
DISCUSIÓN.....	63
Análisis de la biología floral de <i>Echinocereus pentalophus</i>	63
Dinámica poblacional de <i>Echinocereus pentalophus</i>	70
Efectos del sistema de cruza sobre la dinámica poblacional de <i>Echinocereus pentalophus</i> ..	76
Análisis de simulación	77
CONCLUSIONES.....	79
Anexo 1	81
Anexo 2	83
LITERATURA CITADA.....	91

RESUMEN

La reproducción sexual de las plantas con flor es el mecanismo mediante el cual se integran individuos a las poblaciones y por lo tanto determina su dinámica poblacional. Particularmente, *Echinocereus pentalophus* es una cactácea de amplia distribución con densidades poblacionales bajas, de la cual se desconocen los aspectos básicos sobre su biología reproductiva y de su demografía, debido a ello el objetivo de este trabajo consistió en analizar los efectos que la biología reproductiva ejerce sobre la dinámica poblacional de esta especie en una localidad del estado de Querétaro, México. Experimentos de polinización controlada se llevaron a cabo para analizar la biología reproductiva y determinar el sistema de cruce para estimar el número de individuos que se producen en flores sometidas a recepción de polen autógena o xenógama, además se analizó el sistema de apareamiento, la relación con los visitantes florales y la existencia de limitación por polen. La información demográfica se obtuvo mediante dos censos poblacionales (2017-2018), se estimó el patrón de distribución espacial y la estructura poblacional; la dinámica poblacional se analizó mediante modelos matriciales, con los cuales se obtuvo la tasa finita de crecimiento y se realizaron análisis de sensibilidad y elasticidad para conocer los procesos del ciclo de vida más críticos a los que λ es más sensible. El efecto de la reproducción sobre λ se analizó mediante simulaciones numéricas en las que se modificaron los valores de fecundidad observados por los obtenidos con los experimentos de polinización controlada. Los resultados demostraron que esta especie depende del entrecruzamiento para la fecundación y formación de semillas, el sistema de apareamiento es xenógamo estricto con dependencia de polinizadores, presenta limitación por polen, los visitantes florales más frecuentes son abejas solitarias sugiriendo un síndrome de polinización melitofílico. La población presenta una distribución espacial agregada y se encuentra compuesta principalmente por individuos adultos lo que sugiere escaso reclutamiento, la tasa finita de crecimiento indica que la población se encuentra al equilibrio con tendencia al decrecimiento ($\lambda=0.93 \pm 0.09$). El valor de sensibilidad más alto correspondió al reclutamiento mientras que la supervivencia fue el proceso demográfico con mayor contribución a λ . La fecundidad fue el proceso demográfico con menor contribución a λ , por ello no se observaron efectos significativos del sistema de cruce sobre la dinámica de esta población. No obstante, los análisis de simulación demostraron que los eventos implicados en el reclutamiento y el establecimiento son los procesos más críticos en el ciclo de vida. Dado lo anterior y a que *E. pentalophus* sólo es capaz de integrar individuos mediante el entrecruzamiento estricto se sostiene que los mecanismos reproductivos como son la disponibilidad de parejas reproductivas y de polinizadores; así como la supervivencia de los individuos determinan en gran medida la dinámica poblacional de esta especie.

ABSTRACT

For flowering plants, sexual reproduction is the mechanism in which individuals are incorporated into populations and therefore determinate their population dynamics. Particularly, *Echinocereus pentalophus* is a cactus which basic aspects about its reproductive biology and its demography are unknown. Due to this the objective of this work was to analyze the effects that reproductive biology on the population dynamics of this species in a locality of the state of Querétaro Mexico. We analyzed the mating system and breeding system, the relationship with floral visitors and the existence of pollen limitation. Demographic information was obtained through two annual censuses (2017-2018), the population distribution pattern and population structure were estimated; population dynamics was analyzed through matrix models of population projection with which the finite growth rate was obtained and sensitivity and elasticity analyses were carried out to know the most critical life cycle processes and with greater contribution to λ . The effect to the reproduction on λ was analyzed by means of numerical simulations in which the fecundity values were modified by those obtained with the controlled pollination experiments. The results showed that this species depends of strict outcrossing pollination in order to have reproductive success, the breeding system is the strict xenogamous, presents limitation by pollen; the most frequent floral visitors are solitary bees. The population spatial distribution is aggregated and is composed mainly of adults, the finite rate of growth indicates that the population is closely to the numerical equilibrium with a tendency to decrease ($\lambda = 0.93 \pm 0.09$); the highest sensitivity value correspond to recruitment while survival was the demographic process with the most contribution to λ . The fecundity turned out to be the demographic process with the lowest contribution to λ , however, the simulation analysis showed that the events involved in recruitment and establishment are the most critical processes in the life cycle, for this reason and because *E. pentalophus* is only capable of integrating individuals through strict outcrossing, it is maintained that the reproductive mechanisms such as the mating system, the availability of reproductive partner and pollinators determine to a large extent the population dynamics of this species.

INTRODUCCIÓN

La familia Cactaceae es originaria del continente americano y es considerada una de las más diversas con alrededor de 1480 especies reconocidas agrupadas en 110 géneros que se distribuyen principalmente en regiones áridas y semiáridas (Arias, 1993; Goettsch et al. 2015). Se distribuye desde el norte de Canadá hasta la Patagonia, y principalmente en zonas áridas y semiáridas donde la escasez del agua, las altas temperaturas y la alta radiación solar son factores que limitan la supervivencia; por estas razones se considera que las cactáceas han desarrollado adaptaciones morfológicas, fisiológicas y reproductivas que les han permitido ser un grupo altamente exitoso en los desiertos (Anderson, 2001; Arias et al. 2005).

La característica taxonómica que define a este grupo de plantas es la presencia de areolas (yemas modificadas) a partir de las cuales surgen las espinas, las flores y algunos derivados epidérmicos como los tricomas (Arias et al. 2005). Por su parte, algunas de las características morfológicas más sobresalientes de los cactus son las que optimizan la captación del agua y evitan la pérdida de la misma, como las espinas en lugar de hojas, una cutícula gruesa que recubre los tallos, la producción de grandes cantidades de colénquima y parénquima con los que acumulan reservas de agua y nutrientes; asimismo, la mayoría de las cactáceas posee tallos fotosintéticos que emplean el metabolismo ácido crasuláceo (CAM) por medio del cual llevan a cabo la apertura estomática y la fijación del carbono durante la noche de manera que la pérdida de agua se reduce considerablemente (Bravo-Hollis, 1978; Gibson y Nobel, 1986).

México es considerado el país con la mayor riqueza y diversidad de flora cactológica a nivel mundial ya que posee cerca de 60 géneros con 670 especies de las cuales el 80 % son endémicas (Guzmán et al. 2003). Muchas de estas especies conforman núcleos de alta diversidad y endemismos en ciertas zonas áridas del país, ejemplo de ello es la provincia florística Queretano- Hidalguense o semidesierto queretano ubicada en el extremo sur del desierto Chihuahuense (Rzedowski, 1978). Desafortunadamente, es también en estas zonas en dónde se presentan algunas de las problemáticas ambientales más graves del país como son la degradación, la deforestación y el cambio de uso del suelo a consecuencia de la agricultura y ganadería que han propiciado la pérdida de aproximadamente 560, 791 km² de vegetación nativa (Velázquez et al. 2002). Aunado a esto, muchas de las especies de cactus

presentan características propias de su biología y ecología que las hacen altamente vulnerables a las perturbaciones como lo son la alta especificidad del hábitat, las bajas tasas de crecimiento, así como ciclos de vida largos con bajas tasas reclutamiento y establecimiento de individuos (Sánchez- Mejorada, 1982; Godínez-Álvarez et al. 2003; Arias et al. 2005; Mandujano et al. 2010; Ramos-López, 2007).

Estos factores han propiciado que la familia Cactaceae se encuentre incluida en el Apéndice II de la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES) y algunas de sus especies estén categorizadas en el Libro Rojo de la Unión Mundial para la Conservación (UICN) como especies raras, amenazadas o en peligro de extinción. La Norma Oficial Mexicana de especies amenazadas, NOM-059-SEMARNAT-2010 incluye cerca de 300 especies de cactus en las distintas categorías de riesgo (SEMARNAT, 2010). Sin embargo, diversos estudios indican que, actualmente no se cuenta con la información suficiente para evaluar el estado de conservación real de muchas de estas especies lo que dificulta su debido reconocimiento dentro de las categorías de la NOM-059-SEMARNAT-2010 (Ramos-López, 2007). Ante este escenario, los estudios de ecología de poblaciones y biología reproductiva constituyen herramientas mediante las cuales es posible reconocer los factores que determinan la dinámica poblacional, los requerimientos reproductivos y la producción de vástagos para el reemplazo generacional, y determinar el estado de conservación de sus poblaciones (Menges, 1990; Rodríguez-Ortega y Ezcurra, 2000; Rosas- Barrera y Mandujano, 2002; Godínez-Álvarez et al. 2003; Zavala-Hurtado y Valverde, 2003).

Algunas de las especies el género *Echinocereus* (Cactaceae) como *E. schmolli*, *E. engelmannii*, *E. ferreirianus*, *E. leucanthus*, *E. mapimiensis* se encuentran dentro de los apéndices I y II de la lista CITES. *Echinocereus pentalophus* es considerada como una especie de “preocupación menor”, no obstante, muchas de sus poblaciones se distribuyen en zonas donde el cambio de uso de suelo y la fragmentación del hábitat representan un riesgo potencial para su permanencia y no hay estudios sobre su biología poblacional. Por esta razón, el objetivo de este trabajo consistió en analizar los efectos de la biología reproductiva sobre la dinámica poblacional de *E. pentalophus* en el municipio de Agua Salada, Querétaro, México y generar así información precisa para determinar su estado de conservación actual.

Uno de los enfoques más importantes para evaluar el estatus de las poblaciones son los llamados “análisis uniespecíficos”, debido a que brindan información precisa sobre los factores que determinan la abundancia y distribución de las especies (Esparza- Olguín, 2004). En estos análisis están incluidos los estudios sobre la biología de la reproducción y los eventos demográficos que en conjunto determinan el crecimiento y la dinámica de las poblaciones (Menges, 1990; Esparza- Olguín, 2004). En los estudios poblacionales se estima la fecundidad de los individuos en cada una de las etapas de ciclo de vida (Caswell, 2001), sin embargo, no se determina cuáles son las causas a las estimaciones obtenidas. Por ello, en este trabajo se incluye una evaluación experimental de la fecundidad usando experimentos de polinización controlada.

La flor de las angiospermas es indispensable para que se lleve a cabo la reproducción sexual, por ello, la biología reproductiva evalúa los eventos implicados en la fecundidad, es decir, la formación de flores, frutos y semillas a partir de los cuales se integran individuos a las poblaciones (Mandujano et al. 2010; Vázquez- Díaz et al. 2016).

Biología reproductiva

En los sistemas sexuales de las plantas con flor se analizan a) la fenología reproductiva que comprende los periodos de formación de estructuras sexuales como las flores y los frutos b) el comportamiento floral que incluye la longevidad floral, la duración de la antesis, la producción de néctar y otras recompensas florales y, (c) los sistemas de apareamiento y los sistemas de cruce (Dafni, 1992; Galicia- Pérez, 2013; Vázquez- Díaz et al. 2016).

Los sistemas de apareamiento (*breeding systems*) se refieren al acomodo funcional, espacial y temporal de las estructuras reproductoras al interior de las flores que dan por resultado distintos comportamientos sexuales que las plantas exhiben a nivel de flor, individuo o conjunto de plantas, e impactan el sistema de cruce (Cruden, 1977; Dafni, 1992; Mandujano et al. 2010). Así, en los sistemas de apareamiento se analizan la separación espacial (hercogamia) y temporal (dicogamia) de las estructuras sexuales dentro de la flor, la morfología floral, los mecanismos que influyen en la dispersión del polen y la relación polen- óvulo (Cruden, 1977; Richards, 1986; Galicia- Pérez, 2013). Se ha propuesto que los sistemas de apareamiento dados por las características florales son un acercamiento al sistema de cruce, ya que intervienen directamente en la contribución genética relativa de los individuos de una población (Thomson y Barrett, 1981; Dafni, 1992, Camacho-Velázquez

et al. 2016). Con base en las características florales Cruden (1977) propuso el Índice de entrecruzamiento (*outcrossing index* OCI) que reconoce los siguientes cinco sistemas de apareamiento: cleistógamo (OCI =0) donde la autofecundación es estricta ya que las flores no entran en antesis; autógeno obligado (OCI=1) en el cual ocurre la antesis pero la formación de semillas sólo es exitosa a partir de la autofecundación; autógeno facultativo (OCI =2) donde las semillas se forman preferentemente a partir de la autofecundación aunque puede ocurrir fecundación cruzada; xenógamo facultativo (OCI = 3) en el que la mayor producción de semillas proviene de la entrecruza y una parte de la autofecundación, y xenógamo obligado (OCI=4) donde la formación de semillas se debe sólo al entrecruzamiento. En el **Cuadro 1** (a y b) se muestran los sistemas de apareamiento propuestos por Cruden, así como las características consideradas en cada uno de ellos.

Cuadro 1 a. Características florales evaluadas y valores otorgados para la estimación del índice de entrecruza OCI (Cruden, 1977). La suma de las puntuaciones indica el valor otorgado al índice OCI.

Diámetro corola (mm)	Valor	Dicogamia	Valor	Hercogamia	Valor
<1	0	Homogamia	0	Ausente	0
1-2	1	Protoginia	0	Presente	1
2-6	2	Protandria	1		
>6	3				

Cuadro 1 b. Relación polen- óvulos (promedios) para la determinación del Sistema de apareamiento (Cruden, 1977).

P/0	OCI	Sistema de Apareamiento
4.7:1	0	Cleistogamia
27.7:1	1	Autogamia estricta
168.5:1	2	Autogamia facultativa
796.6: 1	3	Xenogamia facultativa
5859:1	4	Xenogamia estricta

Por su parte, los sistemas de cruce (*mating systems*) determinan el flujo de polen y la manera en la que finalmente se transmiten los genes dentro de una población a través de sus generaciones (Lloyd, 1992; Barret, 2002; Vázquez- Díaz et al. 2016). Así, en la **autocruza** la fecundación ocurre entre gametos genéticamente idénticos; en la **entrecruza** la fecundación se lleva a cabo sólo si éstos provienen de individuos genéticamente distintos y en los **sistemas mixtos** se combinan ambas estrategias (Richards, 1986; Mandujano et al. 2010; Galicia- Pérez, 2013). La hipótesis central de la biología floral es que se favorece la entrecruza ya que a través de ésta es posible incrementar la variabilidad genética dentro de la población y al mismo tiempo reducir la posibilidad de depresión por endogamia (reducción del éxito reproductivo y del desempeño de la progenie derivada de la autofecundación (Mandujano et al. 2010). Las angiospermas exhiben diversas características morfofisiológicas y conductuales que atraen a un amplio espectro de visitantes florales, que conforman los llamados “síndromes de polinización”, que parten de la consideración de que existe una convergencia evolutiva entre los rasgos florales y los atributos de los polinizadores de tal manera que se favorece a aquellos que promueven el transporte y deposición de polen de manera efectiva (Barret, 2002; Barret y Harder, 2006).

Dinámica poblacional.

Patrón de distribución espacial. Uno de los factores a considerar en los estudios de la dinámica poblacional es la forma en la que se encuentran acomodados espacialmente sus individuos. Se reconocen tres tipos de patrones de distribución generales: uniforme, agregado y el aleatorio (Hopkins, 1954; Krebs, 1985). En la disposición **uniforme** se considera que todos los individuos se distribuyen de manera homogénea en el espacio; en el **aleatorio** los individuos se acomodan sin un orden aparente, mientras que en el **agregado** los individuos se encuentran formando subgrupos dentro del área de distribución (Hopkins, 1954). En el caso particular de las cactáceas el patrón de distribución espacial más común es el agregado, esto puede deberse entre otras razones a las altas tasas de clonalidad, a la necesidad de nodrizas para su germinación y establecimiento, así como a la limitada dispersión de semillas o propágulos (Godínez-Álvarez et al. 2003; Ferrer et al. 2011).

Modelos demográficos.

Los modelos demográficos constituyen una herramienta con la cual es posible conocer los factores que determinan la dinámica de una población a través del tiempo (Menges, 1990; Caswell, 2001; Esparza-Olguín, 2004). A partir de estos análisis es posible reconocer los factores que se relacionan con la abundancia de las especies como son la tasa finita de crecimiento poblacional (λ) dada por los fenómenos de natalidad, mortalidad y migración; atributos de la historia de vida de los individuos como son la longevidad promedio de los individuos, el número promedio descendientes, la frecuencia de eventos reproductivos entre otros. Asimismo, a través de estos estudios es posible generar proyecciones sobre el futuro de las poblaciones (Franco, 1990; Menges, 1990; Esparza-Olguín, 2004).

La manera más sencilla de entender estos análisis es a través de la obtención del diagrama del ciclo de vida (**Figura 1**) a través del cual debe describirse de manera versátil y detallada cada uno de los procesos demográficos que determinan el comportamiento de una población (Godínez-Álvarez et al. 2003).

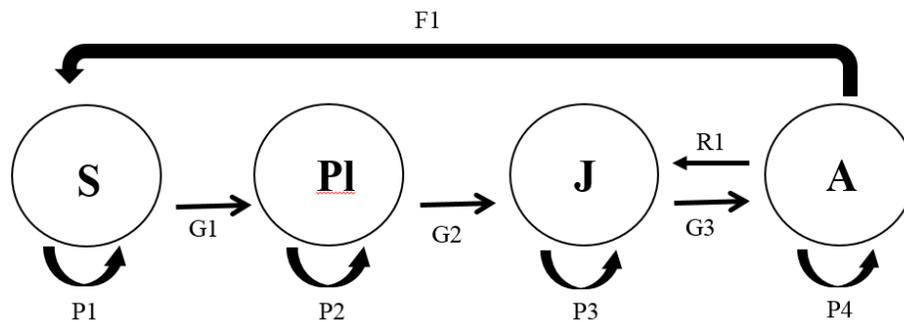


Figura 1. Diagrama del ciclo de vida de una especie hipotética. Los círculos representan las categorías en las que se distribuyen los organismos de la población y las flechas indican las transiciones entre categorías. S= semillas; Pl= plántulas; J= juveniles; A= adultos; F1= contribución a la fecundidad por categoría de tamaño; G= crecimiento; R= retrogresión (achicamiento) y P= permanencia (supervivencia) (Caswell, 2001).

Una vez que se cuenta con el ciclo de vida es posible la realización de tratamientos matemáticos que permiten reconocer cómo y el por qué cambia la dinámica de una población. Una de las técnicas más robustas consiste en el empleo de modelos matriciales

de proyección poblacional mediante los cuales es posible reconocer los parámetros que determinan el cambio de una población al incorporar las probabilidades específicas de fecundidad, supervivencia y crecimiento de cada una de sus categorías (Lefkovitch, 1965; Silvertown et al. 1987, 1993; Caswell, 1989, 2001; Franco, 1990; Menges, 1990; Godínez-Álvarez et al. 2003). Para ello se han desarrollado dos tipos de modelos matriciales que categorizan a los individuos ya sea por su edad (matriz de Leslie) o tamaño (Matriz de Lefkovitch); para el caso particular de las plantas resulta sumamente complicado establecer con seguridad la edad de los individuos ya que éstas suelen presentar ciclos de vida complejos en los que es posible que permanezcan por tiempo indefinido en alguna categoría de tamaño (estasis), presenten achicamientos (retrogresiones) o que pasen a una categoría de tamaño no inmediata; por esta razón resulta más adecuado agruparlas según su tamaño ya que éste generalmente se asocia con su capacidad de crecimiento, sobrevivencia y reproducción (Lefkovitch, 1965; Silvertown, 1987; Menges 1990; Caswell, 2001; Godínez-Álvarez et al. 2003).

Las proyecciones poblacionales parten del siguiente modelo matricial:

$$\mathbf{n}_{t+1} = \mathbf{A}\mathbf{n}_t$$

Donde \mathbf{n}_t es el vector que contiene el número de individuos de cada categoría al tiempo t ; \mathbf{n}_{t+1} es el vector que describe la estructura de la población al tiempo $t+1$, \mathbf{A} constituye la matriz de transición de cada categoría en la población y que se caracteriza por presentar el mismo número de renglones (i) que de columnas (j). Dicha matriz de transición se compone de a_{ij} entradas que describen las probabilidades de cambio entre categorías para un periodo específico (Caswell, 2001):

		DE LA CLASE			
		1	2	3	4
A LA CLASE	1	a_{11}	a_{12}	a_{13}	a_{14}
	2	a_{21}	a_{22}	a_{23}	a_{24}
	3	a_{31}	a_{32}	a_{33}	a_{34}
	4	a_{41}	a_{42}	a_{43}	a_{44}

Los valores de la primera fila (a excepción del elemento a_{11} que corresponde a la probabilidad de permanencia en esa categoría) representan la contribución de cada categoría j a la fecundidad; los valores de la diagonal principal ($i=j$) indican la probabilidad de que los individuos sobrevivan (S) en la misma categoría de tamaño. Los elementos localizados debajo de diagonal principal corresponden a las probabilidades de que un individuo crezca (G) (a_{ij} , con $i - 1=j$). Por su parte, los elementos localizados por encima de la diagonal principal indican la probabilidad de que un individuo sufra una retrogresión o achicamiento (R) y pase a una categoría de menor tamaño (a_{ij} , con $i + 1=j$) (Lefkovitch, 1965; Caswell, 1989,2001; Esparza- Olguín, 2004; Ferrer et al. 2011).

Con la información generada a partir de resolver la matriz de proyección es posible reconocer los siguientes aspectos básicos de la dinámica de una población: a) la tasa finita de crecimiento poblacional (eigen valor dominante, lambda o λ) dada por los procesos demográficos que hay en la matriz ($\lambda=e^r$, r =tasa intrínseca de crecimiento poblacional). Así si $\lambda=0$ la población se encuentra estable, si $\lambda<1$ está decreciendo y si $\lambda>$ está aumentando., b) la distribución estable de categorías (vector derecho o \mathbf{w}) se alcanza la estructura estable y c) el valor reproductivo (vector izquierdo o \mathbf{v}) que indica la contribución reproductiva relativa de cada categoría (Caswell, 1989, 2001).

Una de las implicaciones más importantes de los análisis poblacionales mediante el uso de modelos matriciales consiste en que a partir de ellos es posible realizar simulaciones y proyecciones numéricas sobre el futuro poblacional. Lo anterior se realiza típicamente a través de los análisis de sensibilidad y elasticidad que son una medida del efecto del cambio en las probabilidades específicas de fecundidad, permanencia (sobrevivencia o estasis) y de las retrogresiones sobre el crecimiento y establecimiento de una población (de Kroon et al. 1986; Caswell, 1989). La sensibilidad mide el impacto que generarían sobre λ la ocurrencia de cambios absolutos de igual magnitud en cada una de las entradas de la matriz, otra manera de interpretar a la sensibilidad es como una medida del efecto (s) que la selección natural ejerce sobre los diferentes componentes del ciclo de vida de una población (de Kroon et al. 1986; Silvertown et al. 1993; Caswell, 2001). Pese a su utilidad, los análisis de sensibilidad pueden generar problemas en la interpretación de los resultados debido a las diferentes escalas de los parámetros que mide; por ejemplo, la fecundidad suele presentar

valores mayores al resto de los componentes de la matriz, por esta razón si se generan pequeños cambios en ésta se corre el riesgo de sobreestimar su efecto sobre λ . Para evitar este problema de Kroon et al. (1986) propusieron la utilización de los análisis de elasticidad mediante los cuales es posible cuantificar los efectos de cambios proporcionales en las transiciones a_{ij} sobre λ . La suma de los valores de elasticidad debe ser igual a 1 ya que corresponden a la contribución relativa de cada una de las entradas de la matriz **A** a la tasa finita de crecimiento (de Kroon et al. 1986).

Estudios poblacionales en cactáceas

En las especies perennes con ciclo de vida largo que habitan en zonas áridas, la dinámica de sus poblaciones está determinada en gran medida por la impredecibilidad de las condiciones ambientales y por factores bióticos como la reproducción. En la familia Cactaceae los sistemas de cruce se relacionan con la forma de vida y la longevidad de las especies (Mandujano et al. 2010; Camacho- Velázquez et al. 2016); las especies globosas menos longevas suelen presentar sistemas mixtos con tendencia a la autofecundación como ocurre en *A. agavoides* y *A. retusus* (Martínez- Peralta et al. 2014), *E. platyacanthus* (Jiménez, 2008), *Ferocactus robustus* (Piña, 2007) y *Melocactus curvispinus* (Anderson, 2001). Por su parte, las especies columnares más longevas en su mayoría presentan sistemas con xenogamia obligada (entrecruza) y una alta dependencia hacia los polinizadores como *P. gaumeri* (Méndez et al. 2005), *Cereus repandus* y *Pilosocereus lanuginosus* (Nassar et al. 1997); *E. reichenbachii*, *E. rigidissimus* y *E. viridiflorus* (Ross, 1981).

En los cactus la fecundidad está correlacionada con el tamaño de los individuos de modo que los de mayor talla suelen presentar valores reproductivos elevados (Franco et al. 1994; Mandujano et al. 2001). Sin embargo, en estas especies la reproducción sexual suele ser un fenómeno esporádico que conlleva a eventos de reclutamiento masivos poco frecuentes, por lo que contribuye en muy baja proporción a la dinámica poblacional (Mandujano et al. 2001, 2007; Godínez- Álvarez et al. 2003).

La germinación y el establecimiento en cactáceas están limitados por las condiciones ambientales como son la disponibilidad de agua y la alta radiación solar, por ello el

establecimiento en condiciones naturales suele requerir de la asociación con plantas perennes o nodrizas, ya que éstas generan condiciones microclimáticas que favorecen la supervivencia de los individuos en sus primeras etapas del ciclo de vida (Valiente- Banuet et al. 1991; Rojas Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000). Aunado a lo anterior y a la limitada capacidad de dispersión de semillas y/o propágulos el patrón de distribución espacial más común en cactáceas es el agregado, como se ha reportado para *M. pectinifera*, *Carnegiea gigantea*, *Escontria chiotilla*, *E. engelmannii*, *Opuntia echinocarpa*, *O. leptocaulis* y *F. peninsulæ*. (Godínez- Álvarez et al. 2003; Fernández- Muñiz, 2017).

Los escasos eventos de reclutamiento se ven reflejados en la estructura poblacional de las cactáceas, que suelen presentar una distribución irregular de los individuos en las diferentes categorías de tamaño con sesgo hacia los de mayor tamaño (adultos) y escasos juveniles (Rosas- Barrera y Mandujano, 2002; Godínez- Álvarez et al. 2003; Palacios- Wassenaar et al. 2016).

En cuanto a la dinámica poblacional de las cactáceas, generalmente se reportan tasas finitas de crecimiento cercanas al equilibrio como en *P. pringlei* ($\lambda = 1.01$) y *N. tetetzo* ($\lambda = 1.0$). Sin embargo, algunas especies globosas y raquetiformes tienen λ con tendencia al crecimiento como *M. magnimamma* ($\lambda = 1.08$) y *O. rastrera* ($\lambda = 1.03$) y otras están decreciendo como *N. macrocephala* ($\lambda = 0.98$) y *M. crucigera* ($\lambda = 0.8$) (Mandujano et al. 2001; Contreras y Valverde, 2002; Rosas- Barrera y Mandujano, 2002).

Independientemente de la forma de crecimiento, la transición de semilla a plántula y la supervivencia de los individuos en las primeras categorías de tamaño constituyen los procesos demográficos con mayor sensibilidad (Mandujano et al. 2001, 2007; Contreras y Valverde, 2002; Godínez- Álvarez et al. 2003). La sobrevivencia (estasis) de los individuos es el parámetro demográfico con la mayor contribución a la tasa finita de crecimiento; en especies globosas contribuye con alrededor del 53 – 70%, en especies raquetiformes aproximadamente el 60% mientras que para las especies columnares es mayor al 90%. Por su parte, la contribución de fecundidad es por lo general baja (<1%) y no está relacionada con la forma de crecimiento (de Kroon et al. 1986; Silvertown et al. 1993, Rosas- Barrera y Mandujano, 2002).

Estos trabajos indican que la forma de vida columnar, globosa, raquetiforme están relacionadas con la longevidad y los atributos de historia de vida de las cactáceas (Rosas-Barrera y Mandujano, 2002).

OBJETIVOS

Objetivo general: evaluar los efectos de la biología reproductiva sobre la dinámica poblacional de *Echinocereus pentalophus*.

Objetivos particulares para la biología floral de *Echinocereus pentalophus*

- Conocer la fenología reproductiva.
- Describir el comportamiento floral.
- Conocer el sistema de apareamiento.
- Analizar el sistema de cruza y evaluar el éxito reproductivo través de la producción de frutos y semillas.
- Evaluar la germinación de semillas y si son fotoblásticas.
- Conocer la actividad de los visitantes florales y determinar si existe limitación por polen.

Objetivos particulares para la dinámica poblacional de *Echinocereus pentalophus*

- Conocer la densidad poblacional y el patrón de distribución.
- Determinar la estructura poblacional y las fases del ciclo de vida.
- Estimar la tasa finita de crecimiento poblacional (λ), la estructura estable de tamaños y el valor reproductivo.
- Identificar los parámetros demográficos con mayor impacto a la dinámica poblacional.
- Evaluar los efectos del sistema de cruza en la dinámica poblacional de esta especie.

METODOLOGÍA

Especie de estudio.

Echinocereus pentalophus es una cactácea de hábito rastrero que puede alcanzar 1 m² de cobertura; los tallos son numerosos miden entre 20 a 70 cm de longitud y de 1 a 6 cm de diámetro, son de color verde con tonalidades amarillas o grises y presentan de tres a ocho costillas rectas que pueden convertirse en tubérculos. Las flores tienen forma de embudo con un diámetro promedio de 10 a 15 cm y una longitud de hasta 15 cm, son de color rosa brillante, ligeramente rosado y magenta o en ocasiones blanco; el tubo receptacular es de color blanco o amarillo. El fruto es verde en forma de elipse, cuenta con espinas de color marrón, lana suelta y se desprenden con facilidad de la planta (**Figura 2**). La floración abarca de febrero a finales de abril, crece en zonas desérticas, semidesérticas o de matorral xerófilo. Se distribuye en los estados de Coahuila, Guanajuato, Hidalgo, Jalisco, Nuevo León, Querétaro, San Luis Potosí y Tamaulipas en México; también es posible localizarla al sur de Texas. Debido a que hay muchas poblaciones de esta especie y presenta rangos de distribución amplios es considerada como “de preocupación menor” por la UICN, a pesar de que el cambio de uso de suelo representa un riesgo para algunas de éstas (Benson, 1982; Goettsch et al. 2015).



Figura 2. Individuo adulto de *Echinocereus pentalophus* en Querétaro, México. Foto: M. en B. Esteban Omar Munguía Soto. Abril 2018

Sitio de estudio.

El estudio se llevó a cabo en la localidad “El Agua Salada” (20°21′28″N y 99°49′08″O) perteneciente al municipio Cadereyta de los Montes en el estado de Querétaro, México (**Figura 3**). Los climas predominantes son el semicálido y el semiseco que se caracterizan por presentar una temperatura media anual promedio de 16.7 °C con una máxima de 38 °C; la precipitación anual promedio durante la temporada de lluvias es de 480 mm. La vegetación se encuentra compuesta por plantas pertenecientes a las familias Cactaceae, Agavaceae y Crassulaceae (Consejo de Ciencia y Tecnología Del Estado de Querétaro, CONCYTEC, 2017).



Figura 3. Vista panorámica de la localidad “El agua Salada” en el Municipio de Cadereyta de Montes, Querétaro, México. Foto: M. en C. José Antonio Aranda Pineda.

Análisis de la biología floral de *Echinocereus pentalophus*

Censo y fenología reproductiva.

Se realizó un censo de 200 individuos de *E. pentalophus* presentes en el sitio de estudio, los cuales fueron marcados y etiquetados con láminas de aluminio. Para la obtención del mapa de distribución de la población se empleó el sistema de coordenadas polares que considera la distancia y el ángulo presentes entre los individuos, posteriormente estos datos fueron

transformados a coordenadas cartesianas mediante las fórmulas que se presentan a continuación (consultadas en Zepeda, 2010; Briseño- Sánchez, 2016):

Coordenada	Coordenada x	Coordenada y
Individuo 1 (origen)	$x_1=0$	$y_1=0$
Individuo n	$x_{n+1}= x_n+sen$ (ángulo*distancia)	$y_{n+1}= y_n+ cos$ (ángulo*distancia)

Asimismo, se realizaron visitas mensuales en las cuales se registró el número de estructuras reproductivas presentes (botones, flores y frutos) en cada individuo, con estos datos se determinó el periodo de floración y fructificación, así como la temporada en la que ambos procesos alcanzaron el pico máximo de abundancia (Martínez- Peralta y Mandujano, 2012; Galicia-Pérez, 2013). La sincronía floral se estimó usando el Índice de Marquis (S):

$$S = \sum_{t=0}^n \frac{x_t}{\sum_{t=0}^n x_t} \cdot p_t$$

donde x_t es el número de flores abiertas en el tiempo t ,

$\frac{x_t}{\sum_{t=0}^n x_t}$ es la proporción de flores en anthesis en el tiempo t respecto al número total de flores que se produjeron en el año, n es el número de censos que se realizan durante el año de muestreo y p_t corresponde a la proporción de individuos con flores en anthesis durante el tiempo t . Este índice resulta de gran utilidad debido a que considera la intensidad y la duración de la floración de modo que la sincronía resulta máxima cuando $S=1$ y mínima cuando $S=0$ (Marquis, 1988; Briseño- Sánchez, 2016).

Comportamiento floral

Se utilizó una muestra de 15 flores con anthesis simultánea (flores de primer día) que permanecieron expuestas a condiciones naturales de polinización; cada hora se midió el diámetro del perianto desde la apertura hasta el cierre de la flor. Las mediciones de conducta floral se hicieron durante el pico de floración, y además se registró la longevidad

floral y la cantidad de néctar producido en las flores, empleando tubos capilares de 5 μ l para su extracción (Kearns e Ynouye, 1993; Martínez- Peralta y Mandujano, 2012).

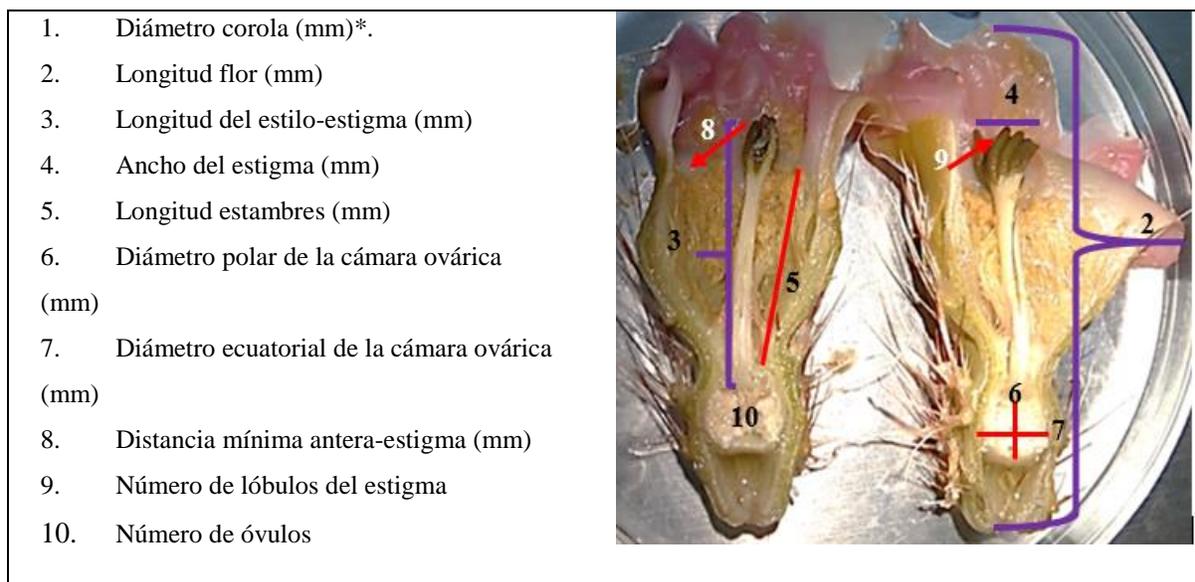
Se registró la ocurrencia de dicogamia, observando si hay una separación temporal en la maduración de las funciones sexuales al interior de la flor. Para ello, el estado de los órganos sexuales se revisó con una lupa; se consideró que liberación de polen ocurría cuando las anteras presentaban un aspecto granuloso, o bien, si se observaba la presencia de polen en el perianto. Por su parte, se consideró que había receptividad estigmática cuando los lóbulos del estigma estaban completamente abiertos y el estigma tenía una apariencia húmeda (Mandujano et al. 1996).

Sistema de apareamiento

El sistema de apareamiento se determinó con base en el Índice de entrecruza (OCI) y la relación polen óvulo (P/O). Posteriormente estos resultados se compararon con los valores propuestos por Cruden (1977) y con la suma de éstos se estableció el sistema de apareamiento de esta especie (ver introducción Cuadro 1).

- *Índice de entrecruza*: se obtuvo una muestra de 10 flores en anthesis de primer día en las cuales se registró el diámetro máximo de apertura del perianto en campo*; a este valor se le asignó un puntaje de la siguiente manera: 0 mm= 1, 1-2 mm =1, 2-6 mm=2, >6 mm =3. Posteriormente estas flores fueron colectadas, conservadas en una solución de FAA (1L de disolución: 100 ml formaldehído, 50 ml ácido acético, 350 ml agua destilada y 500 ml alcohol al 70%) y se realizaron cortes longitudinales para la medición de los parámetros que se muestran a continuación (Dafni, 1992) **(Cuadro 2)**.

Cuadro 2. Atributos florales registrados para la determinación del sistema de apareamiento de *Echinocereus pentalophus* ($n=10$), *El valor corresponde al promedio del diámetro del perianto (corola) registrado en campo durante las observaciones del comportamiento floral.



La existencia de separación espacial de las funciones sexuales al interior de las flores (hercogamia) se analizó mediante un análisis de t pareada en el que se compararon las longitudes de los estambres y las de los pistilos (suma de las longitudes del estilo y el estigma), de este modo si se presentaba hercogamia se asignó el valor de 1, mientras que si ésta no ocurría el valor asignado fue 0.

La ocurrencia de dicogamia se obtuvo a través del análisis del comportamiento floral, de esta manera si la maduración de ambas funciones sexuales ocurría al mismo eran consideradas como homógamas y se les asignó el valor de 0; si por el contrario la maduración se dio a intervalos distintos se consideró la ocurrencia de dicogamia y se asignó el valor de un punto.

- *Relación polen óvulos (P/O)*: la cantidad de óvulos se contabilizó en 10 flores de *E. pentalophus* (Cuadro 2). Para la obtención del número promedio de granos de polen por flor, en tubos Eppendorf con un mililitro de agua destilada se colectaron 10 anteras de flores en plantas diferentes. Las anteras se colectaron antes de la

dehiscencia del polen. En el laboratorio, los tubos se colocaron sobre un agitador vórtex mecánico para promover la liberación del polen y homogeneizar la muestra, después la solución fue observada bajo el microscopio estereoscópico para el conteo de los granos de polen. Este número se multiplicó por la cantidad promedio de anteras totales presentes en la flor. Así la relación polen: óvulos se calculó como el cociente del número de granos de polen por flor entre el total de óvulos presentes en la misma (Cruden, 1977; Kearns e Inouye, 1993).

Sistema de cruza

Se seleccionó aleatoriamente una muestra de flores las cuales fueron embolsadas-aisladas con bolsas de organza de 10 x 20 cm para la exclusión de visitantes y vectores de polen, una vez que entraron en antesis fueron manipuladas para la realización de los experimentos de polinización controlada que se muestran en el **Cuadro 3**.

Cabe señalar, que en el año 2017 se realizaron 13 polinizaciones manuales correspondientes al tratamiento de entrecruza, para ello el estigma de las flores fue aislado y se colocó en una sola ocasión polen de 5 flores de distintos individuos; las anteras fueron cortadas (emasculadas) y con un pincel se aplicó alcohol al 70% con la finalidad de secar los granos de polen. Aproximadamente un mes después se colectaron los frutos producidos, sin embargo, se observó que más del 70% de las flores manipuladas ($n=10$), habían sido abortadas y sólo se obtuvieron 3 frutos. Este fenómeno sugirió que la flores de *E. pentalophus* son altamente sensibles a la manipulación o bien, que requieren más de una polinización para la fecundación exitosa (Mandujano, comunicación personal). Debido a lo anterior, en el año 2018 se aumentó la muestra a 32 flores control y 32 con tratamiento de entrecruza en los que se evitó el daño a las flores, por lo que las anteras no fueron emasculadas ni se les aplicó alcohol, para ello en una misma planta, una flor se asignó a cada tratamiento. No hubo suficientes flores para repetir los tratamientos de polen suplementario. La posible contaminación por autopolinización se impidió al aislar de manera permanente el pistilo con popotes de plástico, previamente a la polinización. El éxito de la fecundación se aseguró mediante la realización de dos polinizaciones al día (al inicio de la receptividad estigmática y al cierre de las flores), con polen exógeno de 5 plantas donadoras, durante los días que las flores entraron en antesis (dos días).

Cuadro 3. Descripción de los tratamientos de polinización controlada para la determinación del sistema de cruce de *Echinocereus pentalophus*. Ap= apomixis, Am=autopolinización forzada, An= autopolinización natural, E= entrecruza, PS= polen suplementario, Co= control.

Tratamiento	Características	Muestra (n)
Ap	El estigma de las flores fue cortado previo a la dehiscencia de las anteras para reconocer la capacidad de la formación de semillas sin la necesidad de fecundación.	5
Am	Las flores fueron aisladas y autopolinizadas manualmente, para ello se colocó con un pincel el polen de la flor en su estigma.	22
An	Las flores fueron aisladas para evaluar la capacidad de autopolinización en condiciones naturales.	42
E	Previo a la dehiscencia de las anteras, el estigma de las flores fue aislado con un popote de plástico. Las polinizaciones se realizaron 2 veces al día, con polen de 5 plantas donadoras durante los 2 días de longevidad floral. Las anteras no fueron emasculadas.	32
PS	Las flores se polinizaron añadiendo una carga de polen suplementario proveniente de otros individuos donadores (5 a plantas).	14
Co	La polinización ocurrió de bajo condiciones naturales. Las flores no tuvieron manipulación, solamente fueron marcadas para su posterior reconocimiento.	19

Los experimentos permanecieron embolsados hasta la colecta de los frutos. El éxito reproductivo en los experimentos de polinización controlada se evaluó a partir de la formación de frutos y semillas, para ello los frutos maduros (maduraron entre 1 y 2 meses después de la polinización) fueron colectados, y se contabilizó el número de semillas presentes en cada uno de ellos (*seed set*).

La producción de frutos (*fruit set*) se calculó como la proporción de frutos formados a partir del número de flores sometidas a cada uno de los tratamientos aplicados (Burd, 1994; Galicia-Pérez, 2013). Para el caso de la entrecruza, el *fruit set* se estimó con los frutos obtenidos en el año 2018.

La significancia estadística de estos resultados se determinó mediante el ajuste de modelos lineales generalizados, usando la prueba χ^2 (Crawley, 1993). El modelo para los frutos tuvo una función de ligamiento logit con error binomial (proporciones) y para las semillas de tipo Poisson (conteos), posteriormente se evaluaron las diferencias entre tratamientos mediante pruebas de contrastes ortogonales (Crawley, 1993; Mandujano et al. 2010).

- *Tasa de entrecruza*

La producción de semillas de los tratamientos de polinización controlada se utilizó en el cálculo de la tasa de entrecruza (*te*) mediante la siguiente fórmula:

$$te = wx / (wx + ws)$$

donde wx es el total de semillas producidas en los tratamientos de entrecruza y ws es el total de semillas procedentes de la autofecundación. De esta manera valores >0.5 determinan sistemas que tienden a la entrecruza y valores <0.5 caracterizan a las especies que tienden a la autofecundación (Barrett y Eckert, 1990; Mandujano et al. 2010).

- *Limitación por polen*

La existencia de limitación por polen se calculó mediante el índice de limitación propuesto por Larson y Barrett (2000):

$$L = 1 - (P_o/P_s)$$

Donde L es el índice de limitación por polen, P_o es el porcentaje de frutos producidos por las flores pertenecientes a los tratamientos control y P_s es el porcentaje de frutos correspondiente a los producidos a través del tratamiento de polen suplementario. Este índice se evalúa bajo el supuesto de que las especies con capacidad de autofecundación

presentan una menor limitación por polen debido a que la contribución de su propio polen promueve potencialmente a la fertilidad. Por su parte, las especies que necesitan de la entrecruza para lograr la fecundación pueden presentar una mayor limitación de polen debido a que éste se encuentra disponible en menor proporción (Burd, 1994; Larson y Barret, 2000). De esta manera si $L=0$ se deduce que no existe limitación por polen, por el contrario, si el valor incrementa hasta llegar a ser cercano a 1 la especie presenta una alta limitación por polen (Burd, 1994; Larson y Barret, 2000).

Actividad de los visitantes florales

Las observaciones de los visitantes florales se llevaron a cabo en la muestra de flores que se utilizó para el análisis del comportamiento floral. La actividad de los visitantes se evaluó mediante observaciones directas de 15 minutos en intervalos de una hora durante la anthesis floral, desde las 9:00 hasta las 18:00 horas, en los dos días que las flores permanecieron abiertas, durante el pico de floración (un total de 18 horas de observación). Se registró si los visitantes entraban en contacto con las estructuras sexuales dentro de las flores, así como la hora y frecuencia de las visitas. Las actividades consideradas fueron el contacto con las anteras y el estigma de las flores, la colecta y/o consumo de polen y la ingesta de néctar. Posteriormente fueron capturados con cámaras letales de acetato de etilo, se identificaron y su actividad se empleó como un indicativo indirecto de su posible papel como polinizadores (Mandujano et al. 1996; Argueta- Guzmán et al. 2013).

Análisis de la dinámica poblacional de *Echinocereus pentalophus*

Densidad poblacional y patrón de distribución espacial

Mediante el mapeo de los 200 individuos de *E. pentalophus* se calculó el área de distribución que ocupa la población de estudio; posteriormente se calculó la densidad de individuos por unidad de área mediante la fórmula $D=N/A$, donde N es el número de individuos y A es la superficie que éstos ocupan (Krebs, 1985).

El patrón de distribución de esta población se determinó por medio de la prueba de Hopkins (1954), la cual emplea la distancia de un punto aleatorio al individuo más cercano y de éste

a su vecino más próximo para analizar la forma en la que los individuos de una población se encuentran distribuidos en el espacio. Dicho índice se calcula mediante la siguiente fórmula:

$$h = \frac{\sum (Xi^2)}{\sum (ri^2)}$$

donde h corresponde al estadístico de la prueba de Hopkins para aleatoriedad, Xi es la distancia de un punto aleatorio i al individuo más cercano, ri es la distancia de un organismo aleatorio i al vecino más cercano (Krebs, 1989; García Naranjo y Mandujano, 2010).

De esta manera cuando los organismos presentan un patrón de distribución de tipo agregado las distancias entre individuos son menores que las existentes entre un punto aleatorio y un individuo y su índice de patrón de agregación es cercano a la unidad. Por el contrario, en el patrón de distribución uniforme las distancias entre individuos son mayores que las existentes entre un individuo y un punto aleatorio, por lo que índice del patrón de agregación en estos casos se aproxima a 0. Finalmente, cuando el patrón de distribución es aleatorio la distancia entre individuos y entre éstos y un punto aleatorio resulta similar, por lo que su índice de patrón de agregación es cercano a 0.5 (Krebs, 1989; García- Naranjo y Mandujano, 2010).

Pruebas de germinación

La germinación es muy importante para asegurar que la progenie (semillas) producida es viable. Además, es importante determinar si las semillas tienen la capacidad de germinar en la oscuridad, puesto que se propone que es improbable que formen un banco de semillas si son fotoblásticas indiferentes (Rojas-Aréchiga et al. 2013). El fotoblastismo o el efecto de la luz sobre la germinación de las semillas de *E. pentalophus* se evaluó en un experimento con dos niveles (luz y oscuridad); para ambos tratamientos se colectó una muestra de 100 semillas que fueron sembradas en 10 cajas de Petri con agar bacteriológico simple al 10% (10 semillas por caja). En el tratamiento de oscuridad, las cajas fueron completamente cubiertas con papel aluminio para impedir la entrada de luz; posteriormente todas las cajas se colocaron en una cámara ambiental (Lab- line Instruments, Inc; modelo 844 L, IL, USA) en el Instituto de Ecología a 25° C y fotoperiodo 12:12.

Para las semillas que permanecieron expuestas a la luz (semillas del grupo control), cada tercer día durante un mes se contabilizó el número de éstas que habían germinado; transcurrido ese tiempo, las cajas que habían sido sometidas a oscuridad fueron descubiertas y se registró la cantidad de semillas que germinaron.

Asimismo, se evaluó el porcentaje de germinación de las semillas procedentes de los tratamientos de polinización controlada de entrecruza y polen suplementario. Para ello se tomó una muestra aleatoria de 100 semillas por tratamiento las cuales se incubaron bajo las condiciones anteriormente descritas. Cada tercer día durante un mes se registró la proporción de semillas en las que se observó la emergencia de la radícula (germinación) y estos resultados se compararon con la germinación del grupo control. La existencia de diferencias significativas en los porcentajes de germinación se evaluó mediante un modelo lineal generalizado con la prueba χ^2 y distribución quasibinomial ya que ésta permite modelar la dispersión excesiva de los datos (McCullagh y Nelder, 1989; GLM., Crawley, 1993).

Estructura poblacional

La estructura poblacional se determinó considerando la relación entre la fecundidad y el tamaño de los individuos, para ello se analizó la asociación entre el número de flores producidas y el tamaño de los individuos ($n=200$) dado por el número de ramas, la altura y la cobertura (cm^2). Con estos datos se realizaron correlaciones no paramétricas de Spearman con la finalidad de obtener la variable de tamaño más adecuada para la estructuración de la población (Caswell, 2001; Fernández-Muñiz, 2017). Debido a que la correlación con el valor más alto fue la obtenida entre el número de ramas y el de flores ($r_s=7.32$, $p<0.01$) la población se estructuró con base al número de ramas, de este modo se obtuvieron las siguientes 5 categorías de tamaño y adicionalmente se incluyó la categoría de estado correspondiente a las semillas.

Juveniles 1: debido a que no se realizaron experimentos de establecimiento en campo y a que en el sitio de estudio no se observaron individuos con cotiledones, esta categoría se estructuró considerando a los individuos más pequeños registrados los cuales presentaron de 1 a 2 ramas y sin estructuras reproductivas

- Juveniles 2: individuos de 3 a 8 ramas sin estructuras reproductivas.

-Adultos 1 (9-17 ramas), adultos 2 (18-33 ramas) adultos 3 (>33 ramas) los cuales presentaban estructuras reproductivas.

En este modelo matricial no se incluye la categoría de plántulas dado que en campo no se observó reclutamiento en los dos años de censos y no se realizaron experimentos de establecimiento de plántulas. No obstante, se hizo una simulación construyendo una matriz con la categoría de plántulas y los resultados fueron similares (**Anexo 1**), esto es porque la contribución de las plántulas es muy reducida al tener baja sobrevivencia y escasa transición a juveniles 1 (Mandujano, comunicación personal). La diferencia más importante numéricamente es en la estructura estable, pues incrementa la predominancia de las semillas en la matriz que se establecen como plántulas y decrece la proporción de individuos en todas las categorías de adultos (Anexo 1, y ver resultados).

Se realizó una prueba de χ^2 con residuos estandarizados para determinar si existían diferencias significativas entre las estructuras poblacionales de ambos años (Caswell, 2001). Una vez que se obtuvo la estructura poblacional se realizó una matriz de frecuencias con los individuos presentes en cada una de las categorías establecidas, con estos datos se estimaron las probabilidades de crecimiento, retrogresión, permanencia y fecundidad necesarias para la obtención de la matriz de transición **A** de tipo Lefkovitch (Lefkovitch, 1965, Caswell, 2001); las probabilidades de transición dentro de esta matriz se obtuvieron de la siguiente manera:

Fecundidad (F): se calculó mediante la siguiente fórmula:

$$F = \frac{f * s * g}{n}$$

Donde f es el número total de frutos producidos en cada categoría de tamaño, s es el número promedio de semillas por fruto (grupo control), g es la probabilidad de germinación del grupo control y n es el número total de individuos en cada categoría.

Estasis o permanencia (S). Se calculó en función de la proporción de individuos de cada categoría que sobrevivieron de un año a otro pero que no modificaron su tamaño lo suficiente para ser considerados en una categoría de tamaño distinta.

Crecimiento (G) y retrogresión(R): el crecimiento se calculó en función de la proporción de individuos de cada categoría que aumentaron su cobertura lo suficiente para ser considerados dentro de otra de mayor tamaño; por su parte, las retrogresiones (R) se calcularon como la proporción de individuos de cada categoría que redujeron su cobertura hasta ser incluidos en una categoría de tamaño menor.

Una vez establecidos los criterios de transición, se hizo un script en R para construir las matrices de transición **A**. Los análisis se hicieron con la plataforma RStudio versión (3.5.1), por su parte los análisis matriciales y simulaciones numéricas se realizaron con la paquetería “Popbio” (Stubben y Milligan, 2007) perteneciente a este mismo software digital. Además, se estimó el intervalo de confianza para lambda mediante la fórmula propuesta por Caswell (2001) que asume que la varianza de los parámetros demográficos presenta una distribución normal:

$$V(\lambda) = \sum (\delta\lambda/\delta a_{ij})^2 V(a_{ij})$$

Donde $\delta\lambda/\delta a_{ij}$ es la sensibilidad de λ a a_{ij} y $V(a_{ij})$ es la varianza de a_{ij} . Por su parte la varianza de las probabilidades de transición se estimó con la siguiente fórmula:

$$V(a_{ij}) = a_{ij}(1-a_{ij})/n$$

Una vez que se obtuvo el valor de lambda se calculó el vector de la estructura estable de tamaños (vector derecho o **w**) el cual indica la distribución de tamaños necesaria para que las abundancias de los individuos en cada categoría se mantengan constantes. Asimismo, mediante la transposición de la matriz **A** se calculó el vector del valor reproductivo (**v**) el cual indica la contribución reproductiva relativa de cada categoría a la dinámica de la población (Caswell, 1989, 2001).

Análisis de sensibilidad y elasticidad.

El análisis de la contribución de las categorías del ciclo de vida a la dinámica poblacional de *E. pentalophus* se realizó a través de los análisis de sensibilidad y elasticidad que en conjunto indican que tan sensible es la tasa de crecimiento poblacional (λ) a cambios en los procesos demográficos (de Kroon et al. 1986; Esparza- Olgún et al. 2004).

La matriz de sensibilidad (S_{ij}) se obtuvo con los valores correspondientes al i-ésimo y j-ésimo de los vectores izquierdo y derecho de la población mediante la siguiente fórmula:

$$S_{ij} = v_i w_j / w v$$

Por su parte, la matriz de elasticidades (e_{ij}) se obtuvo a partir del cociente de cada una de las entradas de la matriz de transiciones a_{ij} y λ , así como de su multiplicación con el valor correspondiente de la matriz de sensibilidad S_{ij} . (Caswell, 2001)

$$e_{ij} = (a_{ij} / \lambda) \times (S_{ij})$$

Los análisis se realizaron usando la plataforma RStudio versión (3.5.1) con la paquetería “Popbio” (Stubben y Milligan, 2007).

Efectos del sistema de cruce sobre la dinámica poblacional de *E. pentalophus*.

Para determinar si el éxito reproductivo del sistema de cruce ejercía algún efecto sobre la dinámica poblacional de esta especie, se modificaron los valores de las entradas de fecundidad (F) y del banco de semillas (entrada a_{11}) de la matriz **A** con los datos de la producción de frutos y semillas de cada uno de los tratamientos de polinización controlada. Así se obtuvieron 3 escenarios poblacionales (uno por tratamiento de polinización: autofecundación, polen suplementario, entrecruza) para los cuales se calculó el valor de λ , el valor reproductivo **v** y la estructura estable de tamaños **w**. Además, se llevaron a cabo los análisis de sensibilidad y elasticidad correspondientes y los resultados se compararon con los del grupo control.

Análisis de simulación

Con la finalidad de analizar la dinámica poblacional de *E. pentalophus* ante cambios en los procesos demográficos, se realizaron simulaciones numéricas en las que se modificaron las

entradas de las matrices de transición (**A**) del grupo control, de la entrecruza, del polen suplementario y de la autopolinización que presentaron los valores de sensibilidad más altos. De este modo, se modificó el valor del banco de semillas (entrada a_{11}) y la transición de semilla a juvenil 1 o reclutamiento (entrada a_{21}); se considera que estos procesos se encuentran sujetos a una alta presión de selección por lo que cualquier cambio en sus probabilidades ejercería un efecto considerable sobre la dinámica poblacional de esta especie.

Asimismo, para cada sistema de cruce se realizaron simulaciones en las que se modificó de manera específica el aumento en la categoría del banco de semillas al 99% (entrada a_{11}), el aumento en el reclutamiento de juveniles 1 al 10% (entrada a_{21}), y la disminución en la permanencia de los juveniles 1 del 25% (entrada a_{22}). Para cada escenario se realizaron los análisis de sensibilidad y elasticidad correspondientes. Los análisis estadísticos se realizaron mediante el paquete estadístico RStudio versión (3.5.1), por su parte los análisis matriciales y simulaciones numéricas se realizaron con la paquetería “Popbio” (Stubben y Milligan, 2007) perteneciente a este mismo software digital.

RESULTADOS

Análisis de la biología floral de *Echinocereus pentalophus*

Fenología reproductiva

A partir de los censos mensuales realizados desde marzo del año 2017 hasta abril del año 2018 se determinó que el periodo reproductivo de *E. pentalophus* ocurre entre los meses de marzo y junio (**Figura 4**). Se observó un pico de floración a mediados del mes de abril; mediante el índice de Marquis se determinó que la floración tiene un bajo nivel de sincronía ($S=0.36$) ya que el valor tiende a 0, de modo que la duración y ocurrencia de las fenofases se da a intervalos distintos. La producción de frutos comenzó aproximadamente un mes después del inicio de la floración y pico de fructificación se registró en el mes de mayo, un mes después del de la floración.

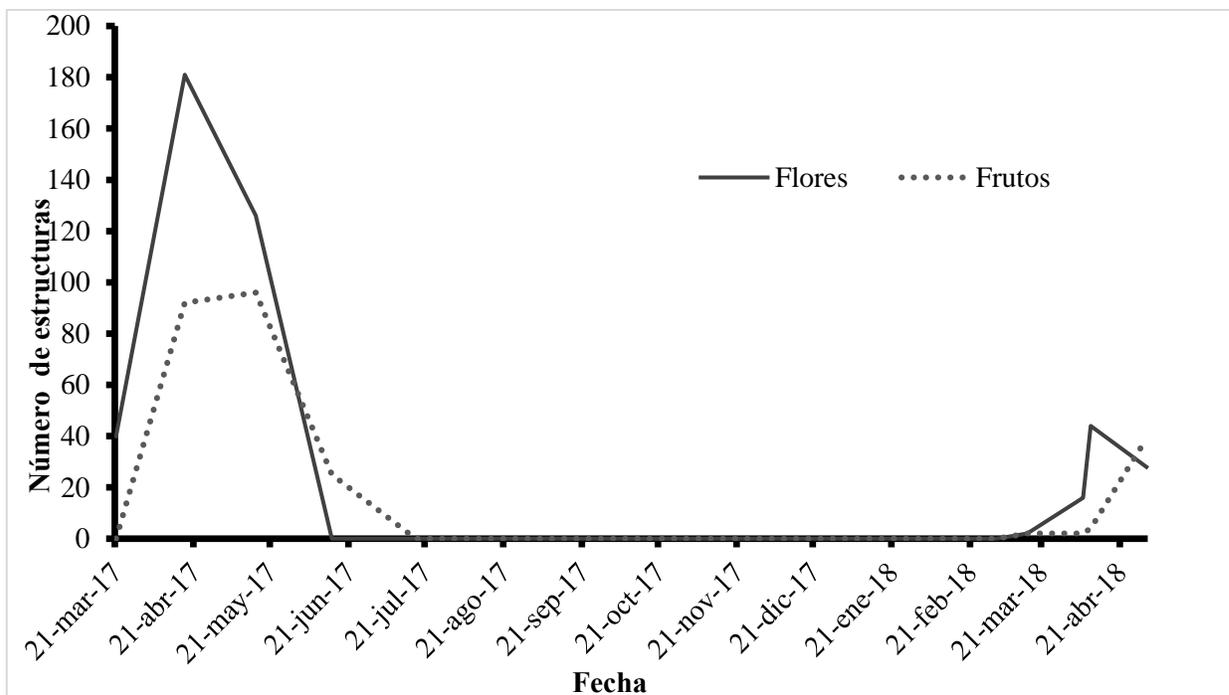


Figura 4. Fenología reproductiva de *Echinocereus pentalophus* para el periodo 2017-2018, en la localidad “El Agua Salada, Querétaro, México.”

Comportamiento floral

Las flores de *E. pentalophus* poseen segmentos del perianto (tépalos) de color magenta brillante, la longevidad promedio de las flores fue de dos días, aunque en algunos casos (aproximadamente el 7 % de las flores) se observó que podían abrir hasta 4 días. La antesis ocurrió alrededor de las 8:30 horas, la máxima apertura del perianto se registró entre las 13:00 y 14:00 h ($55.02 \text{ mm} \pm 4.96 \text{ e.e}$) mientras que el cierre de las flores se dio alrededor de las 17:00 h (**Figura 5**). La producción de néctar ocurrió entre las 10:00 y las 16:00 h presentando la mayor cantidad de esta sustancia ($2.28 \mu\text{l} \pm 0.22 \text{ e.e.}$) entre las 12:00 y 14:00 h, de tal manera que coincidió con el horario de máxima apertura del perianto (Figura 5).

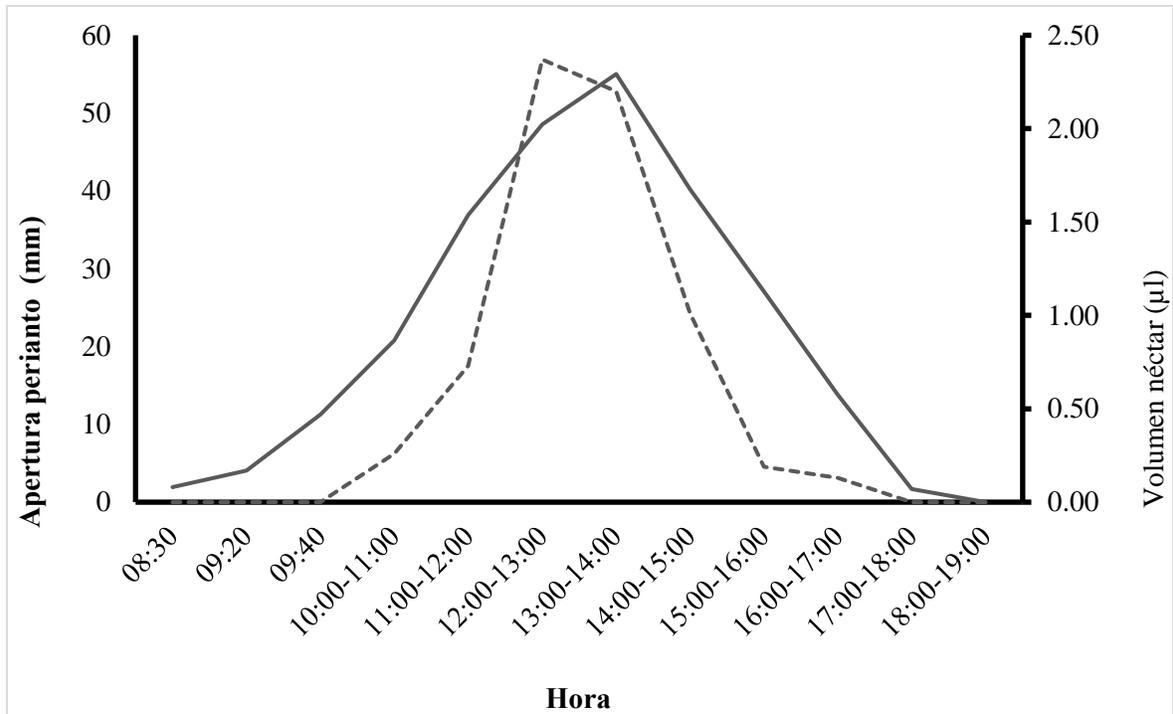


Figura 5. Comportamiento floral y producción de néctar de *Echinocereus pentalophus*, en la temporada reproductiva de 2018 (abril), Querétaro, México. La máxima apertura del perianto y la mayor producción de néctar ocurrieron entre las 11:00 y 14:00 h. La línea continua representa el diámetro de la corola a lo largo del día, mientras que la línea punteada representa la producción de néctar ($n=15$ flores).

Echinocereus pentalophus es dicógama, específicamente, presenta protandria debido a que la maduración y liberación de los granos de polen ocurrió aproximadamente 2 horas antes del inicio de la receptividad estigmática (**Figura 6**).

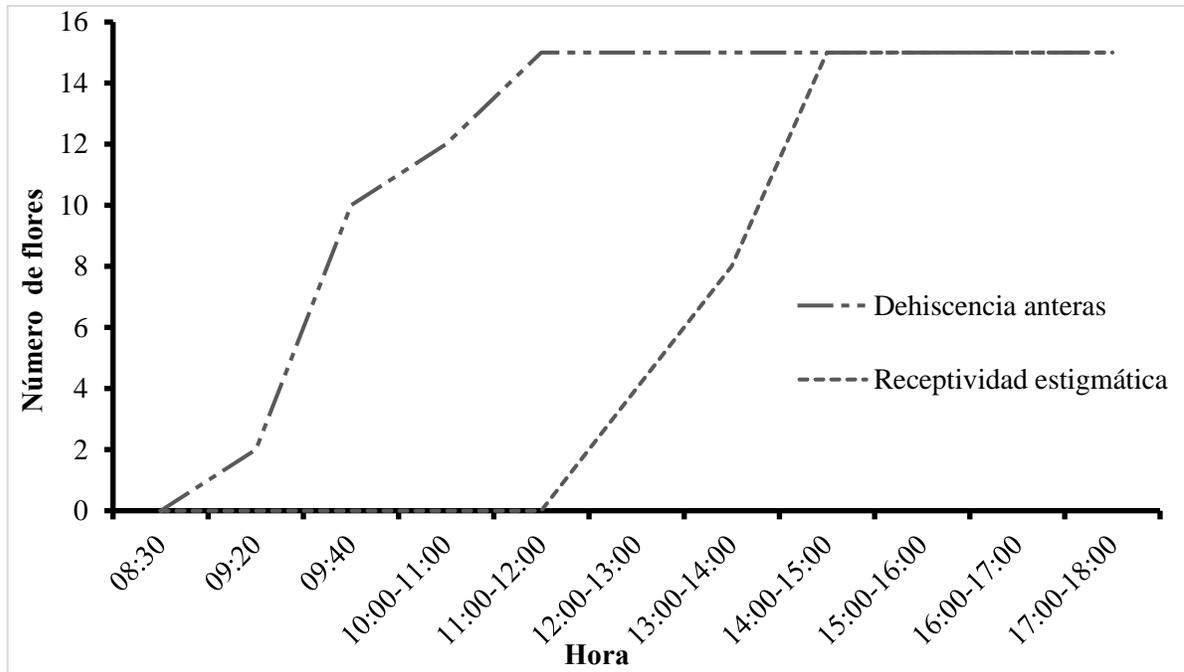


Figura 6. Dicogamia en las flores de *Echinocereus pentalophus*, las flores liberan el polen al menos dos horas antes del inicio de la receptividad estigmática ($n = 15$ flores).

Sistema de apareamiento

A partir de las 10 flores analizadas de *E. pentalophus* se determinó la media y el error estándar de los atributos florales (**Cuadro 4**).

Cuadro 4. Morfometría floral de *Echinocereus pentalophus* ($n = 10$ flores). El diámetro del perianto corresponde al registrado en el análisis de la conducta floral (c. o= cámara ovárica).

Atributo floral	Promedio (mm) ± e. e
Diámetro perianto	42.02 ±3.06
Longitud flor	67.22±2.17
Longitud estigma	33.54±1.56
Ancho estigma	7.64±0.6
Longitud estambres	21.39±2.13
Diámetro ecuatorial (c.o)	6.52±0.53
Distancia antera- estigma	7.2±70.92
# lóbulos estigma	11±0.61
# granos de polen	183505 ±17.27
# óvulos	1349±156.87
# de estambres	1070± 132

- Índice de entrecruza (OCI): El valor promedio del diámetro del perianto fue de 42.02 mm (± 3.06 e.e.) por lo que el valor asignado para la determinación del índice de entrecruza fue de 3. La prueba de t pareada indicó que *E. pentalophus* presenta hercogamia ya que los estigmas tienen mayor longitud que los estambres ($t = 9.44$; $g.l = 10$, $p < 0.01$), y, por lo tanto, se localizan por encima de los estambres de tal manera que la probabilidad de contacto es muy baja, por lo que el valor asignado fue de 1. Debido a la ocurrencia de protandria (dicogamia) se le asignó el valor de 1 para la separación temporal de las funciones sexuales.

La suma de los valores otorgados para el cálculo del índice de entrecruza (OCI) de esta especie fue de 5.

- Relación polen óvulos (P/O): cada flor produjo en promedio 1349 (± 156.87 e.e.) óvulos y 183505 (± 96.59) granos de polen, la relación polen óvulos (P/O) obtenida fue 136.06 que corresponde a las de las especies con autogamia facultativa

El valor del índice de entrecruzamiento OCI sugiere que *E. pentalophus* presenta un sistema de apareamiento xenógamo estricto. Por su parte, la relación polen óvulos (P/O) obtenida fue 136.06 que concuerda con el de las especies con autogamia facultativa. Al contrastar estos resultados por lo propuestos por Cruden (1977) se sugiere que el sistema de apareamiento de *E. pentalophus* es xenógamo facultativo con tendencia a la autocruza, que depende de la actividad de polinizadores para llevar a cabo el flujo de polen y la fecundación entre sus individuos.

Sistema de crusa

- Estimación de la producción de frutos (*fruit set*)

Las flores usadas en el experimento de polinización controlada ($n = 134$ flores, **Cuadro 3** ver métodos para el número de flores por tratamiento) se siguieron para determinar la producción de frutos y semillas. Posteriormente, se llevó a cabo la colecta de los frutos y el conteo de las semillas formadas. Se registraron 0 frutos formados en los tratamientos de apomixis, autopolinización natural y forzada (0%), 12 frutos en el tratamiento de polen suplementario (85.71% de los 14), 11 frutos para el grupo control (57.89% de los 19) y 3 frutos en la entrecruza (año 2017) (27.07% de los 13). En 2018 26 frutos para el control (86.66 de los 30) y 27 frutos en la entrecruza (84.37% de los 32) (**Cuadro 5**).

Cabe señalar que la producción de frutos en el tratamiento de entrecruza fue mayor cuando las flores no fueron emasculadas y se polinizó en más de una ocasión (experimentos del año 2018), lo que sugiere que las flores de *E. pentalophus* requieren de varias visitas para la polinización exitosa o bien que son muy sensibles a la manipulación.

Debido a que los tratamientos de autopolinización natural y forzada no produjeron frutos, se plantea que la especie es autoincompatible. Los tratamientos de autopolinización fueron excluidos del análisis estadístico, el cual se realizó incluyendo únicamente la comparación entre los tratamientos de polen suplementario, entrecruza y control. Así el modelo lineal generalizado mostró que no existieron diferencias significativas para el *fruit set* entre

tratamientos ($\chi^2 = 3.50$; $g. l = 2$, $p > 0.05$) ya que en todos se formó una proporción similar de frutos respecto al total de flores manipuladas (**Cuadro 5**).

Cuadro 5. Producción de frutos (*fruit set*) para los tratamientos de polinización controlada de *Echinocereus pentalophus* en Querétaro, México.

Tratamiento	Flores por tratamiento (n)	Número y % de frutos formados
Apomixis	5	0
Autopolinización natural	42	0
Autopolinización forzada	22	0
Entrecruza (E) (2017)	13	3 (27.07%)
Polen suplementario (PS)	14	12 (85.71%)
Control (Co) (2017)	19	11 (57.89%)
Entrecruza (E) (2018)	32	27 (84.32%)
Control (2018)	30	26 (86.66%)

- Estimación de la producción de semillas (*seed set*):

El modelo lineal generalizado para la evaluación de la producción de semillas indicó la existencia de diferencias significativas entre los tratamientos de polinización controlada ($\chi^2 = 1320.9$; $g.l = 2$, $p < 0.01$). Asimismo, la prueba de contrastes Tukey- Kramer sugirió que la producción de semillas entre los 3 tratamientos difirió significativamente siendo el tratamiento de polen suplementario el que presentó la mayor producción de semillas (1041.4 ± 10.71) (**Cuadro 6**).

Cuadro 6. Producción de semillas (*seed set*) y prueba *post hoc* (Tukey-Kramer) para los tratamientos de polinización controlada de *Echinocereus pentalophus* en Querétaro, México. * Indica diferencias significativas entre tratamientos.

Tratamiento	Producción de semillas/ fruto ($\pm ee$)	Prueba Tukey-Kramer ($\alpha=0.01$)
Entrecruza (E)	344.33 (6.87)	E vs Co= <0.001*
Polen suplementario (PS)	1041.4(10.71)	SP vs E=<0.001*
Control (Co)	770.8 (2.95)	SP vs Co= <0.001*

- Estimación de la tasa de entrecruza

A partir de las semillas totales obtenidas en los tratamientos de entrecruza (1033) y autopolinización (0) se calculó la tasa de entrecruza (*te*):

$$te = 1033 / (1033 + 0)$$

$$te = 1$$

La *te* obtenida es igual a 1, lo cual indica que *E. pentalophus* requiere del entrecruzamiento forzoso (xenogamia obligada) para llevar a cabo la fecundación, siendo una especie autoincompatible.

- Estimación de la limitación por polen:

A partir de la proporción de frutos formados en el tratamiento de polen suplementario (85%) y del grupo control (57%) se estimó el índice de limitación por polen (*L*):

$$L = 1 - (0.57 / 0.85)$$

$$L = 0.32$$

El *L* obtenido indica la existencia de limitación por polen; asimismo, los resultados de los experimentos de polinización controlada respaldan la existencia de dicho fenómeno ya que la producción de semillas fue significativamente mayor en el tratamiento de polen suplementario en contraste con el grupo control (**Cuadro 6**).

Actividad de los visitantes florales

Tras 18 horas de observación se registraron 630 visitas realizadas por insectos pertenecientes a los órdenes Hymenoptera (88.66%) y Coleoptera (14.34%). El horario de actividad de estos organismos comenzó alrededor de las 10:30 h y se prolongó hasta después del cierre de las flores (17:00-17:30 h) ya que algunos las visitas continuaron, aunque las flores estuvieran cerradas. La frecuencia de visitantes cambió a lo largo del día de tal modo que la mayor frecuencia de visitas se observó entre las 12:00 y 13:30 h coincidiendo con el horario de máxima anthesis y de producción de néctar (**Figura 7**).

Dentro del Orden Hymenoptera se encontró la presencia de 6 especies de abejas: *Lasioglossum* sp., *Lasioglossum (Dialictus)* sp., *Macrotera* sp., *Megachile* sp., *Diadasia* sp. y *Augochlorella* sp. Las actividades de estos visitantes consistieron en la recolecta de polen y en la búsqueda de néctar, ya que constantemente se les observó dirigirse hacia la base del tubo floral donde se localizan los nectarios; asimismo entraban en contacto con el estigma de las flores con el cuerpo cubierto de polen por lo que se les consideró como los polinizadores potenciales de esta especie; un caso particular ocurrió con *Macrotera* sp. ya que fue el grupo taxonómico con mayor frecuencia de visita y cuyos individuos acudían a las flores de *E. pentalophus* en búsqueda de pareja ya que se les observó copulando en diversas ocasiones. Por su parte, los organismos pertenecientes al Orden Coleoptera fueron los escarabajos *Acmaeodera* sp. y *Trichochrous* sp. los cuales se alimentaban del polen (polinívoros) y empleaban a las flores como zonas de refugio, estos organismos permanecían la mayor parte del tiempo al interior de las flores por lo que difícilmente promovían el flujo de polen entre los individuos; no obstante, se propone la realización de estudios posteriores para probar esta suposición (**Cuadro 7**).

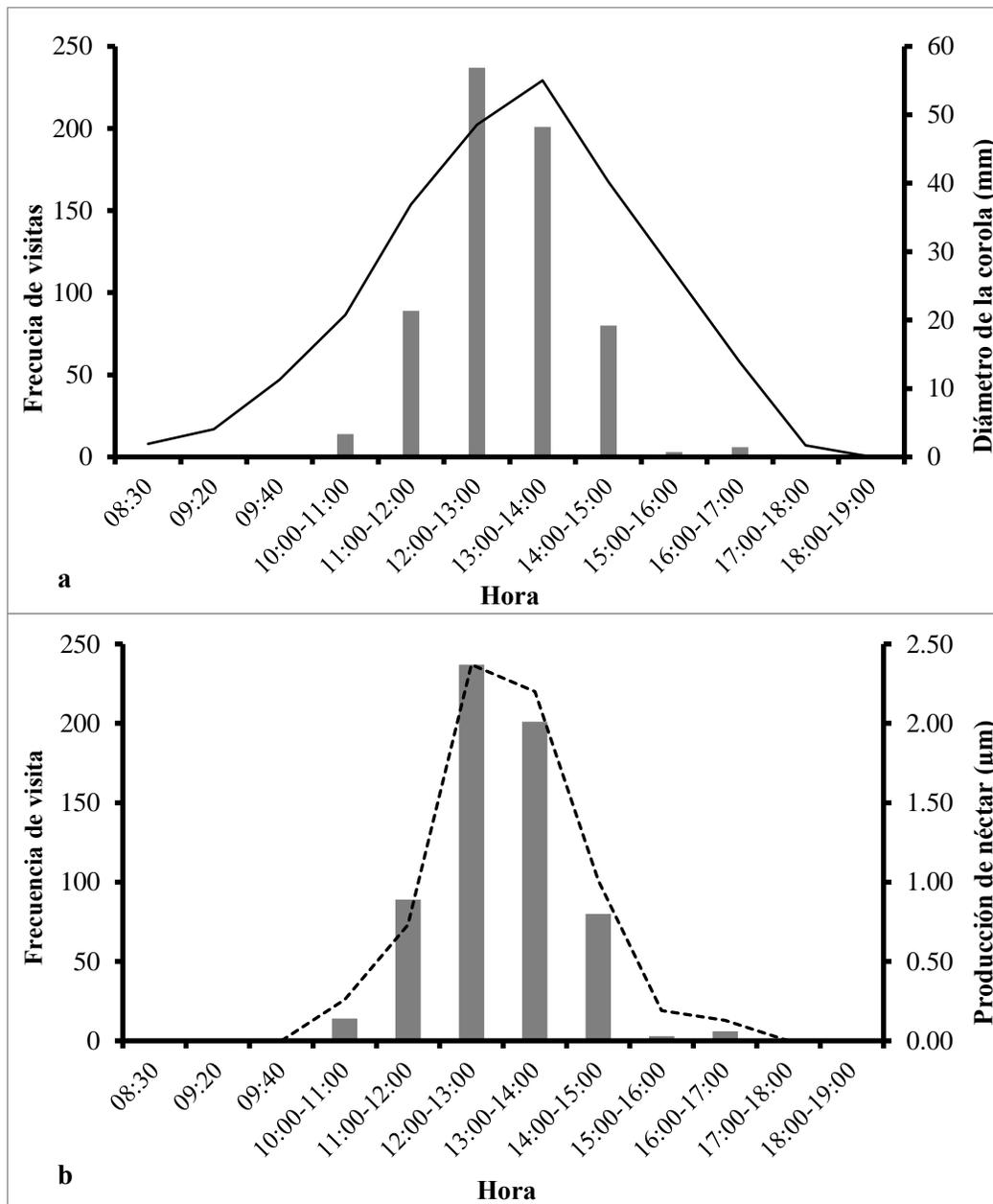


Figura 7. Frecuencia total de visitantes florales registrados durante el periodo de antesis de *Echinocereus pentalophus* en la localidad “El Agua Salada”, Querétaro, México. a) la relación entre la frecuencia de visitas y el diámetro del perianto (línea continua) de las flores de esta especie. b) la relación entre la frecuencia de visitas y la producción de néctar (línea punteada) a lo largo del día.

Cuadro 7. Frecuencia de visita y actividad de los visitantes florales de *Echinocereus pentalophus* en la localidad “El Agua Salada” Querétaro, México.

Especie	Frecuencia total de visitas	Contacto anteras- estigma	Actividad
<i>Lasioglossum</i> sp.	92	Sí	Polinizador
<i>Lasioglossum (Dialictus)</i> .	47	Sí	Polinizador
<i>Macrotera</i> sp.	313	Sí	Polinizador
<i>Megachile</i> sp.	8	Sí	Polinizador
<i>Diadasia</i> sp	19	Sí	Polinizador
<i>Augochlorella</i> sp.	17	Sí	Polinizador
<i>Trichochrous</i> sp.	59	--	Polínivoro
<i>Acmaeodera</i> sp.	45	--	Polínivoro

Análisis de la dinámica poblacional de *Echinocereus pentalophus*

Densidad poblacional y patrón de distribución espacial.

La densidad poblacional calculada fue de 0.15 ind/m² en una superficie de aproximadamente 1356.92 m², es decir, un individuo cada 7 m².

El índice de Hopkins obtenido para los individuos de menor tamaño (no reproductivos <12 ramas) de *E. pentalophus* fue de $I_h = 0.73$ mientras que el de los de mayor talla (reproductivos > 12 ramas) fue de $I_h = 0.69$, en ambos casos se rechaza la hipótesis nula de aleatoriedad y se obtiene que en el sitio de estudio los individuos presentan un patrón de distribución de tipo agregado, asimismo, los resultados sugieren que el nivel de agregación es mayor cuando los individuos son de menor tamaño.

Pruebas de germinación

No se observó germinación en las semillas sometidas a oscuridad, indicando que éstas son fotoblásticas positivas. Por su parte, la germinación de las semillas control fue del 58% y ocurrió en los primeros cinco días de comenzado el experimento.

La germinación fue distinta entre los tratamientos de polinización controlada; en las semillas provenientes de la entrecruza ocurrió en los primeros 3-5 días posteriores a la

siembra, mientras que en las semillas del tratamiento de polen suplementario ocurrió entre los primeros 7- 8 días. El modelo lineal generalizado mostró la existencia de diferencias significativas en el porcentaje de germinación entre los tratamientos ($\chi^2=142.2$; $g.l = 2$, $p<0.01$); así el tratamiento de entrecruza presentó el mayor de los porcentajes (81%), seguido del grupo control (58%) y finalmente el de polen suplementario (32%) (**Cuadro 8 y Figura 8**).

Cuadro 8. Porcentaje de germinación y prueba *post hoc* (Tukey-Kramer) para los tratamientos de polinización controlada de *Echinocereus pentalophus* en Querétaro, México. * Indica diferencias significativas entre tratamientos.

Tratamiento	% de germinación	Prueba Tukey-Kramer ($\alpha=0.01$)
Entrecruza (E)	81	E vs Co: <0.01*
Pole suplementario (PS)	32	PS vs E: <0.01 *
Control (Co)	58	SP vs Co: <0.01*

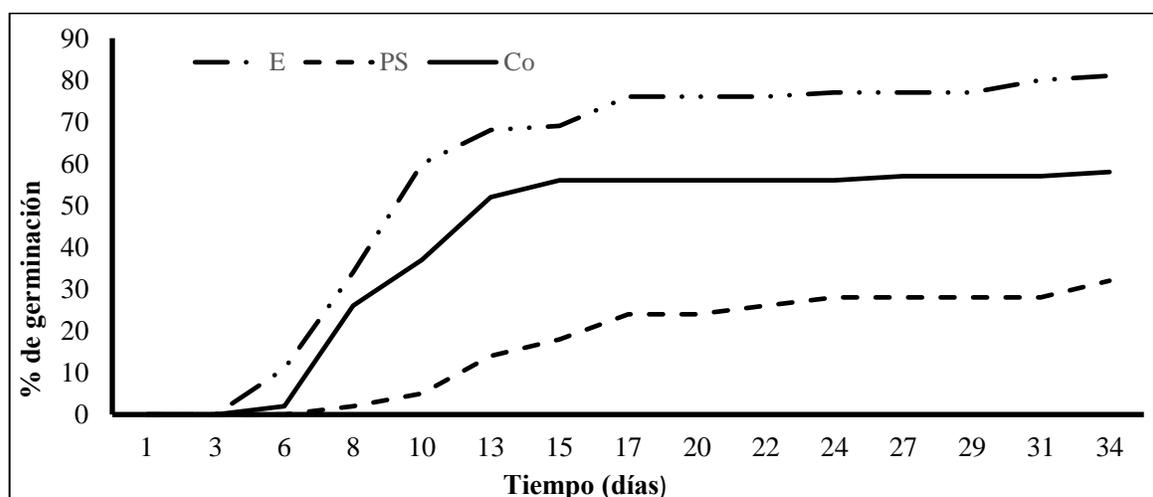


Figura 8. Porcentaje de germinación acumulada de *Echinocereus pentalophus* en Querétaro, México. E= entrecruza, PS= polen suplementario, Co= control (agosto y septiembre 2018).

Estructura poblacional.

Se realizaron dos censos para el periodo 2017-2018, en cada uno se registró el número de ramas, la altura, la cobertura, así como el número de flores de cada individuo; con base en estos atributos se determinó que la capacidad reproductiva de los individuos se correlacionó positivamente con el número de ramas ($r_s=7.32$, $p<0.01$) por lo que la población se estructuró con base en estas características; cabe señalar que el número mínimo de ramas en las cuáles se registró la presencia de flores fue de 12. Pese a que se registró la mortalidad de 5 individuos en el transcurso del año 2017 al 2018 no se observaron diferencias significativas en las estructuras poblacionales de ambos años ($\chi^2=0.5$; $g. l= 4$, $p>0.01$) ya que la frecuencia de individuos en cada una de las categorías de tamaño fue similar (**Figura 9**).

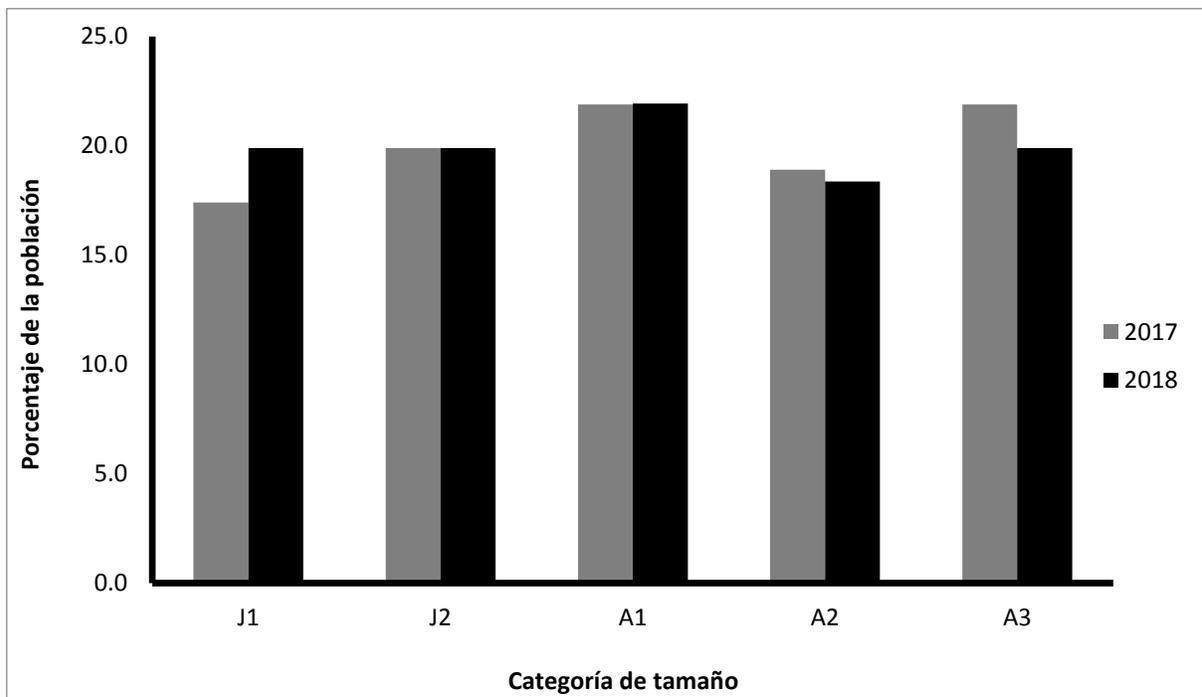


Figura 9. Estructura poblacional de *Echinocereus pentalophus* en el estado de Querétaro, México para el periodo 2017- 2018; se muestra el porcentaje de la población correspondiente a cada categoría de tamaño en cada periodo. J1= juveniles 1, J2 = juveniles 2, A1= adultos 1, A2= adultos 2, A3= adultos 3.

Estimación de la fecundidad: la fecundidad resultó significativamente distinta entre tratamientos ($\chi^2=123.99$; $g.l =2$, $p<0.01$) siendo la del grupo control la más elevada. El análisis Tukey-Kramer mostró que la fecundidad del tratamiento de polen suplementario y de la entrecruza no presentaron diferencias significativas entre sí, aunque ambos grupos difirieron del control (**Cuadro 9**). Debido a que los tratamientos de autopolinización manual y forzada no formaron frutos ni semillas fueron excluidos del análisis estadístico; sin embargo, para la construcción de los modelos matriciales se les asignó un valor hipotético de fecundidad muy bajo (0.000000001); puesto que se pretende simular un escenario de baja fecundidad debida a la autopolinización o a la falta de polinizadores. Por otra parte, las estimaciones de la fecundidad por tratamiento sugirieron que la fecundidad incrementó con el tamaño de los individuos ya que la categoría de los adultos 3 (A3) fue la que presentó el valor más alto. (**Cuadro 9 y Figura 10**).

Cuadro 9. Estimación de la fecundidad total para los tratamientos de polinización controlada y prueba *post hoc* (Tukey-Kramer) de *Echinocereus pentalophus* en Querétaro, México. *Indica diferencias significativas entre tratamientos.

Tratamiento	Fecundidad total estimada	Prueba Tukey- Kramer ($\alpha=0.01$)
Entrecruza (E)	440.76	E vs Co <0.01*
Polen suplementario (PS)	443.43	PS vs E: >0.01
Control (Co)	1269.63	SP vs Co: <0.01*

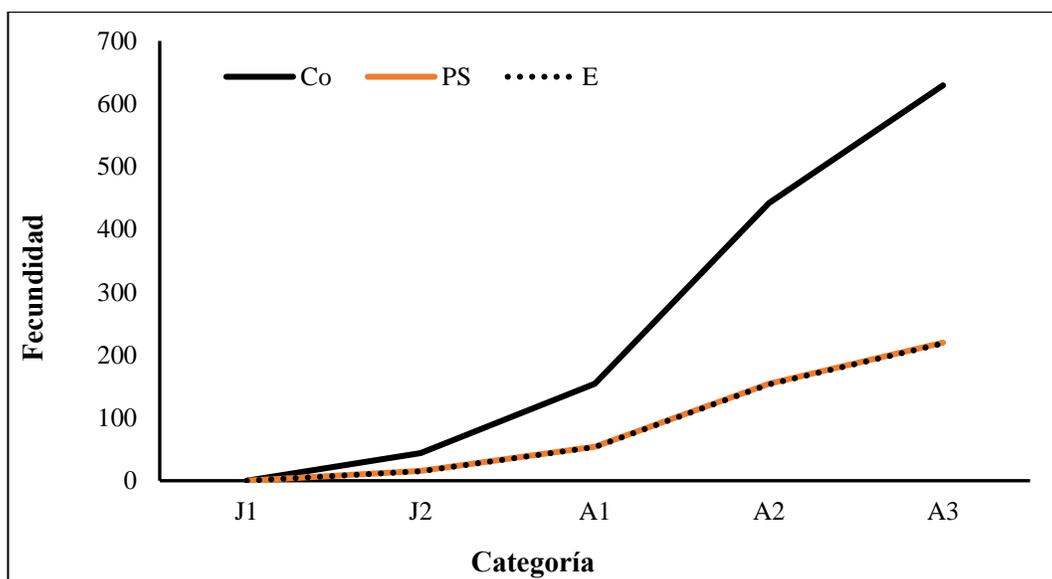


Figura 10. Estimaciones de la fecundidad por categoría de tamaño y por tratamiento de polinización controlada para *Echinocereus pentalophus*; la línea verde corresponde al tratamiento de entrecruza (E), la línea roja al tratamiento de polen suplementario (PS) y la línea azul al grupo control (Co). **J1** = juveniles 1, **J2**=juveniles 2, **A1**= adultos 1, **A2**= adultos 2, **A3**= adultos 3.

Análisis demográfico

El modelo matricial de *E. pentalophus* se realizó a partir de los datos pertenecientes al grupo control de los experimentos de polinización controlada ya que son estos datos los que reflejan los procesos involucrados en la reproducción y dinámica poblacional (reclutamiento) que se llevan a cabo en el entorno natural; de este modo para la elaboración de la matriz de transiciones **A** (**Cuadro 10**) se retomaron los datos de fecundidad del grupo control, mientras que el valor del banco de semillas corresponde al porcentaje de éstas que no germinaron en laboratorio ($42\%=0.42$). Debido a que durante el periodo de estudio no se registró reclutamiento el valor asignado a esta transición se realizó con base en lo citado en la literatura para otras especies del género *Echinocereus* (reclutamiento = 0.000001, entrada de la matriz a_{21}) (Aranda-Pineda, 2017).

E. pentalophus presenta un ciclo de vida complejo ya que se observaron transiciones a categorías de tamaño no inmediatas, retrogresiones (achicamientos) a categorías de tamaño anterior y no inmediatas, así como permanencias de los individuos en la misma categoría de tamaño (**Figura 11**). Para todas las categorías de tamaño los valores más altos de la matriz correspondieron a la permanencia (supervivencia) de los individuos ($a_{i=j} > 40\%$) en la misma categoría de tamaño. El segundo proceso con mayor probabilidad de ocurrencia fueron las retrogresiones de adultos 2 a adultos 1 (0.28) y de juveniles 2 a juveniles 1 (0.25). Por su parte, la probabilidad de crecimiento a otras categorías fue escasa (0.02-0.1) y la categoría de tamaño en las que se registró mayor mortalidad fue en los juveniles 1.

La tasa finita de crecimiento poblacional (λ) para el periodo 2017-2018 fue de 0.93 con un intervalo de confianza del 95 % de 0.84 - 1.02. La estructura estable de tamaños proyectada (**w**) sugiere que en un futuro la mayor parte de la población estará representada por la categoría de semillas (aproximadamente 99%) las cuales probablemente estarán formando parte del banco de semillas. Debido a esto se recalculó la proporción de individuos por categoría de tamaño excluyendo la categoría de semillas, así se obtuvo que con el paso del tiempo la mayor parte de la población (>70%) se concentrará en las categorías de juveniles 1 y juveniles 2, mientras que el 30% restante estará conformado por individuos adultos. El valor reproductivo (**v**), que corresponde a la cantidad de semillas producidas por individuo incrementó con la talla, de tal modo que la categoría de adultos 3 (A3) presentó el valor más alto (**Cuadro 10**).

Cuadro 10. Matriz de transición **A** de *Echinocereus pentalophus* en Querétaro, México para el periodo 2017-2018. La diagonal en color gris corresponde a la permanencia de los individuos en la misma categoría ($a_{i=j}$), la fila superior marcada con letras rojas corresponde a los valores de fecundidad (semillas/individuo), los valores localizados por encima de la diagonal principal (en negritas) corresponden a las probabilidades de retrogresión ($a_{i<j}$) a categorías de menor tamaño con la mayor probabilidad de ocurrencia, mientras que las localizadas debajo de ésta indican las probabilidades de crecimiento ($a_{i>j}$). **w/cs** = vector de la estructura estable de tamaños considerando la categoría de semillas y **w/ss** indica la estructura estable de tamaños (como % de individuos) sin esta categoría; **v**= vector del

tamaño reproductivo. q_x = probabilidad de muerte por categoría de tamaño. S= semillas, J1= juveniles 1, J2=juveniles 2, A1= adultos 1, A2= adultos 2, A3= adultos 3.

		$n(t)$								
		S	J1	J2	A1	A2	A3	w/cs	w/ss	v
$n(t+1)$	S	0.42	0	44.18	154.29	441.85	629.3	0.99		1
	J1	0.000001	0.8	0.25	0.02	0	0	0.002	49.25	515352.6
	J2	0	0.11	0.62	0.2	0.02	0	0.001	25.58	634130
	A1	0	0	0.07	0.63	0.28	0.02	0.0006	12.56	1015602.8
	A2	0	0	0	0.11	0.57	0.2	0.0003	6.89	1269064.2
	A3	0	0	0	0.02	0.1	0.77	0.0003	5.69	1661626.3
q_x			0.8	0.05	0	0	0			

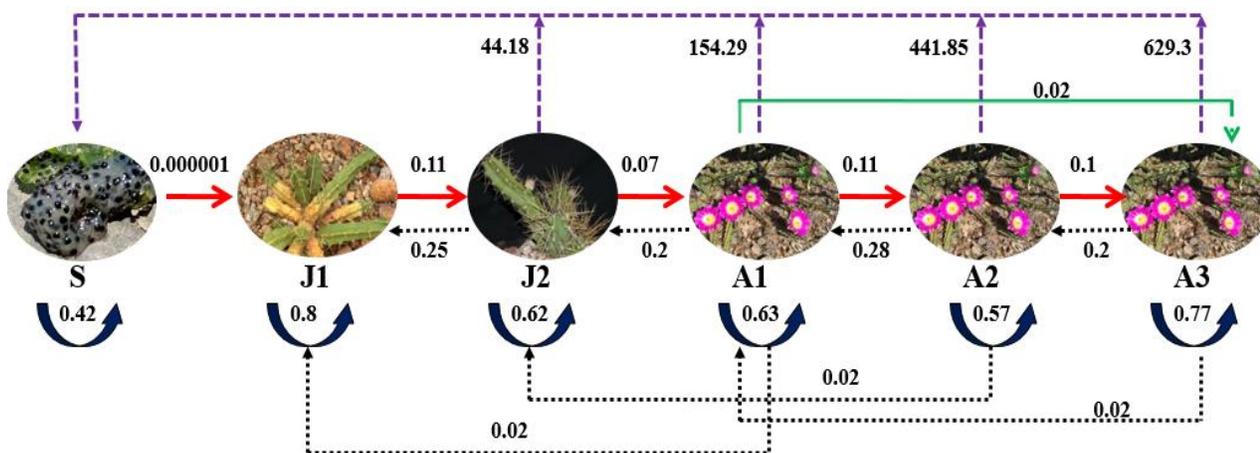


Figura 11. Diagrama del ciclo de vida de *Echinocereus pentaloophus*. Las flechas rojas indican la probabilidad de crecimiento a la categoría inmediata, las flechas curvas indican la probabilidad de permanencia en la categoría de tamaño, las flechas punteadas de color negro corresponden a la probabilidad de retrogresión (achicamientos) a categorías de menor tamaño, las flechas moradas indican la fecundidad por categoría y la flecha verde corresponde a la probabilidad de crecimiento (saltos) a categorías de tamaño no inmediatas. S= semillas, J1 = juveniles 1, J2= juveniles 2, A1= adultos 1, A2= adultos 2, A3= adultos 3.

La matriz de sensibilidad obtenida para *E. pentalophus* (**Cuadro 11**) mostró que el valor más alto corresponde a la transición de semilla a juvenil 1 (S_{21}), seguido de las transiciones de juvenil 1 a juvenil 2 (S_{32}) y de juvenil 2 a adulto 1 (S_{43}). Asimismo, la categoría que presentó la sensibilidad total más alta fue la de semillas. Con base en estos resultados se sostiene que cualquier cambio que afecte las probabilidades de transición sobre estas entradas tendrá efectos considerables sobre λ .

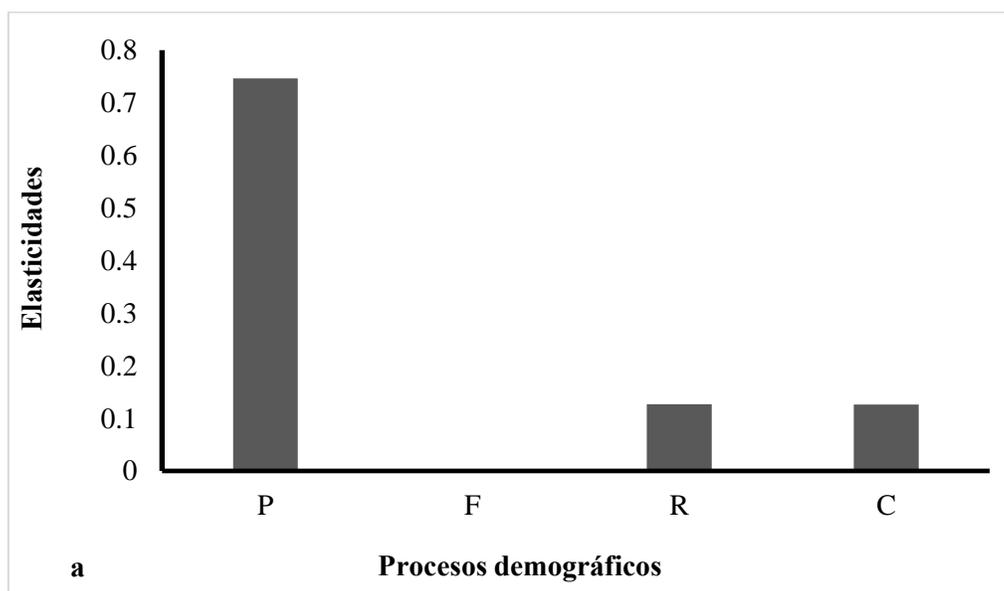
Cuadro 11. Matriz de sensibilidad de *Echinocereus pentalophus* para el periodo 2017-2018. En negritas se resaltan los valores más altos, sólo se presentan los valores correspondientes a entradas positivas en la matriz, las entradas marcadas como 0.000 tuvieron valores positivos pero menores a 0.001. S= semillas, J1= juveniles 1, J2= juveniles 2, A1= adultos 1, A2= adultos 2, A3= adultos 3.

	S	J1	J2	A1	A2	A3
S	0.00025		0.000	0.000	0.0000	0.000
J1	133.592	0.349	0.181	0.089		
J2		0.430	0.223	0.109	0.060	
A1			0.357	0.175	0.096	0.079
A2				0.219	0.120	0.099
A3				0.287	0.157	0.130

Por su parte, el análisis de elasticidad (**Cuadro 12**) mostró que el proceso demográfico con mayor contribución a la tasa finita de crecimiento de *E. pentalophus* es la permanencia (74.64%), seguido del crecimiento y las retrogresiones que presentaron una contribución similar (12.6% y 12.7% respectivamente), mientras que la fecundidad presentó la menor de las contribuciones (<0.002%) (**Figura 12 a**). Asimismo, este análisis sugirió que la categoría de individuos juveniles 1 fue la que contribuyó en mayor proporción a la dinámica poblacional de esta especie con aproximadamente 35% (**Cuadro 12 y Figura 12 b**).

Cuadro 12. Matriz de elasticidad de *Echinocereus pentalophus* para el periodo 2017-2018. En negritas se resaltan las transiciones con la contribución más alta a λ , en color gris se muestra la categoría de tamaño con mayor contribución a λ . Sólo se presentan los valores correspondientes a entradas positivas en la matriz, las entradas marcadas como 0.000 tuvieron valores positivos pero menores a 0.001. CTC= contribución por categoría, corresponde a la suma de los valores de elasticidad de la columna. S= semillas, J1= juveniles 1, J2= juveniles 2, A1= adultos 1, A2= adultos 2, A3= adultos 3.

	S	J1	J2	A1	A2	A3
S	0.0001		0.000	0.000	0.000	0.000
J1	0.0001	0.299	0.048	0.001		
J2		0.050	0.148	0.023	0.001	
A1			0.026	0.118	0.028	0.001
A2				0.025	0.073	0.021
A3				0.006	0.016	0.107
CTC	0.0002	0.349	0.223	0.175	0.12.0	0.13



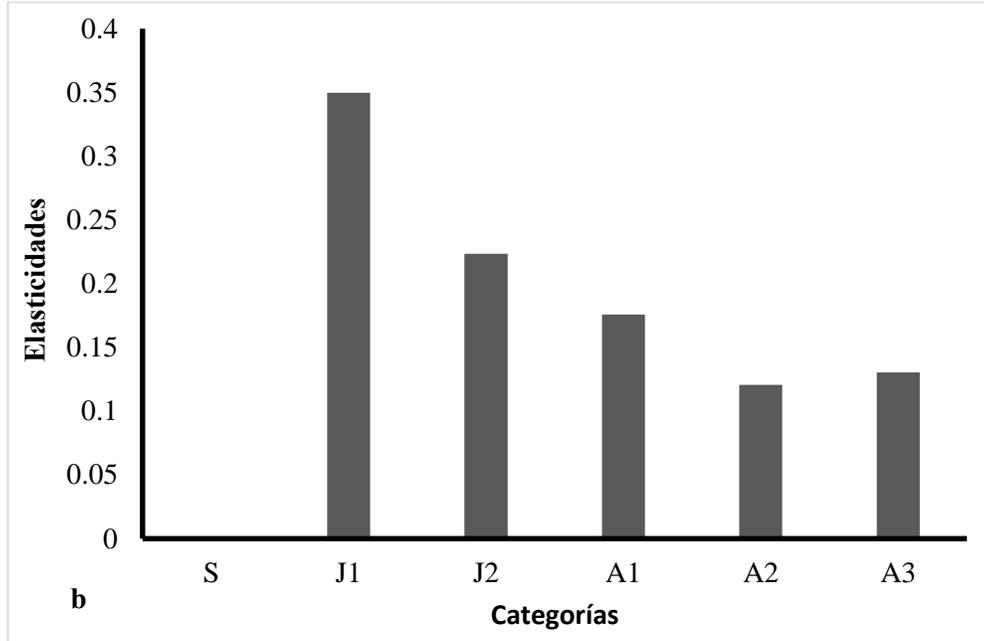


Figura 12. a) Valores de elasticidad por proceso demográfico de *Echinocereus pentalophus* para el periodo 2017-2018. P= permanencia, F= Fecundidad, C= crecimiento, R= retrogresión (achicamiento). **b)** Valores de elasticidad por categoría de tamaño S= semillas, J1= juveniles 1, J2= juveniles 2, A1= adultos 1, A2= adultos 2, A3= adultos 3.

Efectos del sistema de cruce sobre la dinámica poblacional de *Echinocereus pentalophus*

Los valores de lambda (λ) obtenidos en las simulaciones del efecto del sistema de cruce sobre la dinámica poblacional de *E. pentalophus* fueron las siguientes: autopolinización= 0.93521, entrecruza= 0.93525 y polen suplementario= 0.93531. Se observó que los valores asignados al banco de semillas en cada sistema de cruce, que corresponden a la proporción de éstas que permaneció sin germinar en laboratorio, no ejercieron un efecto considerable sobre λ ya que el valor de ésta cambió muy poco en cada escenario poblacional (**Cuadro 13**). En la simulación del tratamiento de autopolinización también se modificó el valor del reclutamiento (entrada a_{21} marcada en rojo en el Cuadro 13) ya que al haber una contribución muy escasa de la fecundidad la probabilidad de integración de nuevos individuos sería aún más escasa; contrario a lo esperado el valor de lambda resultó poco

afectado en este escenario. En conjunto estos resultados sugieren que el sistema de cruce y por ende los cambios en la fecundidad tienen una contribución muy escasa a la tasa finita de crecimiento de esta especie.

Las simulaciones del efecto del sistema de cruce sobre λ mostraron un incremento en el valor reproductivo de los individuos (v) con el tamaño. Cabe señalar que el valor reproductivo de los individuos pertenecientes al tratamiento de autopolinización es mucho mayor en contraste con el del polen suplementario y el de entrecruza; esto puede deberse a que en este escenario serían muy pocos los individuos capaces de reproducirse por lo que su contribución reproductiva sería muy importante en la dinámica poblacional de esta especie (**Figura 13 a**).

La estructura estable de tamaños (w) difirió entre las simulaciones de los sistemas de cruce; así para el tratamiento de polen suplementario y el de entrecruza la w sugiere que en un futuro la mayor proporción de la población estará representada por la categoría de semillas (>0.9). Por el contrario, para el tratamiento de autopolinización la w mostró que las categorías mejor representadas serán los juveniles 1 y 2 (>0.7), mientras que la categoría de semillas será casi inexistente (<0.0001) (**Figura 13 b**).

Cuadro 13. Matrices de transición por sistema de cruce de *Echinocereus pentalophus* para el periodo 2017-2018. En gris se resaltan los valores de la fecundidad que fueron modificados en cada simulación; en rojo se muestra el valor del reclutamiento modificado en el tratamiento de autopolinización; el valor del banco de semillas se resalta en negritas. v = valor reproductivo por categoría, w = estructura estable de tamaños proyectada. S= semillas, J1= juveniles 1, J2= juveniles 2; A1= adultos 1, A2= adultos 2, A3= adultos 3. I.C. =intervalo de confianza para λ .

Autopolinización								
$\lambda=0.93521$								
I.C.= 0.84053- 1.02990								
	S	J1	J2	A1	A2	A3	v	w
S	0.000000001	0	0.000000001	0.000000001	0.000000001	0.000000001	1.00	0.000000005
J1	0.0000000000001	0.8	0.25	0.02	0	0	9352189000000	0.491
J2	0	0.11	0.62	0.2	0.02	0	1149628000000	0.255
A1	0	0	0.07	0.63	0.28	0.02	1836848000000	0.125
A2	0	0	0	0.11	0.57	0.2	2291650000000	0.069
A3	0	0	0	0.02	0.1	0.77	299643500000	0.057
Entrecruza								
$\lambda=0.93526$								
I.C. =0.84053- 1.03								
	S	J1	J2	A1	A2	A3	v	w
S	0.19	0	15.34	53.57	153.39	218.47	1	0.9783962
J1	0.000001	0.8	0.25	0.02	0	0	745250.9	0.01062829
J2	0	0.11	0.62	0.2	0.02	0	916325.6	0.00552848
A1	0	0	0.07	0.63	0.28	0.02	1464919.6	0.00271931
A2	0	0	0	0.11	0.57	0.2	1828327.9	0.00149432
A3	0	0	0	0.02	0.1	0.77	2391409.4	0.00123338
Polen suplementario								
$\lambda=0.93531$								
I.C. = 0.84044- 1.03017								
	S	J1	J2	A1	A2	A3	v	w
S	0.68	0	15.43	53.88	154.32	219.78	1	0.992
P	0.000001	0.8	0.25	0.02	0	0	255313.1	0.003
J	0	0.11	0.62	0.2	0.02	0	314065.6	0.001
A1	0	0	0.07	0.63	0.28	0.02	502647	0.0009
A2	0	0	0	0.11	0.57	0.2	627800.6	0.0005
A3	0	0	0	0.02	0.1	0.77	821670.1	0.0004

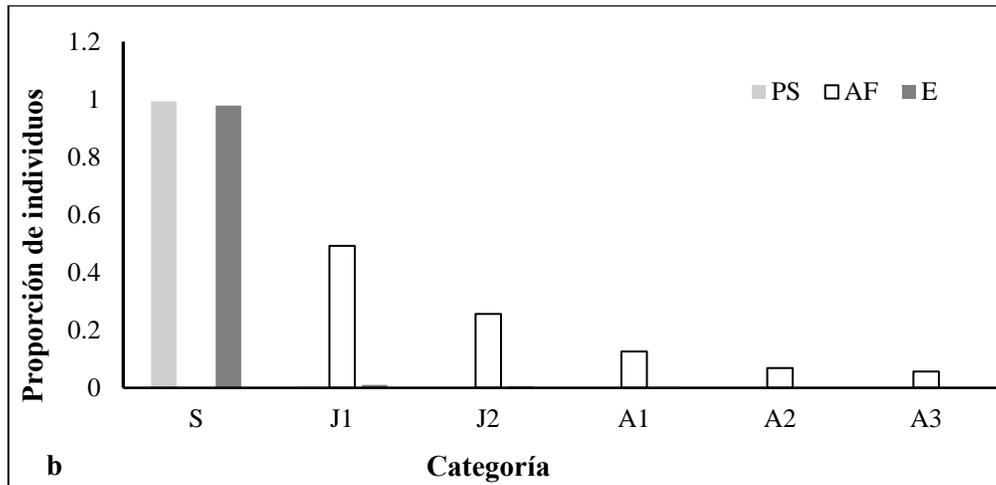
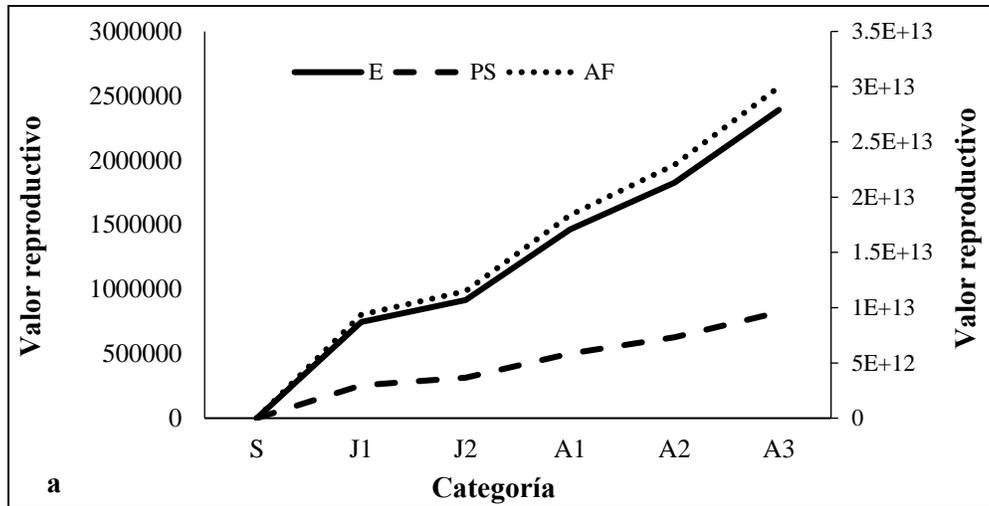


Figura 13. a) Valor reproductivo (v) por categoría de tamaño y b) estructura estable de tamaños (w) obtenidos para las simulaciones del efecto del sistema de cruce sobre la dinámica poblacional de *Echinocereus pentalophus* para el periodo 2017- 2018. PS= polen suplementario, E= entrecruza, AF= autopolinización. S= semillas, J1= juveniles 1, J2= juveniles 2; A1= adultos 1, A2= adultos 2, A3= adultos 3.

El análisis de sensibilidad mostró diferencias entre las simulaciones del efecto del sistema de cruce sobre la dinámica poblacional de *E. pentalophus*. En el tratamiento de polen suplementario y en el de entrecruza el proceso demográfico con mayor sensibilidad fue la transición de semillas a juveniles 1 (entrada S_{21}), seguida de la transición de juveniles 1 a

juveniles 2 (entrada S_{32}) y la transición de juveniles 2 a adultos 1 (entrada S_{43}). Por su parte, para el tratamiento de autopolinización el valor de sensibilidad más alto correspondió a la transición de juveniles 1 a juveniles 2 (entrada S_{32}), seguido del crecimiento de juveniles 2 a adultos 1 (entrada S_{43}) y la permanencia (supervivencia) de los juveniles 1 (entrada S_{22}) (**Cuadro14**).

Cuadro 14. Matrices de sensibilidad por sistema de cruce de *Echinocereus pentalophus* para el periodo 2017-2018. En negritas se resaltan las transiciones con los valores más altos. S= semillas, J1= juveniles 1, J2= juveniles 2; A1= adultos 1, A2= adultos 2, A3= adultos 3.

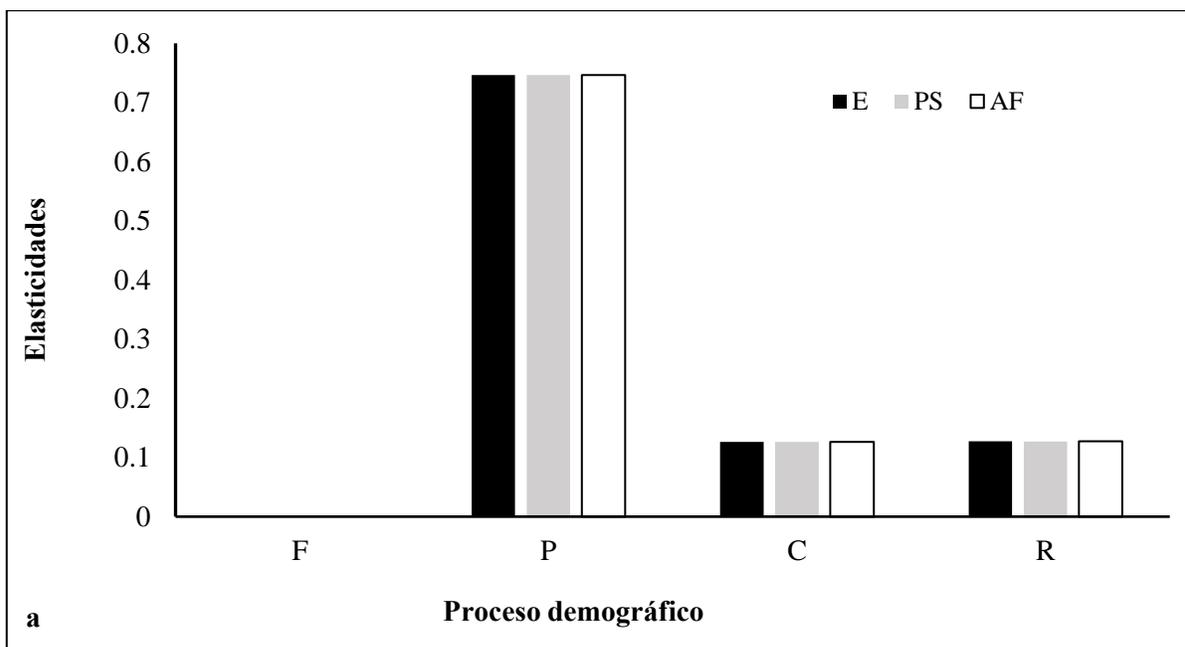
Entrecruza						
	S	J1	J2	A1	A2	A3
S	0.000	0	0.000	0.000	0.000	0.000
J1	32.188	0.349	0.181	0.089	0	0
J2	0	0.429	0.223	0.109	0.060	0
A1	0	0	0.357	0.175	0.096	0.079
A2	0	0	0	0.219	0.120	0.099
A3	0	0	0	0.287	0.157	0.130

Polen suplementario						
	S	J1	J2	A1	A2	A3
S	0.0003	0	0.000	0.000	0.000	0.000
J1	94.289	0.349	0.181	0.089	0	0
J2	0	0.430	0.223	0.109	0.060	0
A1	0	0	0.357	0.175	0.096	0.079
A2	0	0	0	0.219	0.120	0.099
A3	0	0	0	0.2873	0.157	0.130

Autopolinización						
	S	J1	J2	A1	A2	A3
S	0.000	0	0.000	0.000	0.000	0.000
J1	0.000	0.349	0.181	0.089	0	0
J2	0	0.429	0.223	0.110	0.060	0
A1	0	0	0.357	0.175	0.096	0.079
A2	0	0	0	0.219	0.120	0.099
A3	0	0	0	0.286	0.157	0.130

Los análisis de elasticidad fueron similares entre las simulaciones del efecto del sistema de cruce sobre la dinámica poblacional de *E. pentalophus*. En todos los casos la permanencia

(supervivencia) de los individuos fue el parámetro demográfico con mayor contribución a λ (>0.7); las retrogresiones (achicamientos) y el crecimiento tuvieron una contribución similar (0.12), mientras que la fecundidad contribuyó escasamente a λ (<0.0001) (**Cuadro 15 y Figura 14 a**). Independientemente del sistema de cruce, las categorías de juveniles 1 y juveniles 2 fueron las que mostraron los valores de contribución más elevados a λ con el 0.34 y 0.22 de elasticidades totales; por su parte, la categoría de semillas presentó la menor de las contribuciones (<0.001) (**Cuadro 15 y Figura 14 b**).



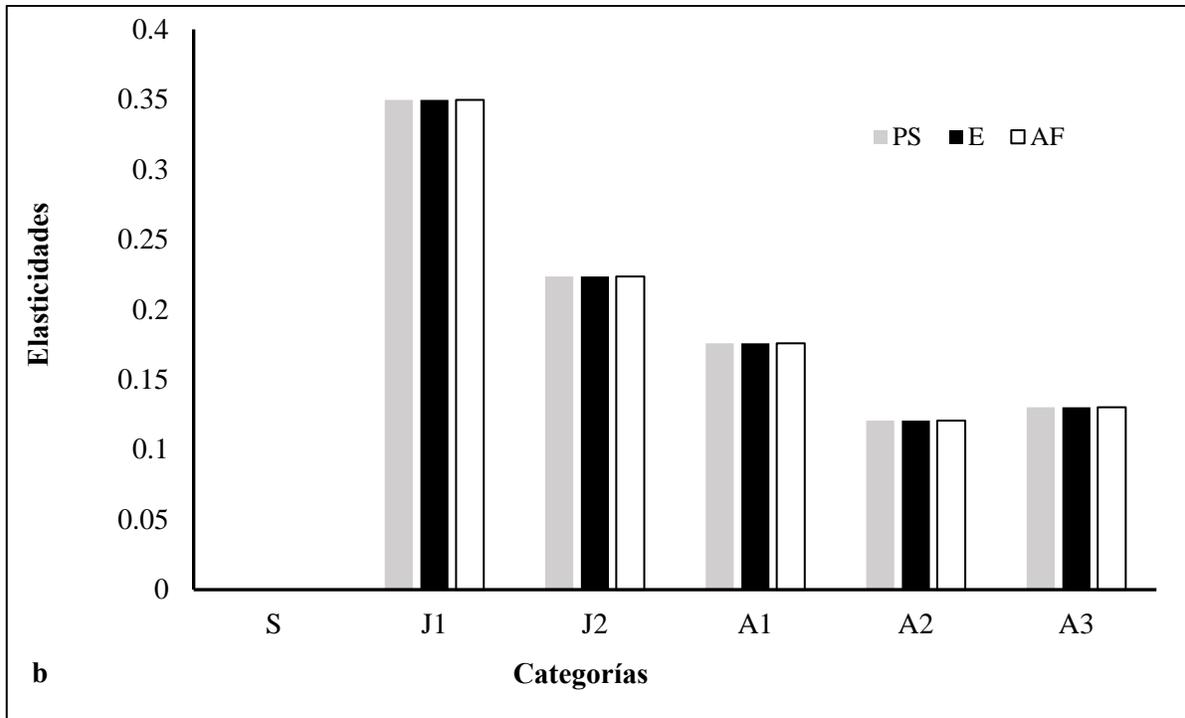


Figura 14. Elasticidades obtenidas para las simulaciones del efecto del sistema de cruce sobre la dinámica poblacional de *E. pentalophus* para el periodo 2017-2018. a) contribución proporcional a λ por proceso demográfico. b) Contribución proporcional a λ por categoría. F= fecundidad, P= permanencia (supervivencia), C= crecimiento, R= retrogresión (achicamiento). PS= polen suplementario, E= entrecruza, AF= autopolinización. S= semillas, J1= juveniles 1, J2= juveniles 2; A1= adultos 1, A2= adultos 2, A3= adultos 3.

Cuadro 15. Matrices de elasticidades de *Echinocereus pentalophus* para el periodo 2017-2018. En negritas se resaltan las transiciones con la contribución más alta a λ , en color gris se muestra la categoría de tamaño con mayor contribución a λ . CTC= contribución por categoría, corresponde a la suma de los valores de elasticidad de la columna. S= semillas, J1= juveniles 1, J2= juveniles 2; A1= adultos 1, A2= adultos 2, A3= adultos 3 (siguiente página).

Autopolinización

	S	J1	J2	A1	A2	A3
S	0.000	0	0.000	0.000	0.000	0.000
J1	0.000	0.299	0.048	0.001	0	0
J2	0	0.050	0.148	0.023	0.001	0
A1	0	0	0.026	0.118	0.028	0.001
A2	0	0	0	0.025	0.073	0.021
A3	0	0	0	0.006	0.016	0.107
CTC	0.000	0.349	0.223	0.175	0.120	0.130

Entrecruza

	S	J1	J2	A1	A2	A3
S	0.000	0	0.000	0.000	0.000	0.000
J1	0.000	0.299	0.0486	0.001	0	0
J2	0	0.050	0.148	0.023	0.001	0
A1	0	0	0.0267	0.118	0.028	0.001
A2	0	0	0	0.025	0.073	0.021
A3	0	0	0	0.006	0.016	0.107
CTC	0.000	0.349	0.223	0.175	0.120	0.130

Polen suplementario

	S	J1	J2	A1	A2	A3
S	0.0002	0	0.000	0.000	0.000	0.000
J1	0.0001	0.299	0.048	0.001	0	0
J2	0	0.050	0.148	0.023	0.001	0
A1	0	0	0.026	0.118	0.028	0.001
A2	0	0	0	0.025	0.073	0.021
A3	0	0	0	0.006	0.016	0.107
CTC	0.0003	0.349	0.223	0.175	0.120	0.130

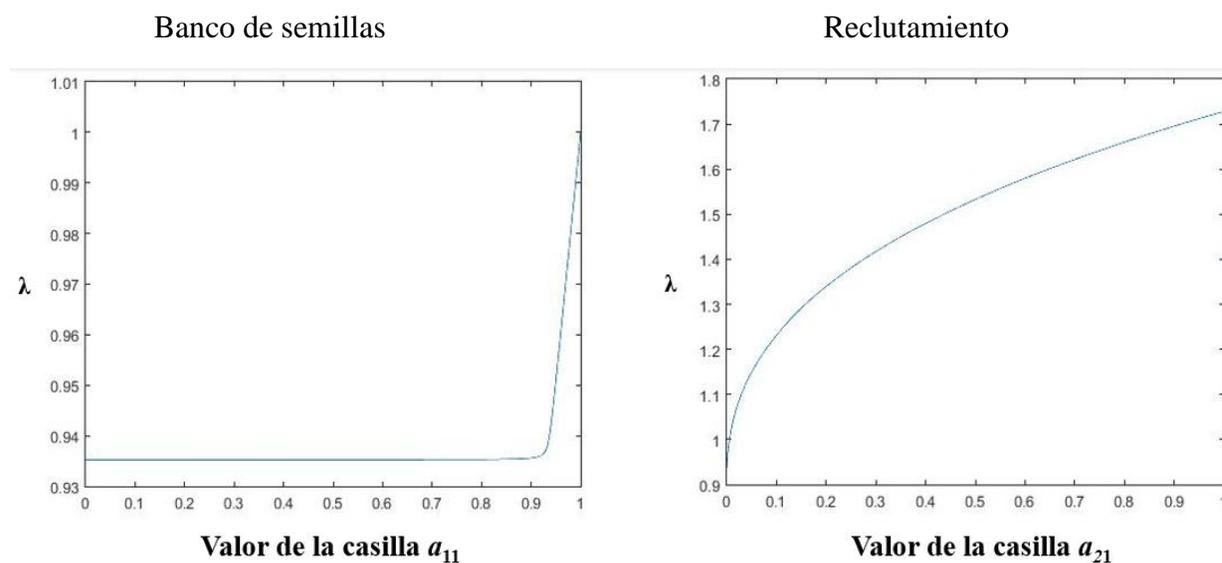
Análisis de simulación

Las simulaciones numéricas obtenidas mostraron diferentes patrones en la respuesta de λ hacia las modificaciones en los procesos demográficos. Para los tratamientos de polen suplementario, entrecruza y el grupo control las alteraciones en los valores del banco de semillas (entrada a_{11}) sugirieron que la probabilidad permanencia de éstas en el banco debe ser muy elevada (aproximadamente 0.99) para que el valor de λ alcance el equilibrio numérico (**Figura 15**). El incremento en la probabilidad de reclutamiento se relacionó positivamente con el valor de λ ; así, en las simulaciones del grupo control, de polen suplementario y de entrecruza se observó que cuando la probabilidad de transición de semillas a juveniles 1 (entrada a_{21}) se acercó a 1, λ alcanzó valores entre 1.8 y 2 (Figura 15).

Las simulaciones realizadas para el tratamiento de autopolinización presentaron un comportamiento demográfico muy particular. En este escenario el aumento en la probabilidad de permanencia del banco de semillas permitiría que la población alcanzara el equilibrio numérico; no obstante, para que esto sucediera sería necesaria la integración y supervivencia de la totalidad de las semillas en el banco (Figura 15). En cuanto al reclutamiento, se observó que el incremento en la probabilidad de transición de semillas a juveniles 1 favoreció el mantenimiento de λ ($\lambda = 0.93$). Con base en estos resultados se sostiene que en este escenario demográfico la contribución del banco de semillas y en menor medida del reclutamiento determinarían la dinámica poblacional de esta especie.

Los resultados de las simulaciones sugieren que, independientemente del escenario demográfico la dinámica poblacional de *E. pentalophus* tiene una alta dependencia hacia el banco de semillas y que el reclutamiento constituye el proceso demográfico mediante el cual se favorece el mantenimiento y/ o incremento de λ .

Control



Entrecruza

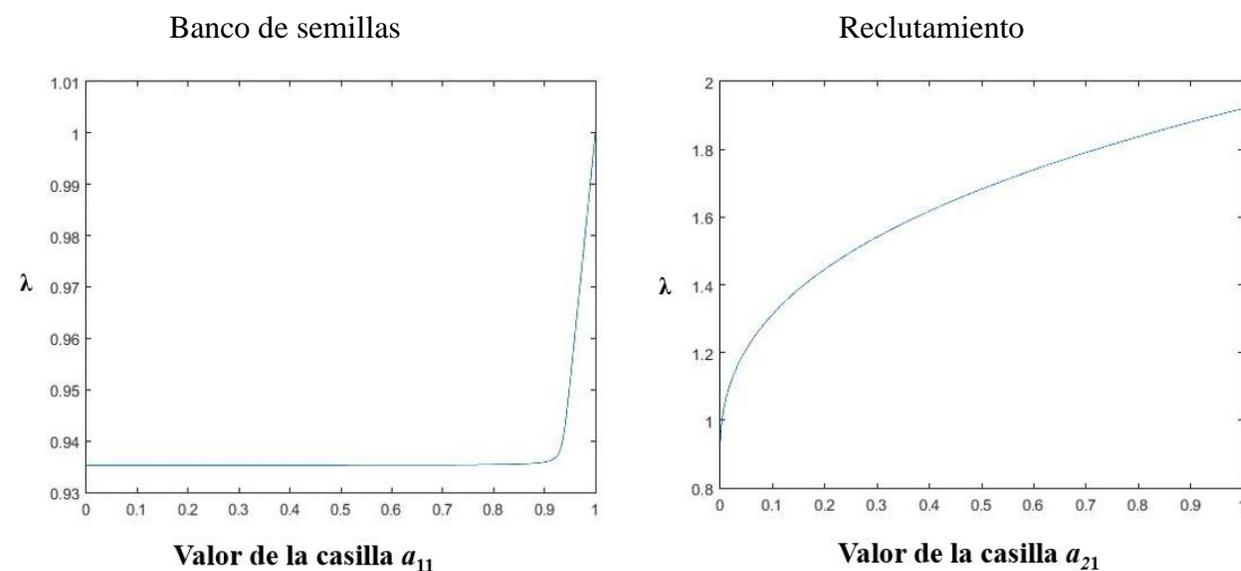
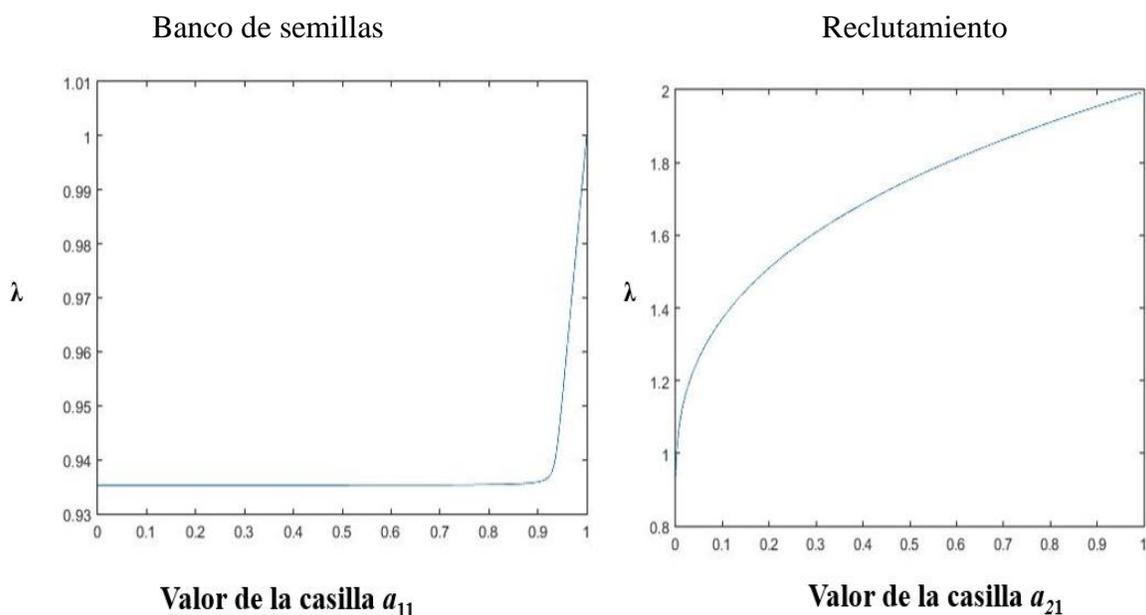


Figura 15. Comportamiento de la tasa finita de crecimiento poblacional (λ) de *Echinocereus pentalophus* para diferentes escenarios demográficos de acuerdo con el sistema de cruza (entrecruza, polen suplementario, autopolinización y grupo control) estimada mediante simulaciones numéricas. Los valores modificados fueron el valor del banco de semillas (casilla a_{11}) y el reclutamiento (casilla a_{21})

Polen suplementario



Autopolinización

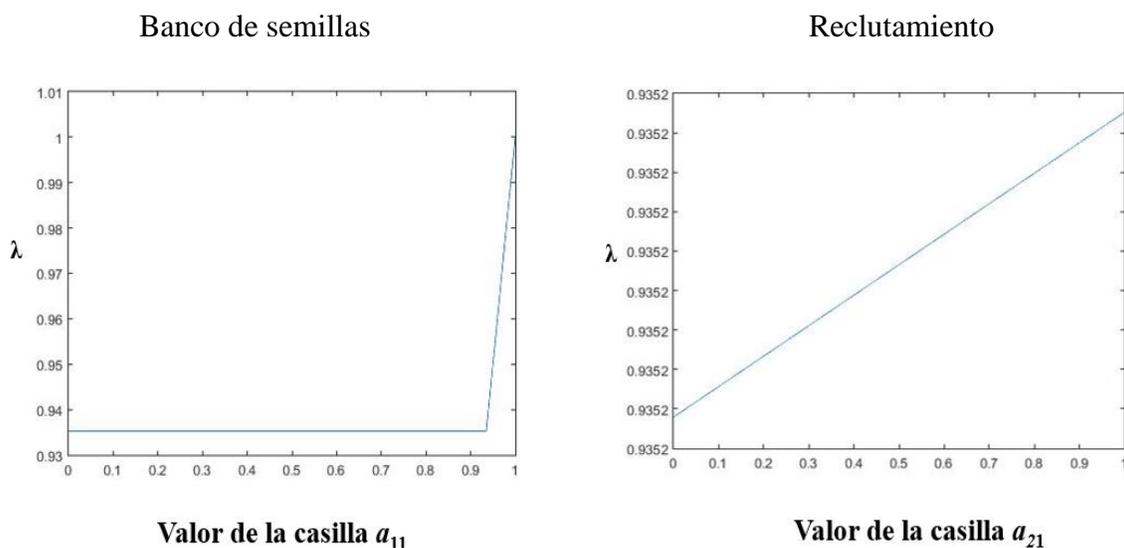


Figura 15. (Continuación) Comportamiento de la tasa finita de crecimiento poblacional (λ) de *Echinocereus pentalophus* para diferentes escenarios demográficos de acuerdo con el sistema de cruce (entrecruza, polen suplementario, autopolinización y grupo control) estimada mediante simulaciones numéricas. Los valores modificados fueron el valor del banco de semillas (casilla a_{11}) y el reclutamiento (casilla a_{21}).

En las simulaciones específicas del grupo control, el valor de λ se acercó al equilibrio numérico (1.00010) cuando la probabilidad de permanencia del banco de semillas fue de 0.99 y el valor de sensibilidad más alto para esta simulación corresponde a la permanencia de éstas en el banco. El valor más bajo de λ (0.90770) se obtuvo al disminuir la supervivencia de los juveniles 1 al 25% con el valor sensibilidad más alto en el crecimiento de juveniles 1 a juveniles 2. Por el contrario, el valor más alto de λ (1.23151) se obtuvo al aumentar el reclutamiento de juveniles 1 al 10% con el máximo valor de sensibilidad para la transición de juveniles 1 a juveniles 2 (**Cuadro 16**).

Por su parte, las modificaciones en los procesos demográficos en los tratamientos de entrecruza, autopolinización y de polen suplementario ejercieron un efecto similar sobre la tasa finita de crecimiento de *E. pentalophus*. El valor de λ se acercó al equilibrio numérico (0.99) con la simulación del aumento en la permanencia del banco de semillas. El valor más bajo de λ (0.90) se obtuvo al disminuir la probabilidad de supervivencia de los individuos juveniles 1. Por otra parte, en los tratamientos de entrecruza y de polen suplementario los valores de λ más elevados (1.31 y 1.37 respectivamente) se obtuvieron al simular un aumento en el reclutamiento de los individuos juveniles 1. Cabe señalar que en ninguna de las simulaciones realizadas para el tratamiento de autopolinización el valor de λ sobrepasó la unidad, por lo que se sostiene que en este escenario demográfico el mantenimiento de la población estaría determinado por la dinámica del banco de semillas y que las posibilidades de un incremento en el tamaño poblacional a largo plazo serían escasas (**Cuadro 16**). Las matrices de transición, sensibilidad y elasticidad obtenidas para cada simulación se muestran en el **Anexo 2**.

Las estructuras poblacionales proyectadas (w) obtenidas mediante las simulaciones numéricas presentaron diferencias entre los sistemas de cruce. En el escenario en el que se incrementó el valor del banco de semillas a 0.99, la estructura estable de tamaños de todos los sistemas de cruce mostró que la mayor proporción de individuos se encontrará formando parte del banco de semillas, con escasos individuos juveniles y adultos (**Figura 16**). En esta simulación, los tratamientos de polen suplementario y de entrecruza tuvieron un valor reproductivo muy similar que aumentó con el tamaño de los individuos y que fue mayor en contraste con el grupo control. Por su parte, en el tratamiento de autopolinización

la contribución reproductiva de los adultos sería casi imperceptible (**Figura 17**) debido a que en este escenario los individuos difícilmente se reproducirían, ya que como sugieren los experimentos de polinización controlada *E. pentalophus* es autoincompatible.

La simulación en la que se incrementó el reclutamiento de juveniles 1 al 10% mostró que la categoría mejor representada para los tratamientos de polen suplementario, de entrecruza y el grupo control sería la de semillas (entre 0.7 y 0.8), así como la de juveniles 1 (> 0.2); esta estructura sugiere la posibilidad de reclutamiento y por ende la permanencia de la población a largo plazo. Por el contrario, la estructura estable de tamaños del tratamiento de autopolinización sugirió una acumulación de juveniles 1 y 2, pocos adultos y un banco de semillas inexistente de modo que el mantenimiento de la población podría verse afectado en el futuro (**Figura 16**). Independientemente del sistema de cruce, en este escenario demográfico el valor reproductivo de los individuos incrementó con el tamaño, siendo mayor en la entrecruza (**Figura 17**).

Por último, la estructura estable de tamaños obtenida mediante la simulación de la reducción de la permanencia de los individuos juveniles 1 al 25% indicó que, para los tratamientos de polen suplementario, entrecruza y el grupo control la mayor proporción de individuos se concentraría en la categoría de semillas (Figura 16). Por el contrario, para la autopolinización se observó una distribución más o menos uniforme de individuos en las categorías de juveniles y adultos; sin embargo, la proporción de semillas sería nula de tal modo que la posibilidad de reclutamiento se vería comprometida, poniendo en riesgo la permanencia de la población a largo plazo. En esta simulación se observó que en todos los sistemas de cruce la contribución reproductiva de los individuos incrementó con el tamaño (**Figura 17**).

Cuadro 16. Cambios en la dinámica poblacional de *Echinocereus pentalophus* por sistema de cruce ante la manipulación de diferentes condiciones demográficas. S_{ij} máx= entrada S_{ij} con valor de sensibilidad más alto, E máx. cat= categoría con mayor contribución a λ , E máx. proceso= proceso demográfico con mayor contribución a λ . P= permanencia, C= crecimiento. ABS= aumento del banco de semillas al 99%, ARP= aumento del reclutamiento de juveniles 1 al 10%, PP= disminución de la permanencia de juveniles 1 al 25%. P = plántulas, J=juveniles, A1= adultos 1, A2= adultos 2, A3= adultos 3.

Simulación	Valor de λ	S máx.	E máx. cat.	E máx. proceso
<i>Entrecruza</i>				
ABS	0.99022	$S_{21}= 226.06$	S (>0.99)	P (>0.99)
ARP	1.31301	$S_{21}=1.68$	J1 (0.35)	P (0.49), C (0.35)
PP	0.90770	$S_{21}= 7.89$	A3 (0.40)	P (>0.70)
<i>Polen suplementario</i>				
ABS	0.99022	$S_{21}= 227.39$	S (>0.99)	P (>0.99)
ARP	1.37114	$S_{21}= 1.76$	J1 (0.33)	P (0.50), C (0.34)
PP	0.90771	$S_{21}= 17.00$	A1 y A2 (>0.24)	
<i>Autopolinización</i>				
ABS	0.99	$S_{11}= 1.00$	S (>0.99)	P (>0.99)
ARP	0.93521	$S_{32}= 0.49$	J1 y J2 (>0.22)	P (0.74)
PP	0.90769	$S_{64}= 0.60$	A3 (0.40)	P (0.73)
<i>Control</i>				
ABS	1.00010	$S_{11}=105.23$	S (>0.99)	P (>0.99)
ARP	1.23151	$S_{32}= 1.38$	J1 y J2(>0.61)	P (>0.53)
PP	0.90770	$S_{32}= 4.76$	A3 (>0.40)	P (>0.73)

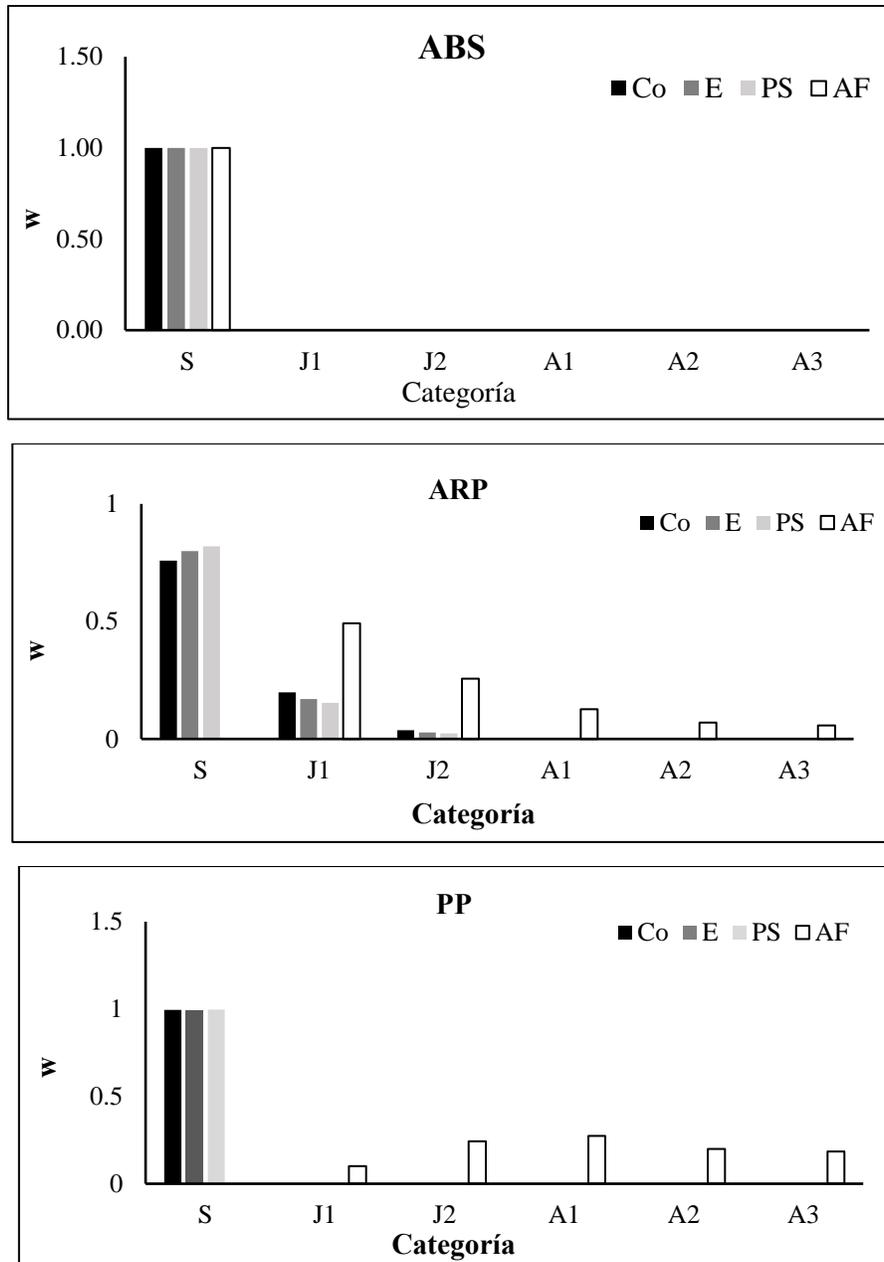


Figura 16. Estructura estable de tamaños proyectada (w) para las simulaciones específicas en los tratamientos de polinización controlada Co=control, E= entrecruza, PS= polen suplementario, AF = autopolinización. ABS= aumento del banco de semillas (0.99), ARP= aumento en el reclutamiento de juveniles 1 (0.10), PP= disminución en la permanencia de los juveniles 1 (0.25). S= semillas, J1 =juveniles 1, J2= juveniles 2, A1= adultos 1, A2= adultos 2, A3= adultos 3.

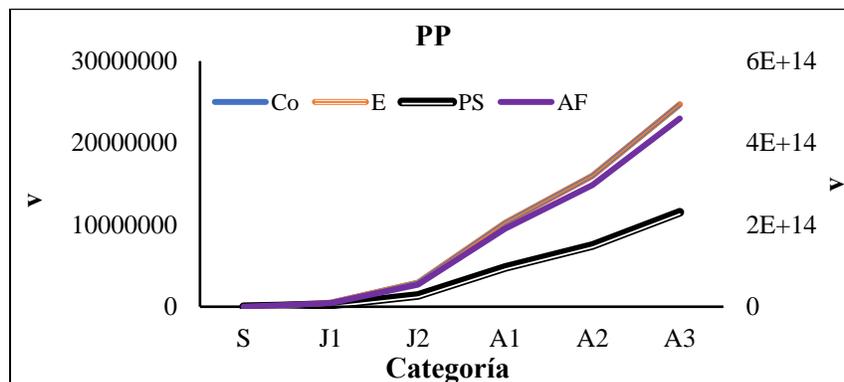
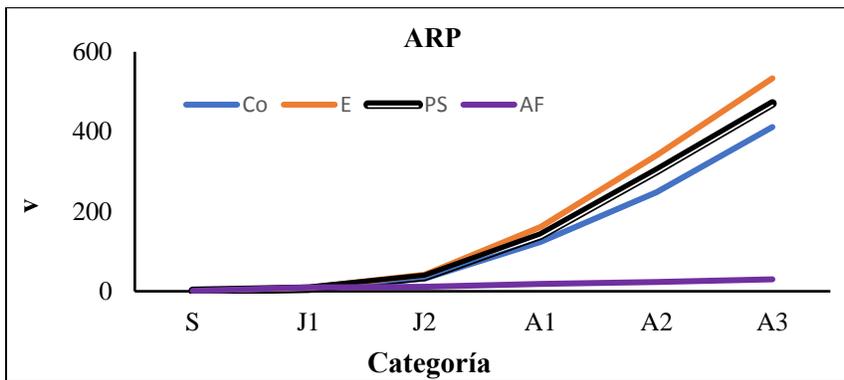
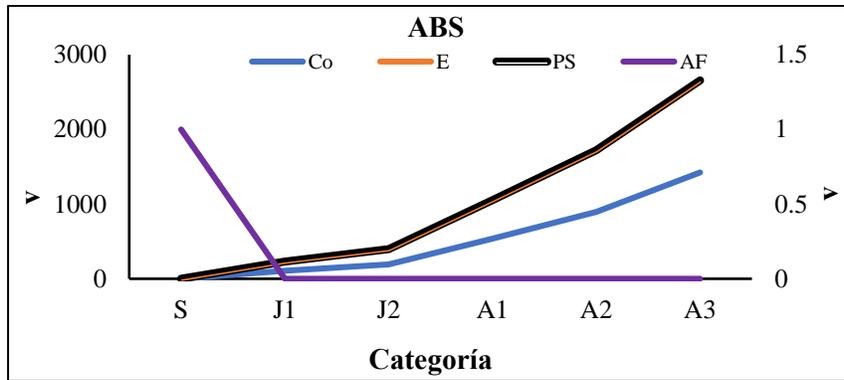


Figura 17. Valor reproductivo por categoría de tamaño (v) para las simulaciones específicas en los tratamientos de polinización controlada Co=control, E= entrecruza, PS= polen suplementario, AF = autopolinización. ABS= aumento del banco de semillas (0.99), ARP= aumento en el reclutamiento de juveniles 1 (0.10), PP= disminución en la permanencia de los juveniles 1 (0.25). S= semillas, J1 =juveniles 1, J2= juveniles 2, A1= adultos 1, A2= adultos 2, A3= adultos 3.

Independientemente de la simulación realizada, los análisis de sensibilidad de los tratamientos de entrecruza y polen suplementario mostraron que el proceso demográfico más crítico fue la transición de semillas a juvenil 1 (entrada S_{21}) (Cuadro 16). En cuanto al tratamiento de autopolinización se observó que los valores de sensibilidad difirieron entre simulaciones; de este modo el aumento en la probabilidad de permanencia del banco de semillas correspondió a la sensibilidad más alta en este proceso (S_{11}). En la simulación del aumento en el reclutamiento de juveniles 1, el valor más crítico fue el crecimiento de juveniles 1 a juveniles 2 (S_{32}) y para la disminución en la permanencia de los juveniles, la sensibilidad más alta fue transición de adultos 1 a adultos 3 (S_{64} salto a categoría de tamaño no inmediata) (Cuadro 16).

Las contribuciones por categoría de tamaño a la dinámica poblacional de *E. pentalophus* fueron similares en los tratamientos de autopolinización, entrecruza y polen suplementario. La simulación del aumento en el banco de semillas indicó que la categoría de semillas fue la de mayor contribución a λ . Las categorías de juveniles 1 (entrecruza, autopolinización y polen suplementario) y juveniles 2 (autopolinización) presentaron las contribuciones más altas a λ en las simulaciones del incremento en la supervivencia de los juveniles 1. Por su parte, en la simulación de la disminución de la permanencia de los individuos juveniles 1, las contribuciones más elevadas fueron las de los adultos (entrecruza adultos 3, polen suplementario adultos 1y 2). (Cuadro 16). En todas las simulaciones, la permanencia (supervivencia) de los individuos fue el proceso demográfico con mayor contribución (0.49-0.99) a la tasa finita de crecimiento de *E. pentalophus*.

DISCUSIÓN

Análisis de la biología floral de *Echinocereus pentalophus*

Fenología reproductiva

El periodo reproductivo de *E. pentalophus* ocurrió entre los meses de marzo y junio, la producción de flores se mantuvo constante durante los meses de marzo a mayo con la máxima producción de estas estructuras a mediados del mes de abril. En las especies vegetales, la temperatura, la precipitación y el fotoperiodo determinan los eventos

reproductivos (Rathcke y Lacey, 1985; Pimienta-Barrios y Nobel, 1995; Méndez et al. 2005). Pese a que en este trabajo no se realizaron mediciones de estas variables ambientales es probable que en *E. pentalophus* la reproducción pueda estar asociadas a las mismas ya que la floración ocurrió en los meses más calientes del año (marzo y abril) y la fructificación coincidió con el inicio de la temporada de lluvias (mayo) (obs. pers.). Se ha propuesto que el aumento de la temperatura y la cantidad de horas luz a las que está sometida una planta estimula la maduración de los verticilos florales, mientras que la disponibilidad de agua en el suelo se relaciona con la capacidad de formación de estructuras reproductivas (Bowers y Dimmitt, 1994; Damián -Domínguez et al. 2009).

El índice de Marquis (1988) calculado para *E. pentalophus* (0.36) sugiere que es una especie que presenta un bajo nivel de sincronía en la producción de estructuras reproductivas y la producción de frutos ocurrió aproximadamente un mes después del inicio de la floración de tal manera que existe un traslape en ambos procesos. Bajos niveles de sincronía en la producción de estructuras reproductivas, así como el traslape de las fenofases reproductivas son comunes en sitios con una elevada estocasticidad ambiental y se ha propuesto que actúan reduciendo los riesgos para la reproducción en estos ambientes (Primack, 1985; Pimienta-Barrios y Nobel 1995). De este modo la producción constante de estructuras reproductivas favorece la disponibilidad de parejas y promueve el flujo de polen al mantener constante la actividad de los polinizadores. Además, se disminuyen los efectos negativos de la depredación de estructuras reproductivas en masa como son los botones, flores y frutos “hipótesis de saciación de los depredadores” (Janzen, 1976), así como la competencia por parejas reproductivas y/o dispersores (Ollerton y Lack, 1998; Bustamante y Búrquez, 2005; González y Navarro, 2011). Sin embargo, el patrón no es tan claro para *E. pentalophus*, puesto que se observó que la floración es estacional (primaveral), con un pico evidente en la floración. Muy distinto al reportado para *Lophophora diffusa* (Briseño-Sánchez, 2016) y *Turbinicarpus horripilus* (Matías-Palafox et al. 2017), en donde hay flores constantemente la mayor parte del año. Estos patrones se describen cualitativamente como floración masiva o “estrategia big bang” cuando se presenta una sincronización elevada en la producción de flores a nivel individual y poblacional por periodos muy cortos. En contraste, la floración cornucopia se caracteriza por una elevada producción de flores por periodos de hasta varias semanas (Gentry, 1974). El comportamiento fenológico

de *E. pentalophus* sugiere una estrategia mixta ya que la sincronía de un individuo respecto al pico de floración es baja (Índice de Marquis estimado $S = 0.36$), aunque la floración ocurre en un periodo bien definido; posiblemente, esta estrategia mixta permite que un individuo pueda asegurar la reproducción en un punto de coincidencia máxima de flores, pero dispersa el riesgo en el tiempo porque no expone todas las flores en un único momento.

Comportamiento floral

Las flores de *E. pentalophus* poseen segmentos del perianto (tépalos) de color magenta brillante que contrastan con el tubo receptacular de color amarillo pálido y el estigma es de color verde; la antesis es diurna y parece estar asociada al aumento en la temperatura y la radiación solar, lo que se ha confirmado para varias especies como *Iryanthera paraensis* (Myristicaceae), *Mabea occidentalis* (Euphorbiaceae), *Pourouma tomentosa* (Urticaceae) y *Protium divaricatum* (Burseraceae) (Flores et al. 2015) y algunos cultivos como en *Zea mays* (Noriega et al. 2011). La longevidad promedio de las flores es de 2 días, aunque en algunas ocasiones se observó que éstas abrieron hasta por 3-4 días. Longevidad floral de 1 a 2 días es lo reportado para la mayoría de las especies de la familia Cactaceae (e.g. *Turbincarpus horripilus*, Matías- Palafox et al. 2017; *Ariocarpus trigonus*, Martínez-Peralta y Mandujano 2012; *L. diffusa*, Briseño-Sánchez 2016 y *E. schmolli*, Vázquez-Díaz et al. 2016). También se ha reportado que algunas flores prolongan su longevidad, por ejemplo, *Ariocarpus trigonus* y *Opuntia* sp. (Mandujano et al. 2010; Martínez-Peralta y Mandujano 2012). Se considera que el tiempo de vida de las flores está relacionado con las condiciones ambientales ya que ante temperaturas y radiación solar elevadas la duración del ciclo floral puede verse reducida (Gutián et al. 1992; Martínez-Peralta y Mandujano 2012); asimismo, la longevidad floral parece estar relacionada con la polinización, ya que regularmente cuando las flores son polinizadas se cierran definitivamente (Bowers, 2000; Martínez-Peralta y Mandujano 2012) y en especies con escasos polinizadores prolongan su longevidad hasta por 20 días, como en *Mammillaria huitzilopochtli* (Flores-Martínez et al. 2013).

Las flores de *E. pentalophus* presentan hercogamia ya que el estigma se localiza por encima de los estambres; asimismo se registró la ocurrencia de dicogamia -específicamente

protandría -ya que la maduración y liberación de los granos de polen ocurre antes de que el estigma se encuentre receptivo. La ocurrencia de ambos procesos es común en varios géneros de la familia Cactaceae como son *Ariocarpus*, *Thelocactus*, *Hylocereus*, *Pilosocereus*, *Ferocactus*, *Opuntia*, *Stenocereus* y *Stenocactus* (McFarland et al. 1989; Galicia-Pérez, 2013; Martínez- Peralta et al. 2014, Camacho-Velázquez et al. 2016; Martínez-Ramos et al. 2017) y se ha propuesto que actúan como una barrera morfofisiológica que reduce la probabilidad de autofecundación. Con ello minimizan el desperdicio de polen y la interferencia polínica por lo que se les considera como mecanismos que las plantas han desarrollado para promover el flujo de polen (Richards, 1986; Webb y Lloyd, 1986; Mandujano et al. 2010; Camacho-Velázquez et al. 2016; Martínez-Ramos et al. 2017).

La producción de néctar y otras recompensas florales implican altos costos energéticos para los organismos, sin embargo, el papel que desempeñan en la reproducción de las angiospermas es considerable (Mandujano et al. 2010; Flores- Martínez et al. 2013; Arroyo- Pérez, 2014). Se sostiene que una elevada producción de néctar está asociada a flores adaptadas a la polinización por animales (Negrón- Ortiz, 1998); los resultados de este estudio concuerdan con lo anterior ya que en *E. pentalophus* el néctar es abundante y actúa como una de las principales recompensas para los visitantes florales -principalmente polinizadores-, ya que como se menciona más adelante se registró una alta frecuencia de visita de diversos grupos de insectos. Un comportamiento similar se ha reportado para *Melocactus curvispinus* (Nassar y Ramírez, 2004) y *O. spinosissima* (Negrón- Ortiz, 1998) en los cuales la alta tasa de visita por parte de los polinizadores se asocia a una abundante producción de néctar.

Sistema de apareamiento

La determinación del sistema de apareamiento se realiza típicamente mediante la estimación del índice de entrecruza (OCI) y la relación polen/ óvulo (Cruden, 1977). Es de utilidad ya que permite realizar un acercamiento al cómo se está llevando a cabo la reproducción entre los individuos de una población (Dafni, 1992; Camacho-Velázquez et al. 2016). Con base en la ocurrencia de protandría (dicogamia) y de hercogamia, así como del diámetro del perianto, el índice de entrecruza (OCI) de *E. pentalophus* corresponde al

de una especie con sistema de apareamiento xenógamo obligado, que requiere de vectores bióticos para el flujo de polen y la fecundación (Cruden, 1977; Webb y Lloyd, 1986; Camacho-Velázquez et al. 2016).

Contrario al índice de entrecruza, la relación polen/ óvulos (P/O) indica que el sistema de apareamiento de *E. pentalophus* es xenógamo facultativo. Se ha reportado que la relación (P/O) es un atributo con amplia variación dentro de la familia Cactaceae; de este modo P/O elevadas están asociadas a especies con sistemas de polinización generalistas y/o que requieren de la movilización de una gran cantidad de granos de polen para la reproducción (especies xenógamas) (Dafni, 1992; Flores- Martínez et al. 2013). Por el contrario, la relación P/O suele ser menor cuando no existe una dependencia hacia los polinizadores o en especies que poseen la capacidad de autofecundación (especies autógamas o xenógamas facultativas) (Cruden, 1977; Dafni, 1992; Kearns e Inouye, 1993). Sin embargo, es importante señalar, que el P/O de *E. pentalophus* es bajo porque tiene un número muy elevado de óvulos. La especie produce grandes cantidades de polen, similar a otras especies de cactáceas, pero el número de óvulos es un orden de magnitud mayor (ver ejemplos en Cruden, 1977 y Mandujano et al. 2010).

Es evidente que existe una disparidad en los resultados obtenidos para el sistema de apareamiento de esta especie; casos similares se han reportado para *O. rastrera* (Mandujano et al. 1996), *Mammillaria huitzilopochtli* (Flores- Martínez et al. 2013) *O. tomentosa* (Galicia- Pérez, 2013) y *L. diffusa* (Briseño Sánchez, 2016), en donde la morfología, el P/O y los experimentos de polinización indican un sistema sexual diferente. Este fenómeno puede ser resultado de la estocasticidad inherente a la reproducción; los atributos florales se asocian con las características reproductivas, sin embargo, son los aspectos ecológicos y del ciclo de vida (e.g. disponibilidad de parejas y de dispersores, el hábito y forma de crecimiento, la heterogeneidad ambiental, la distribución geográfica, etc.) son los que en conjunto determinan los modos y estrategias reproductivas de las especies (Camacho- Velázquez et al. 2016). Extremos se han reportado en especies con dioicismo funcional, por ejemplo, las flores masculinas de *Opuntia robusta* y *Echinocereus coccineus* tienen gineceo y estigma, pero son estériles en la función femenina (Camacho Velázquez, et al. 2016). Así, la morfología o sistema de apareamiento estimado como OCI y P:O, son

atributos que sugieren un sistema de apareamiento, posiblemente una hipótesis. No obstante, son los experimentos de polinizaciones controladas, los que realmente permiten inferir y concluir sobre el sistema sexual de las especies. Dado esto, se sugiere que para el periodo en el que se analizó la biología reproductiva de *E. pentalophus* ésta presentó un sistema de apareamiento xenógamo que requiere del flujo de polen entre individuos para la reproducción.

Sistema de cruza

Mediante la realización de los experimentos de polinización controlada y del cálculo de la tasa de entrecruza ($te=1$) se demostró que *E. pentalophus* es una especie con entrecruza obligada y dependiente de polinizadores para la reproducción ya que, en ninguna de las autofecundaciones, ni mediante apomixis se produjeron frutos y semillas. Diversas especies de cactáceas presentan un comportamiento similar como son *Cereus horrispinus*, *C. repandus* (Nassar et al. 1997), *P. gaumeri* (Méndez et al. 2005), *Melocactus glaucescens* (Colaço et al. 2006) y *T. horripilus* (Matías-Palafox et al. 2017). La incapacidad de autofecundación, así como la ocurrencia de hercogamia y dicogamia, sugieren la existencia de sistemas de autoincompatibilidad (SI) en esta especie. Este fenómeno ha sido reportado en *Echinopsis chamaecereus*, *Hatiora gaertneri*, *Astrophytum asterias* (Camacho-Velázquez et al. 2016), *P. gaumeri* (Méndez et al. 2005) y *O. microdasys* (Piña et al. 2007) y se ha propuesto que actúan impidiendo la fecundación entre genotipos que comparten alelos del sistema de incompatibilidad. De esta manera se promueve el entrecruzamiento genético que incrementa la heterocigosis a nivel poblacional y se reduce la probabilidad de depresión endogámica (Hedrick, 1983; Jiménez- Durán y Cruz- García, 2011).

Los resultados obtenidos demostraron que *E. pentalophus* tiene limitación por polen ya que el índice obtenido ($L=0.37$) coincide con el de las especies que presentan este fenómeno (Larson y Barret, 2000). La producción de frutos y semillas fue mayor en el tratamiento de polen suplementario en contraste con la del grupo control, este resultado apoya el supuesto de que existe una relación directa entre la disponibilidad de polen y la cantidad de frutos y semillas generados. Así, la reproducción se ve determinada por la disponibilidad de polen, de manera que una limitación en éste puede verse reflejada en la adecuación a nivel poblacional (Burd, 1994; Larson y Barret, 2000).

En la familia Cactaceae los sistemas de cruce están relacionados con la forma de vida, la longevidad de sus especies y las interacciones que establecen con otros taxa (Mandujano et al. 2010; Camacho- Velázquez et al. 2016). A grandes rasgos la mayoría de las especies poseen sistemas de cruce mixtos que tienden a la autofecundación; no obstante, a un nivel más preciso es posible categorizarlas en dos grandes grupos según su forma de crecimiento. Las especies globosas suelen tener ciclos de vida más cortos con una tendencia al desarrollo de sistemas de cruce mixtos. Por otro lado, las especies columnares suelen presentar una mayor longevidad y la mayoría presentan sistemas de cruce con xenogamia estricta (Mandujano et al. 2010).

Las especies que se autofecundan pueden favorecer su reproducción al reducir la dependencia de parejas reproductivas y/o polinizadores. No obstante, en muchas de estas especies también se han reportado altos niveles de endogamia que se ven reflejados en una disminución de la adecuación de la prole a consecuencia de la reducción de la variabilidad genética (depresión endogámica) (Richards, 1986; Mandujano et al. 2007; Mandujano et al. 2010). Por el contrario, las especies que requieren del entrecruzamiento forzoso suelen presentar altos niveles de diversidad genética y un óptimo desempeño de la prole; sin embargo, pueden ver comprometida su reproducción debido a una limitación en la disponibilidad de parejas reproductivas y/o de polinizadores (Charlesworth y Charlesworth, 1979; Dafni, 1992; Mandujano et al. 2007; Flores- Martínez et al., 2013; Galicia-Pérez, 2013). Con base en esta evidencia se sugiere que los sistemas de cruce son puntos alternativos en los sistemas reproductivos de las plantas y se encuentran sujetos a una evolución constante (Ornduff, 1969; Larson y Barret, 2000).

Actividad de los visitantes florales

Los visitantes florales más frecuentes de *E. pentalophus* fueron abejas solitarias pertenecientes a los géneros *Lasioglossum*, *Macrotera*, *Megachile*, *Diadasia* y *Augochlorella*. Se propone que el síndrome de polinización de especie es la melitofilia ya que las abejas pueden estar promoviendo el flujo eficiente de polen entre los individuos; lo anterior se debe a que durante su forrajeo estos insectos solían posarse sobre el estigma de las flores con el cuerpo cubierto de polen por el tiempo suficiente para promover la fecundación y después se desplazan hacia otras flores favoreciendo el entrecruzamiento. El

papel de las abejas como polinizadores efectivos de un gran número de cactáceas ha sido ampliamente reconocido, en particular para las especies pertenecientes a las subfamilias Cactoideae y Opuntioideae (Grant et al. 1979; Mandujano et al. 1996; Mandujano et al. 2010; Martínez- Peralta y Mandujano, 2012, Camacho- Velázquez et al. 2016).

Asimismo, se registró la presencia de dos especies de escarabajos de los géneros *Acmaeodera* y *Trichochrous*, éstos llevaban a cabo la ingesta de polen y utilizaban a las flores de esta especie como una zona de refugio. Pese a que se les observó volar entre distintas flores raramente visitaban más de una planta, por esta razón se considera que favorecen la ocurrencia de autopolinización y/o geitonogamia en esta especie. La actividad de estos organismos ya ha sido reportada en otras especies de cactáceas como en *A. kotschoubeyanus* (Martínez- Peralta y Mandujano, 2012), *L. diffusa* (Briseño-Sánchez, 2016), *T. horripilus* (Matías- Palafox et al. 2017) y *Stenocactus arrigens* (obs. pers.) en las que se les reconoce como polinívoros que incrementan las probabilidades de autofecundación (Plasencia- López, 2003).

De manera esporádica se registró la visita de lepidópteros, dípteros y hormigas; debido a su baja frecuencia no se consideraron como un factor en la reproducción de *E. pentalophus*; sin embargo, al igual que con los escarabajos se propone la realización de estudios posteriores en los que se busque determinar las implicaciones de sus visitas.

Dinámica poblacional de *Echinocereus pentalophus*.

Densidad poblacional y patrón de distribución espacial

La densidad poblacional de *E. pentalophus* fue de 0.15 ind/m² de tal forma que es posible encontrar un individuo en aproximadamente 10 m². Este valor es relativamente mayor a los reportados para otras especies del género como son *E. enneacanthus* (0.018 ind/ m²) y *E. schmollii* (0.017ind/ m²) (Hernández-Oria et al. 2003; Aranda-Pineda, 2015).

En las zonas áridas y semiáridas el establecimiento de los individuos suele verse limitado por factores ambientales como las altas temperaturas, la intensidad de la radiación solar, así como la limitación de agua y nutrientes (Valiente- Banuet et al. 1991; Rodríguez y Escurra, 2000). En las cactáceas la distribución espacial agregada es la más común como resultado de su alto nivel de asociación con nodrizas, así como a la restringida capacidad de dispersión de semillas y/o propágulos (Godínez- Álvarez et al. 2003; Carrillo-Ángeles et al.

2011; García-Morales et al. 2018). Este patrón ha sido reportado para diversas especies de los géneros *Mammillaria* (Martínez- Mendoza y López, 2000), *Ariocarpus* (Mandujano et al. 2007) *Astrophytum* (Matías - Palafox et al. 2017) y *Echinocereus* (Aranda-Pineda, 2015).

En el sitio de estudio, *E. pentalophus* presentó una distribución espacial agregada ya que la mayoría de los individuos- principalmente los de menor tamaño- se encontraban formando pequeñas aglomeraciones, mientras que los de mayor tamaño solían estar más dispersos. Este comportamiento sugiere que el establecimiento de los individuos responde a las características de la etapa del ciclo de vida en la que se encuentran; así la supervivencia de los individuos de menor talla (plántulas y juveniles) dependen en gran medida de la facilitación que otros organismos puedan brindarle (nodrizas), por lo que suelen establecerse preferencialmente bajo nodrizas que propician un mayor grado de agregación. Por el contrario, cuando los individuos incrementan su tamaño, su supervivencia y distribución depende principalmente de las interacciones que establezcan (e.g. competencia, depredación) (De Viana et al. 1999; del Castillo, 1994), y son resultado de la alta mortalidad que afecta a las etapas tempranas del ciclo de vida (Mandujano et al. 2007).

Pruebas de germinación

En las zonas áridas la germinación suele verse limitada por diversos factores ambientales como son las fluctuaciones en la temperatura, las altas tasas de evapotranspiración, así como las deficiencias de humedad y nutrientes en suelo (Ortega- Baes y Rojas- Aréchiga, 2007). Diversos estudios han demostrado que la luz es muy importante en la germinación de las especies; para las cactáceas se ha reportado que existe una alta variabilidad en la respuesta germinativa de las semillas hacia la luz (Rojas- Aréchiga y Vázquez- Yanes, 2000; Rojas-Aréchiga et al. 2013).

En *E. pentalophus* las semillas son fotoblásticas positivas ya que requirieron de estímulos luminosos para germinar, resultado que concuerda con lo reportado para los géneros *Carnegiea*, *Echinocereus*, *Escontria*, *Myrtillocactus*, *Polaskia* y *Pachycereus* (Rojas-Aréchiga, 2013; Aranda-Pineda, 2015). El fotoblastismo positivo se ha propuesto como un mecanismo mediante el cual las semillas pueden asociar la presencia de luz con la existencia de condiciones ambientales favorables para la germinación, de esta manera se

maximizan las probabilidades de establecimiento y supervivencia de plántulas (Alcorn y Kurtz, 1959; Rojas- Aréchiga y Vázquez- Yanes, 2000; Rojas-Aréchiga et al. 2013). Es común que del porcentaje de semillas que se integran al suelo sólo una fracción germine mientras que el restante suele permanecer en forma de bancos de semillas (Thompson y Grime, 1979, Rojas-Aréchiga et al. 2013). En relación con esto Rojas- Aréchiga y Batis (2001) sostienen que las características morfofisiológicas que las semillas deben reunir para formar bancos de semillas son un tamaño pequeño, morfología esférica, fotoblastismo positivo, requerimiento de un periodo de postmaduración y longevidad ecológica. Aranda-Pineda, (2015) mostró que las semillas de *Echinocereus enneacanthus* germinan hasta por 9 años de edad, sugiriendo gran longevidad ecológica de estas semillas. Pese a que en este trabajo no se realizaron experimentos para evaluar la existencia de bancos de semillas en *E. pentalophus* es probable que los presente ya que sus semillas exhiben algunas de las características necesarias para su formación como son el tamaño, la forma y la necesidad de luz para germinar (obs. pers.).

Se considera que la existencia de bancos de semillas tiene una alta relevancia demográfica ya que es un mecanismo mediante el cual las especies pueden “almacenar” individuos y asegurar el reclutamiento a largo plazo, favoreciendo así a la tasa finita de crecimiento (λ) (Roberts, 1981; Mandujano et al. 2007; Rojas- Aréchiga, 2013). Asimismo, la presencia de bancos de semillas puede constituir una estrategia mediante la cual se dispersan en el tiempo y espacio los riesgos a los que las semillas se enfrentan (estrategia “bet hedging” o de apuestas compensatorias) (Cohen, 1966; Peters et al. 2009). Se ha propuesto que en ambientes con alta heterogeneidad ambiental en los que la tasa de mortalidad de las plántulas es elevada, la existencia de bancos de semillas favorece que los eventos de germinación sean puntuales y que ocurran en diversas temporadas; este patrón puede reducir el riesgo de que el establecimiento ocurra cuando las condiciones ambientales no sean las más favorables; o bien, que el reclutamiento de individuos se dé regularmente aunque sea a pequeña escala (Cohen, 1966; Seger y Brockmann, 1987; Gremer y Lawrence-Venable, 2014).

Por otro lado, se ha demostrado que bajo condiciones favorables de temperatura, humedad y luz la tasa de germinación de las semillas de cactáceas suele ser alta como ocurre en

Mammillaria magnimamma, *Echinocactus platyacanthus*, *Ferocactus robustus*, *F. recurvus*, *F. flavovirens*, y *Cephalocereus chrysacanthus* (Rojas- Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000; Valverde et al. 2004). *E. pentalophus* coincide con lo anterior ya que en condiciones de laboratorio la germinación de las semillas del grupo control fue superior al 50%. Kalisz (1989) sugiere que en especies vegetales la aptitud de la progenie en las primeras etapas del ciclo de vida está dada por la cantidad y el peso de las semillas, así como por el tiempo de emergencia de plántulas. Además, estos atributos se relacionan con el sistema reproductivo que exhiben los progenitores. Para la especie que ella analizó *Collinsia versa*, las semillas procedentes de las entrecruzas manuales tuvieron una mayor aptitud en contraste con las procedentes de otras polinizaciones manuales. Un fenómeno similar pudo ocurrir en *E. pentalophus* ya que la germinación de las semillas producto de las entrecruzas manuales (81%) fue mayor en comparación con las del tratamiento de polen suplementario (32 %) y las del grupo control; sin embargo, esta idea se encuentra poco explorada en la literatura por lo que se requieren más estudios al respecto (ver Charlesworth y Charlesworth, 1979; Larson y Barret, 2000).

Estructura poblacional.

En la familia Cactaceae las poblaciones suelen tener estructuras en las que los individuos se distribuyen de manera irregular entre las distintas categorías de tamaño; se considera que este patrón refleja eventos masivos e infrecuentes de reclutamiento poblacional (Godínez-Álvarez et al. 2003). La estructura poblacional de *E. pentalophus* presenta una frecuencia de individuos similar en todas las categorías de tamaño con un ligero sesgo hacia los individuos adultos. Lo anterior sugiere que en la población no han ocurrido procesos de reclutamiento recientes o que éstos se dan por pulsos, por lo que constituye el proceso demográfico más crítico en el ciclo de vida de esta especie (Franco et al. 1994; Rosas-Barrera y Mandujano, 2002).

Asimismo, este tipo de estructuras poblacionales sugieren una baja probabilidad de supervivencia a largo plazo ya que con el tiempo la tasa de mortalidad podría superar a la de natalidad y ocasionar que sean muy pocos los individuos capaces de mantenerla viable (Silvertown et al. 1987; Palacios – Wassenaar et al. 2016). La estructura estable de tamaños proyectada (w) sugiere que en un futuro la población *E. pentalophus* tendrá una

alta proporción de individuos en las categorías de menor tamaño (plántulas y juveniles) que si bien aumentan la probabilidad de permanencia de la especie son también las categorías más vulnerables del ciclo de vida.

La estructura poblacional fue sensiblemente afectada por el sistema de cruce de autogamia, en donde se reduce el máximo la fecundidad. La autogamia implicaría la baja o pérdida en la formación de semillas, y la proyección matricial indica que estaría reduciendo casi en su totalidad la proporción de individuos en la categoría de semillas, y concentraría a la población en juveniles y adultos. Esto indica que la baja en la producción de semillas impactaría fuertemente porque se reduce el banco de semillas. Brys et al. (2003) corroboraron que la reducción en la producción de las semillas tiene grandes impactos negativos en la estructura poblacional, y que éstos ejercen efectos a largo plazo. Además, sugieren que la estructura poblacional puede ser resultado de la variación en la disponibilidad de semillas (Brys et al. 2003), por lo que la estructura poblacional con escasos de individuos en ciertas tallas no sería el resultado de una limitación de plántulas o bajo reclutamiento, sino de la limitación de semillas. De este modo, la escasez de semillas limita el crecimiento poblacional ya que, aunque se presentaran condiciones favorables para la germinación y el establecimiento no habría disponibilidad de semillas para ambos procesos (Mandujano et al. 2001).

Análisis demográfico

El valor absoluto de la tasa finita de crecimiento indica que la población decrece 7% anualmente, sin embargo, el intervalo de confianza sugiere que se encuentra cercana al equilibrio numérico con tendencia al decrecimiento. Este resultado concuerda con lo reportado para la mayoría de las especies de la familia Cactaceae como *E. ennecanthus* (Aranda- Pineda, 2017), *Thelocactus leucacanthus* ssp. *schmollii* (Fernández- Muñiz, 2017) y *Mammillaria supertexta* (Avendaño, 2007) que presentan poblaciones cercanas al equilibrio numérico (Godínez- Álvarez et al. 2003). No obstante, se ha sugerido no obviar la tendencia, dado que especies amenazadas tienden a proyectar valores de $|\lambda < 1|$ mientras que las especies abundantes tienden a valores $|\lambda > 1|$ (Mandujano et al. 2007). Adicionalmente, la estructura poblacional sugiere escasez de juveniles, baja densidad de

adultos reproductivos y alta mortalidad, lo que en general son indicadores de riesgo para las poblaciones.

El valor reproductivo de los individuos de *E. pentalophus* incrementó con el tamaño, de tal manera que los de mayor tamaño presentaron la contribución reproductiva más alta (fecundidad). Este fenómeno ha sido ampliamente reportado para las especies perennes con ciclos de vida largo como *Larrea tridentata*, *Prosopis glandulosa*, *Coryphantha robbinsorum* y *O. rastrera* (Mandujano et al. 2007). Se sugiere que la alta capacidad reproductiva de los individuos de mayor tamaño se debe que poseen los recursos suficientes para llevar a cabo la reproducción sin comprometer su supervivencia (Franco et al. 1994; Goluvob et al. 1999; Valverde et al. 2004).

El análisis de sensibilidad mostró que el proceso demográfico con mayor impacto sobre lambda es la transición de semilla a juvenil 1, por lo que se considera que el reclutamiento es el cuello de botella demográfico de esta población. Este patrón es común en la familia Cactaceae para la cual se sugiere que el reclutamiento ocurre en pulsos y está asociado a eventos favorables poco frecuentes, que propician la germinación y el establecimiento (Mandujano et al. 2001; Esparza- Olgún, 2004). El análisis de elasticidad sugirió que el proceso demográfico con mayor contribución a la dinámica poblacional de esta especie es la permanencia (supervivencia) de los individuos en todas las categorías de tamaño y coincide con lo reportado en la literatura (Rosas- Barrera y Mandujano, 2002; Godínez-Álvarez et al. 2003).

Con base en los resultados obtenidos se sostiene que *E. pentalophus* comparte aspectos demográficos similares a los de la mayoría de las especies con ciclos de vida largo y cactáceas de tipo columnar, para las cuales los procesos de escaso reclutamiento, la alta mortalidad en las primeras etapas del ciclo de vida y la alta dependencia de la supervivencia de los individuos de mayor tamaño son muy comunes (Mandujano et al. 1996; Godínez-Álvarez et al. 2003; Valverde y Zavala-Hurtado, 2006; Deméneghi-Calatayud et al. 2013).

Efectos del sistema de cruce sobre la dinámica poblacional de *Echinocereus pentalophus*

Para diversas especies con ciclo de vida largo se ha demostrado que la tasa finita de crecimiento es muy poco sensible al reclutamiento sexual y por lo tanto la reproducción sexual tiene una muy baja contribución a la dinámica poblacional, ya que los eventos de reclutamiento suelen ser infrecuentes (Rosas- Barrera y Mandujano, 2002; Godínez-Álvarez et al. 2003; Mandujano et al. 2007), sin restar importancia a la relevancia *per se* de la sexualidad en las angiospermas, sobre todo en las que es su única forma de reclutamiento (Mandujano et al. 2007). Los resultados obtenidos en este trabajo mostraron que los cambios realizados en las entradas de los valores de la fecundidad por los obtenidos con los experimentos de polinización controlada tuvieron efectos reducidos sobre la tasa finita de crecimiento de *E. pentalophus*. De este modo en las simulaciones realizadas por sistema de cruce, las λ obtenidas fueron similares a la de la matriz de transición original **A**, los intervalos de confianza sugirieron que en todos los escenarios demográficos la población podría acercarse al equilibrio numérico (consultar Cuadro 13). Los análisis de elasticidad no fueron muy diferentes de los del modelo original (control), ya que mostraron que la fecundidad constituyó el proceso demográfico con la menor contribución a la dinámica poblacional de esta especie. En este sentido Mandujano et al. (2007) sugirieron que, en ambientes con alta estocasticidad, el establecimiento sexual depende en mayor medida de la heterogeneidad ambiental que de los atributos reproductivos intrínsecos de los individuos y que este patrón reproductivo ha resultado exitoso en un contexto evolutivo ya que, aunque el reclutamiento sexual es esporádico ha resultado suficiente para mantener a las poblaciones cercanas al equilibrio numérico, en presencia de un banco de semillas (Mandujano et al. 1996; 2001; 2007).

Los impactos de la fecundidad pueden verse reflejados en otros componentes de la dinámica poblacional (Mandujano comunicación personal), en *E. pentalophus* se observó que el éxito reproductivo de cada sistema de cruce y por lo tanto la integración potencial de nuevos individuos se ven reflejados en la estructura poblacional (**w**), en la contribución reproductiva (valor reproductivo **v**) y en los análisis de sensibilidad. De este modo, en los sistemas de cruce de polen suplementario, entrecruza y el grupo control la mayor

proporción de individuos estaría formando parte del banco de semillas y el reclutamiento constituiría el proceso más crítico en el ciclo de vida; asimismo, se observó que el valor reproductivo presentó una relación positiva con el tamaño de los individuos. Este comportamiento es similar al reportado para la mayoría de las especies de cactáceas como *Mammillaria dixanthocentron*, *M. parkinsonii*, *M. humboldtii*, y *Stenocactus arrigens* (datos no publicados) (Ramos-López, 2007; Jiménez-Guzmán, 2016; Martínez-Ramos et al. 2016), en las que la supervivencia de los individuos, particularmente la de las plántulas y los adultos reproductivos es la que determina en última instancia la dinámica de sus poblaciones (Mandujano et al. 1996; Rosas- Barrera y Mandujano, 2002; Godínez-Álvarez et al. 2003; Valverde et al. 2004).

Por su parte, en el sistema de autogamia (autopolinización), el valor reproductivo de los adultos fue nulo ya que en este escenario serían incapaces de reproducirse. Esto se reflejó en una reducción casi total de la fecundidad, que a su vez provocó la desaparición de la categoría de semillas y la acumulación de individuos en las categorías de juveniles y adultos; asimismo, las categorías con mayor sensibilidad fueron el banco de semillas y el crecimiento de los juveniles. En este escenario demográfico la alta reducción de la fecundidad impediría la formación de semillas y el reclutamiento de nuevos individuos, de modo que la población no contaría con individuos capaces de reemplazar a los que murieran, provocando su desaparición. Con base en esos resultados se sugiere que la existencia de condiciones que favorecieran la autopolinización como son la pérdida de individuos reproductivos y/o polinizadores, el aislamiento reproductivo a consecuencia de la fragmentación, etc. actuarían como fuertes presiones de selección que comprometerían la sobrevivencia de la población a largo plazo. (Silvertown et al. 1987; Brys et al. 2003; Palacios – Wassenaar et al. 2016).

Análisis de simulación

Las simulaciones realizadas indicaron que *E. pentalophus* presenta una alta dependencia hacia el banco de semillas. Se observó que bajas probabilidades en la permanencia del banco impidieron el aumento de λ , mientras que, para alcanzar el equilibrio numérico sería necesaria la supervivencia e integración de la totalidad de las semillas al banco. Este fenómeno fue mucho más notorio en el escenario de autopolinización ya que en éste los

individuos tendrían un éxito reproductivo nulo ya que *E. pentalophus* es una especie con entrecruza estricta, de modo que cualquier evento que modificara la integración de semillas y/o la permanencia de éstas en el banco tendría efectos considerables sobre λ . En este sistema de cruza se observó que las modificaciones en el reclutamiento ejercieron un efecto muy escaso en lambda, por lo que se sugiere que en la autopolinización la dinámica poblacional estaría determinada por el banco de semillas.

El patrón de un incremento en lambda a consecuencia de la simulación del aumento en el banco de semillas ha sido reportado para otras especies de cactus como *Ariocarpus scaphirostris* (Mandujano et al. 2007), *Astrophytum ornatum* (Zepeda- Martínez, 2010), *Opuntia rastrera* (Montiel y Montaña, 2003) y *T. leucacanthus* ssp. *schmolli* (Fernández-Muñiz, 2017). Se ha propuesto que los bancos de semillas favorecen a las poblaciones al actuar como un “amortiguador” ante eventos de escaso reclutamiento al mantener almacenados a individuos potenciales y que, su principal contribución parece estar relacionada con el mantenimiento de la diversidad genética de la población ya que en el banco se almacenan semillas provenientes de diferentes eventos reproductivos que permiten la coexistencia de varios genotipos a la vez (Roberts, 1981; Brys et al. 2003; Montiel y Montaña, 2003; Mandujano et al. 2007; Peters et al. 2009). Cabe señalar que, pese a su importancia ecológica la formación de bancos de semillas en ambientes áridos puede verse limitada por los elevados niveles de granivoría por parte de roedores, aves y hormigas que reducen en gran proporción la cantidad de semillas que llegan al suelo (Parker et al. 1989; Mandujano et al. 2003; Montiel y Montaña 2003).

Por otro lado, en las simulaciones de los sistemas de cruza de polen suplementario, entrecruza y el grupo control se observó un efecto considerable del reclutamiento sobre la tasa finita de crecimiento. Cuando se simuló una disminución en la transición de semilla a plántula, el valor de lambda disminuyó considerablemente (cerca a 0.9), mientras que el aumento en la probabilidad de esta transición mostró un incremento de λ cercano al 200%. Estos resultados demostraron que el establecimiento de individuos es uno de los eventos más críticos dentro del ciclo de vida de *E. pentalophus*, ya que cambios muy pequeños en su probabilidad de ocurrencia generan efectos considerables sobre la tasa finita de crecimiento. Este proceso es común en la naturaleza ya que para muchas especies de

cactáceas y otras con ciclo de vida largo, la supervivencia de los individuos de menor talla es poco común y limita el crecimiento poblacional; debido a ello suelen presentar curvas de supervivencia tipo III (Kaplan y Meier, 1958) caracterizadas por una alta mortalidad en las primeras etapas del ciclo de vida y por la alta tasa de sobrevivencia de los individuos de mayor tamaño (Silvertown et al. 1987; Rosas- Barrera y Mandujano, 2002). Finalmente, los resultados de este estudio demostraron que *E. pentalophus* comparte atributos demográficos similares a la mayoría de las especies de la familia Cactaceae como son ciclos de vida longevos y de alta complejidad, escasos fenómenos de reclutamiento y una alta dependencia hacia la supervivencia de los individuos, especialmente la de los adultos reproductivos (Mandujano et al. 2001, 2007; Godínez-Álvarez et al. 2003). Sin embargo, este es el primer trabajo que relaciona el sistema de cruce con la dinámica poblacional, se demostró que, aunque la fecundidad ejerce un efecto escaso sobre la dinámica de esta especie, la reproducción sexual es relevante ya el entrecruzamiento es la única vía para la formación de semillas. Esto adquiere relevancia ya que en todos los escenarios simulados *E. pentalophus* presentó una alta dependencia hacia el banco de semillas y al reclutamiento. Con base en estos resultados se sostiene que cualquier evento que modifique ambos procesos tendrá efectos considerables sobre la dinámica poblacional de esta especie.

CONCLUSIONES

- El periodo reproductivo de *E. pentalophus* ocurrió en una temporada específica dentro de la cual la producción de flores y frutos presentó bajos niveles de sincronía (floración cornucopia).
- La única vía de reclutamiento en *E. pentalophus* es sexual, la producción de frutos y semillas (éxito reproductivo) es obligadamente xenógama y dependiente de vectores bióticos (principalmente abejas) que lleven a cabo el flujo de polen.
- *E. pentalophus* presentó una tasa finita de crecimiento cercana al equilibrio con una ligera tendencia al decrecimiento, el valor reproductivo incrementó con tamaño de los individuos, la estructura estable sugirió una acumulación de individuos en la categoría de semillas y el reclutamiento constituyó el cuello de botella demográfico de esta población.

- La permanencia (supervivencia) fue el proceso demográfico con mayor contribución a λ . Por el contrario, el aporte de la fecundidad a λ fue mínimo porque su efecto está íntimamente relacionado con el reclutamiento, razón por la cual no se observó un efecto del sistema de cruce sobre la tasa finita de crecimiento poblacional de esta especie.
- El efecto del sistema de cruce de autogamia (autopolinización), donde se redujo al máximo la fecundidad, afectó principalmente a la permanencia del banco de semillas y a la estructura poblacional. Así, bajos niveles de permanencia de semillas en el banco limitaron el crecimiento de λ ; por su parte, la reducción casi en su totalidad de la categoría de semillas generó un sesgo poblacional hacia los juveniles y adultos. Esto sugiere que *E. pentalophus* tiene una alta dependencia demográfica hacia el banco de semillas.
- Cualquier plan de conservación para esta especie debe contemplar los siguientes aspectos: asegurar la integración de semillas al banco, mantener y/o aumentar las tasas de reclutamiento y de la supervivencia de los individuos de las categorías de menor tamaño (plántulas y juveniles), así como la permanencia de los adultos reproductivos.

Anexo 1

Matriz de transición (**A**) de *Echinocereus pentalophus* con la categoría correspondiente a las plántulas. En negritas se resalta el valor asignado al reclutamiento (entrada a_{21}) y la probabilidad de transición de plántula a juvenil (entrada a_{32}). S= semillas, P= plántulas, J1= juveniles 1, J2= juveniles 2; A1= adultos 1, A2= adultos 2, A3= adultos 3. **w**= estructura estable de tamaños proyectada, **v**= valor reproductivo por categoría.

$$\lambda = 0.93521$$

	S	P	J1	J2	A1	A2	A3	w	v
S	0.42	0	0	44.18	154.29	441.85	629.3	0.9947321	1
P	0.000000001	0.1	0	0	0	0	0	1.191E-09	515204000
J1	0	0.00001	0.8	0.25	0.02	0	0	0.00259062	43030800000000
J2	0	0	0.11	0.62	0.2	0.02	0	0.00134813	52896060000000
A1	0	0	0	0.07	0.63	0.28	0.02	0.00066346	84516060000000
A2	0	0	0	0	0.11	0.57	0.2	0.00036468	105442200000000
A3	0	0	0	0	0.02	0.1	0.77	0.00030104	137870400000000

Matriz de sensibilidad (**S**) de *Echinocereus pentalophus* con la categoría correspondiente a las plántulas. En negritas se resaltan los valores más altos (entradas a_{33} y a_{43}). S= semillas, P= plántulas, J1= juveniles 1, J2= juveniles 2, A1= adultos 1, A2= adultos 2, A3= adultos 3.

	S	P	J1	J2	A1	A2	A3
S	3.12007E-12	0	0	4.2285E-15	2.081E-15	1.1439E-15	9.4424E-16
P	0.001607471	1.92461E-12	0	0	0	0	0
J1	0	1.60747E-07	0.3496564	0.1819565	0.08954725	0	0
J2	0	0	0.4298188	0.2236719	0.1100769	0.06050556	0
A1	0	0	0	0.3573776	0.1758782	0.09667435	0.07980334
A2	0	0	0	0	0.2194256	0.1206109	0.09956261
A3	0	0	0	0	0.2869088	0.1577041	0.1301826

Matriz de elasticidad (**E**) de *Echinocereus pentalophus* con la categoría correspondiente a las plántulas. En color gris se muestra la categoría de tamaño con mayor contribución a λ . CTC= contribución por categoría, corresponde a la suma de los valores de elasticidad de la columna. S= semillas, P= plántulas, J1= juveniles 1, J2= juveniles 2, A1= adultos 1, A2= adultos 2, A3= adultos 3. PD= Contribución proporcional por proceso demográfico a lambda. Pe= permanencia, C= crecimiento, R= retrogresión (achicamiento), F= fecundidad.

	S	P	J1	J2	A1	A2	A3	PD
S	1.40E-12	0	0	2.00E-13	3.43E-13	5.40E-13	6.35E-13	
P	1.72E-12	2.06E-13	0	0	0	0	0	Pe= 0.74
J1	0	1.72E-12	2.99E-01	4.86E-02	1.92E-03	0	0	C= 0.12
J2	0	0	5.06E-02	1.48E-01	2.35E-02	1.29E-03	0	R= 0.12
A1	0	0	0	2.67E-02	1.18E-01	2.89E-02	1.71E-03	F= 0.02
A2	0	0	0	0	2.58E-02	7.35E-02	2.13E-02	
A3	0	0	0	0	6.14E-03	1.69E-02	1.07E-01	
CTC	3.12002E-12	1.92461E-12	0.3496564	0.22367188	0.17587825	0.12061087	0.13018256	

Anexo 2

Matrices de transición y elasticidad obtenidas en los análisis de perturbación por sistema de cruce de *Echinocereus pentalophus* para el periodo 2017-2018. ABS= simulación del aumento en la permanencia del banco de semillas ($a_{11}=0.99$). ARP= simulación del aumento en el reclutamiento al 10 % ($a_{21}= 0.10$). PP= disminución del 25% en la permanencia de los juveniles 1 ($a_{22}=0.25$). **A**= matriz de transición obtenida por simulación. **E**= matriz de elasticidad obtenida por simulación. S= semillas, J1 juveniles 1, juveniles 2, A1= adultos 1, A2= adultos 2, A3= adultos 3. **w**= estructura estable de tamaños proyectada, **v**= valor reproductivo por categoría. CTC= contribución total por categoría a lambda, PD= contribución proporcional por proceso demográfico a la dinámica poblacional.

Entrecruza

Aumento en la permanencia del banco de semillas (ABS): $a_{11}=0.99$.

	S	J1	J2	A1	A2	A3	w	v
A=	0.99	0	15.34	53.57	153.39	218.47	0.9999848	1
S	0.000001	0.8	0.25	0.02	0	0	1.0018E-05	227.4496
J1	0	0.11	0.62	0.2	0.02	0	3.5425E-06	393.3378
J2	0	0	0.07	0.63	0.28	0.02	1.0083E-06	1048.8866
A1	0	0	0	0.11	0.57	0.2	3.9228E-07	1711.146
A2	0	0	0	0.02	0.1	0.77	2.6969E-07	2641.2554
A3								

$\lambda=0.99022$

	S	J1	J2	A1	A2	A3	PD
E=	0.993695558	0	5.45E-05	5.42E-05	6.04E-05	5.91E-05	
S	0.000228299	0.00182977	2.02E-04	4.60E-06	0.00E+00	0	P=0.99
J1	0	0.000435091	8.67E-04	7.96E-05	3.10E-06	0	C= 0.0007
J2	0	0	2.61E-04	6.69E-04	1.16E-04	5.68E-06	R= 0.0005
A1	0	0	0	1.90E-04	3.84E-04	9.26E-05	F= 0.0002
A2	0	0	0	5.35E-05	1.04E-04	5.51E-04	
A3							
CTC	0.993923857	0.002264861	1.38E-03	1.05E-03	6.67E-04	7.08E-04	

Aumento en el reclutamiento de juveniles 1 (ARP): $a_{21}=0.10$

	S	J1	J2	A1	A2	A3	w	v
S	0.42	0	15.34	53.57	153.39	218.47	0.79902251	1
J1	0.10	0.8	0.25	0.02	0	0	0.1694108	8.930171
J2	0	0.11	0.62	0.2	0.02	0	0.02778849	41.648453
A1	0	0	0.07	0.63	0.28	0.02	0.00306266	161.293507
A2	0	0	0	0.11	0.57	0.2	0.00050901	340.153876
A3	0	0	0	0.02	0.1	0.77	0.00020654	533.549807

$\lambda=1.31301$

	S	J1	J2	A1	A2	A3	PD
S	0.06018668	0	0.07645087	2.94E-02	1.40E-02	0.00809252	
J1	0.12797079	0.2170616	0.01112646	9.81E-05	0	0	P= 0.49
J2	0	0.1391953	0.12869084	4.58E-03	7.60E-05	0	C= 0.35
A1	0	0	0.05626936	5.58E-02	4.12E-03	0.00011949	R= 0.02
A2	0	0	0	2.06E-02	1.77E-02	0.00251998	F= 0.12
A3	0	0	0	5.86E-03	4.87E-03	0.01521801	
CTC	0.18815747	0.3562569	0.27253753	1.16E-01	4.08E-02	0.02595001	

Disminución de la permanencia de juveniles 1 (PP): $a_{22}=0.25$

$\lambda=0.90770$

	S	J1	J2	A1	A2	A3	w	v
S	4.20E-01	0	15.34	53.57	153.39	218.47	0.99454602	1
J1	1.00E-06	0.25	0.25	0.02	0	0	0.00055077	487707.7
J2	0	0.11	0.62	0.2	0.02	0	0.00132535	2916082.6
A1	0	0	0.07	0.63	0.28	0.02	0.0014956	10243387
A2	0	0	0	0.11	0.57	0.2	0.00108046	15979177.2
A3	0	0	0	0.02	0.1	0.77	0.00100182	24696674.1

	S	J1	J2	A1	A2	A3	PD
E=	S	7.4874E-06	0	3.6443E-07	1.4361E-06	2.9707E-06	3.9232E-06
	J1	8.6944E-06	0.00120372	0.00289658	0.00026149	0	0
	J2	0	0.00316677	0.04295144	0.0156351	0.00112952	0
	A1	0	0	0.01703444	0.1730035	0.05554762	0.0036789
	A2	0	0	0	0.04712137	0.1763978	0.05738896
	A3	0	0	0	0.01324156	0.04783021	0.3414862
	CTC	1.6182E-05	0.00437049	0.06288283	0.24926446	0.28090812	0.40255798

Polen suplementario

Aumento en la permanencia del banco de semillas (ABS): $a_{11}=0.99$.

$$\lambda = 0.99022$$

	S	J1	J2	A1	A2	A3	w	v	
A=	S	0.99	0	15.43	53.88	154.32	219.78	0.9999848	1
	J1	0.000001	0.8	0.25	0.02	0	0	1.0018E-05	228.7909
	J2	0	0.11	0.62	0.2	0.02	0	3.5424E-06	395.6602
	A1	0	0	0.07	0.63	0.28	0.02	1.0082E-06	1055.1008
	A2	0	0	0	0.11	0.57	0.2	3.9227E-07	1721.3575
	A3	0	0	0	0.02	0.1	0.77	2.6968E-07	2657.0255

	S	J1	J2	A1	A2	A3	PD
E=	S	0.99365864	0	5.4862E-05	5.4525E-05	6.0759E-05	5.949E-05
	J1	0.00022964	0.00184046	0.00020337	4.6306E-06	0	0
	J2	0	0.00043763	0.0008722	8.008E-05	3.1156E-06	0
	A1	0	0	0.0002626	0.00067267	0.00011632	5.7119E-06
	A2	0	0	0	0.00019162	0.00038631	9.3188E-05
	A3	0	0	0	5.3777E-05	0.00010461	0.00055379
	CTC	0.99388828	0.00227809	0.00139303	0.0010573	0.00067111	0.00071218

Aumento en el reclutamiento de juveniles 1 (ARP): $a_{21}=0.10$

$\lambda=1.371143$

	S	J1	J2	A1	A2	A3	w	v
S	0.68	0.00	15.43	53.88	154.32	219.78	0.82	1.00
J1	0.10	0.80	0.25	0.02	0.00	0.00	0.15	6.91
J2	0.00	0.11	0.62	0.20	0.02	0.00	0.02	35.89
A1	0.00	0.00	0.07	0.63	0.28	0.02	0.00	139.96
A2	0.00	0.00	0.00	0.11	0.57	0.20	0.00	301.16
A3	0.00	0.00	0.00	0.02	0.10	0.77	0.00	470.46

A=

E=

	S	J1	J2	A1	A2	A3	PD
S	0.1267244	0	0.08117735	0.02845056	0.01237928	0.00679384	
J1	0.128801	0.1932465	0.00909027	7.299E-05	0	0	
J2	0	0.1379643	0.11705255	0.00378978	5.7574E-05	0	P= 0.50
A1	0	0	0.05154402	0.04656021	0.00314371	8.653E-05	C= 0.34
A2	0	0	0	0.01749259	0.01377039	0.0018619	R= 0.018
A3	0	0	0	0.00496835	0.00377392	0.01119791	F= 0.12
CTC	0.2555254	0.3312108	0.2588642	0.10133447	0.03312487	0.01994018	

Disminución de la permanencia de juveniles 1 (PP): $a_{22}=0.25$

$\lambda=0.90771$

	S	J1	J2	A1	A2	A3	w	v
S	0.68	0.00	15.43	53.88	154.32	219.78	1.00	1.00
J1	0.00	0.25	0.25	0.02	0.00	0.00	0.00	227716.80
J2	0.00	0.11	0.62	0.20	0.02	0.00	0.00	1361574.10
A1	0.00	0.00	0.07	0.63	0.28	0.02	0.00	4782901.60
A2	0.00	0.00	0.00	0.11	0.57	0.20	0.00	7461212.30
A3	0.00	0.00	0.00	0.02	0.10	0.77	0.00	11531784

A=

E=

	S	J1	J2	A1	A2	A3	PD
S	5.593E-05	0	7.8546E-07	3.0934E-06	6.3999E-06	8.4509E-06	
J1	1.873E-05	0.00120803	0.00289796	0.00026148	0	0	P= 0.73
J2	0	0.00317816	0.04297243	0.01563426	0.00112933	0	C= 0.12
A1	0	0	0.01704302	0.1729968	0.0555393	0.00367819	R= 0.13
A2	0	0	0	0.04712032	0.1763743	0.05737889	F= 0.00001
A3	0	0	0	0.01324136	0.04782417	0.3414287	
CTC	7.4659E-05	0.00438619	0.06291419	0.24925731	0.2808735	0.40249423	

Autopolinización

Aumento en la permanencia del banco de semillas (ABS): $a_{11}=0.99$.

$\lambda = 0.99$

	S	J1	J2	A1	A2	A3	w	v	
A=	S	0.99	0	1E-09	1E-09	1E-09	1E-09	1	1
	J1	1E-13	0.8	0.25	0.02	0	0	1.0051E-12	5.2384E-09
	J2	0	0.11	0.62	0.2	0.02	0	3.5576E-13	9.0481E-09
	A1	0	0	0.07	0.63	0.28	0.02	1.0141E-13	1.4832E-08
	A2	0	0	0	0.11	0.57	0.2	3.9498E-14	1.7999E-08
	A3	0	0	0	0.02	0.1	0.77	2.7172E-14	2.2256E-08

	S	J1	J2	A1	A2	A3	PD	
E=	S	1	0	3.5936E-22	1.0243E-22	3.9897E-23	2.7447E-23	
	J1	5.2913E-22	4.2546E-21	4.7061E-22	1.0731E-23	0	0	P=0.99999
	J2	0	1.0105E-21	2.0159E-21	1.8536E-22	7.2199E-24	0	C <0.0001
	A1	0	0	3.7309E-22	9.571E-22	1.6569E-22	8.1416E-24	R <0.0001
	A2	0	0	0	2.028E-22	4.0931E-22	9.8801E-23	F <0.0001
	A3	0	0	0	4.5594E-23	8.8795E-23	4.7036E-22	
	CTC	1	5.2651E-21	3.219E-21	1.504E-21	7.1091E-22	6.0475E-22	

Aumento en el reclutamiento de juveniles 1 (ARP): $a_{21}=0.10$

$\lambda = 0.93521$

	S	J1	J2	A1	A2	A3	w	v	
A=	S	1.00E-09	0	1.00E-09	1.00E-09	1.00E-09	5.4343E-10	1	
	J1	1.00E-01	0.8	2.50E-01	2.00E-02	0	0	0.4917724	9.352186
	J2	0	0.11	6.20E-01	2.00E-01	2.00E-02	0	0.2559118	11.496273
	A1	0	0	7.00E-02	6.30E-01	2.80E-01	2.00E-02	0.1259433	18.368471
	A2	0	0	0	1.10E-01	5.70E-01	2.00E-01	0.06922677	22.916497
	A3	0	0	0	2.00E-02	1.00E-01	7.70E-01	0.05714575	29.964346

	S	J1	J2	A1	A2	A3	PD
S	4.4177E-20	0	2.0804E-11	1.0238E-11	5.6276E-12	4.6455E-12	
J1	4.1315E-11	0.29910131	0.04864009	0.001915	0	0	P= 0.74
J2	0	0.05055509	0.1482825	0.02354036	0.00129393	0	C=0.12
A1	0	0	0.02674929	0.1184785	0.02894384	0.00170662	R= 0.12
A2	0	0	0	0.02580874	0.07351029	0.02129184	F<0.00001
A3	0	0	0	0.00613565	0.01686281	0.1071841	
CTC	4.1315E-11	0.3496564	0.22367188	0.17587825	0.12061087	0.13018256	

Disminución de la permanencia de juveniles 1 (PP): $a_{22}= 0.25$

$\lambda= 0.90769$

	S	J1	J2	A1	A2	A3	w	v
S	1.00E-09	0	1.00E-09	1.00E-09	1.00E-09	1.00E-09	9.9074E-10	1
J1	1.00E-13	0.25	2.50E-01	2.00E-02	0	0	0.1007042	9.077E+12
J2	0	0.11	6.20E-01	2.00E-01	2.00E-02	0	0.2429862	5.4272E+13
A1	0	0	7.00E-02	6.30E-01	2.80E-01	2.00E-02	0.274328	1.9064E+14
A2	0	0	0	1.10E-01	5.70E-01	2.00E-01	0.1982006	2.9739E+14
A3	0	0	0	2.00E-02	1.00E-01	7.70E-01	0.1837811	4.5962E+14

	S	J1	J2	A1	A2	A3	PD
S	5.20222E-33	0	1.2759E-24	1.4405E-24	1.0407E-24	9.65E-25	
J1	4.72205E-24	0.00119994	0.00289529	0.0002615	0	0	P= 0.734
J2	0	0.00315679	0.04293177	0.01563528	0.00112964	0	C= 0.12
A1	0	0	0.01702642	0.1730033	0.05555291	0.00367938	R= 0.13
A2	0	0	0	0.04712065	0.1764121	0.0573957	F <0.0001
A3	0	0	0	0.01324128	0.0478338	0.3415242	
CTC	4.72205E-24	0.00435673	0.06285348	0.24926201	0.28092845	0.40259928	

Control

Aumento en la permanencia del banco de semillas (ABS): $a_{11}=0.99$.

$\lambda= 1.00010$

	S	J1	J2	A1	A2	A3	w	v	
A=	S	0.99	0	44.18	154.29	441.85	629.3	0.9947147	1
	J1	0.000001	0.8	0.25	0.02	0	0	0.00260336	515352.6
	J2	0	0.11	0.62	0.2	0.02	0	0.00135238	634130
	A1	0	0	0.07	0.63	0.28	0.02	0.00066407	1015602.8
	A2	0	0	0	0.11	0.57	0.2	0.00036462	1269064.2
	A3	0	0	0	0.02	0.1	0.77	0.00030083	1661626.3

	S	J1	J2	A1	A2	A3	PD
E=	S	0.99742	0.00000	0.00003	0.00003	0.00003	
	J1	0.00011	0.00074	0.00008	0.00000	0.00000	P= 0.99
	J2	0.00000	0.00019	0.00035	0.00003	0.00000	C< 0.0001
	A1	0.00000	0.00000	0.00011	0.00027	0.00004	R< 0.0001
	A2	0.00000	0.00000	0.00000	0.00008	0.00015	F< 0.001
	A3	0.00000	0.00000	0.00000	0.00002	0.00004	
	CTC	0.99752	0.00093	0.00057	0.00043	0.00027	0.00028

Aumento en el reclutamiento de juveniles 1 (ARP): $a_{21}=0.10$

$\lambda= 1.23151$

	S	J1	J2	A1	A2	A3	w	v	
A=	S	0.42	0	44.18	154.29	441.85	629.3	0.75912115	1
	J1	0.10	0.8	0.25	0.02	0	0	0.19765762	8.115178
	J2	0	0.11	0.62	0.2	0.02	0	0.03714176	31.834941
	A1	0	0	0.07	0.63	0.28	0.02	0.00476115	123.554829
	A2	0	0	0	0.11	0.57	0.2	0.00091396	248.380775
	A3	0	0	0	0.02	0.1	0.77	0.00040436	411.462482

		S	J1	J2	A1	A2	A3	PD
E=	S	0.99742	0.00000	0.00003	0.00003	0.00003	0.00003	
	P	0.00011	0.00074	0.00008	0.00000	0.00000	0.00000	P= 0.99
	J	0.00000	0.00019	0.00035	0.00003	0.00000	0.00000	C<
	A1	0.00000	0.00000	0.00011	0.00027	0.00004	0.00000	R<
	A2	0.00000	0.00000	0.00000	0.00008	0.00015	0.00004	F< 0.001
	A3	0.00000	0.00000	0.00000	0.00002	0.00004	0.00022	
CTC		0.99752	0.00093	0.00057	0.00043	0.0002654	0.00028	

Disminución de la permanencia de juveniles 1 (PP): $a_{22}= 0.25$

$\lambda= 0.90770$

		S	J1	J2	A1	A2	A3	w	v
A=	S	0.42	0	44.18	154.29	441.85	629.3	0.99100117	1
	J1	0.000001	0.25	0.25	0.02	0	0	0.00090774	487704.6
	J2	0	0.11	0.62	0.2	0.02	0	0.0021867	2916050
	A1	0	0	0.07	0.63	0.28	0.02	0.00246805	10243227.6
	A2	0	0	0	0.11	0.57	0.2	0.00178305	15978836.2
	A3	0	0	0	0.02	0.1	0.77	0.00165329	24696130.4

		S	J1	J2	A1	A2	A3	PD
E=	S	0.05718598	0	0.05855723	0.02753191	0.01441424	0.00999051	
	J1	0.1104939	0.2301605	0.01351543	0.0001386	0	0	P= 0.53
	J2	0	0.1241479	0.13148839	0.0054372	0.00010437	0	C= 0.32
	A1	0	0	0.05761684	0.06647244	0.00567117	0.00017922	R= 0.02
	A2	0	0	0	0.023332	0.02320853	0.00360283	F=0.11
	A3	0	0	0	0.00702751	0.00674505	0.02297825	
CTC		0.16767988	0.3543084	0.26117789	0.12993967	0.05014336	0.03675081	

LITERATURA CITADA

- Alcorn, S.M. y Kurtz, E. 1959. Some factors affecting the germination of seed of the saguaro cactus (*Carnegiea gigantea*). *American Journal Botany*. **46**: 526-529.
- Anderson, E. 2001. The cactus family. Timber Press. Estados Unidos
- Aranda- Pineda J. 2017. Efecto de la supervivencia de plántulas y del banco de semillas en la dinámica poblacional de una cactácea endémica del desierto chihuahuense. Tesis de maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Aranda-Pineda J. 2015. Establecimiento de plántulas de *Echinocereus ennecanthus* en la Reserva de la Biósfera de Mapimí, Durango, México. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Ciencias. México.
- Argueta-Guzmán, M. P., Barrales-Alcalá, D. A., García-Pérez, A., Golubov, J. y Mandujano M. C. 2013. Sistema reproductivo y visitantes florales de *Zephyranthes carinata* Herb (Asparagales: Amaryllidaceae). *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. **58**: 100-117.
- Arias, S. 1993. Cactáceas: conservación y diversidad en México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*. **44**:109-115
- Arias, S., Guzmán, U., Mandujano, M.C., Soto, G. M. y Golubov. J. 2005. Las especies mexicanas de cactáceas en riesgo de extinción I: Una comparación entre listados NOM -059 -ECOL -2001 México, la lista roja UINC y CITES. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. **50**: 100 -125.
- Arroyo-Pérez, E. 2014. Características de la Historia de Vida de *Ariocarpus kotschoubeyanus* (CACTACEAE) en el Estado de Querétaro. Tesis de maestría. Universidad Autónoma Metropolitana. México.
- Avendaño, T. 2007. Dinámica poblacional de *Mammillaria supertexta* Mart ex Pfeiff. En el Valle de Cuicatlán, Oaxaca, México. Tesis de maestría. Instituto Politécnico Nacional. Centro interdisciplinario de investigación para el desarrollo integral regional, unidad Oaxaca. Oaxaca. México

- Barret S.C. H. y Harder, L. D. 2006. David G. Lloyd and the evolution of floral biology: from natural history to strategic analysis. En Barret SCH & Harder LD (Ed). *Ecology and Evolution of Flowers*. Oxford University Press. Oxford.
- Barret, S. 2002. The evolution of plant sexual diversity. *Nature*. **3**:274 -284.
- Barrett, S.C.H. y Eckert, C.G. 1990. Variation and evolution of mating systems in seed plants. En: *Biological approaches and evolutionary trends in plants*. Ed. S. Kawano. Academic Press. Tokyo.
- Benson, L. 1982. *The Cactus the United States and Canada*. Stanford University Press. Estados Unidos.
- Bowers, J. E. y Dimmit, M.A. 1994. Flowering phenology of six woody plants in the northern Sonoran Desert. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. **121**: 215- 229
- Bowers, J.E. 2000. Does *Ferocactus wislizeni* (Cactaceae) have a between- year seed bank? *Journal of Arid Enviroments*. **45**: 197-205.
- Bravo- Hollis, H. 1978. *Las cactáceas de México*. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Briseño- Sánchez, M.I. 2016. Estructura poblacional y biología de la reproducción de *Lophophora diffusa* (Croizat) Bravo (Cactaceae) en Querétaro, México. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. México.
- Brys, R., Jacquemyn, H., Endels, P., Hermy, M. y De Blust, G. 2003. The relationship between reproductive success and demographic structure in remnant populations of *Primula veris*. *Acta Oecologica*. **24**:247- 253.
- Burd, M. 1994. Bateman's principle and plant reproduction: The role of pollen limitation in fruit and seed set. *The Botanical Review*. **60**: 83- 139.
- Bustamante, E. y A. Búrquez. 2005. Fenología y biología reproductiva de cactáceas columnares. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. **50**(3): 68-88.
- Camacho-Velázquez, A., Ríos-Carrasco, S. y Vázquez -Santana, S. 2016. Biología reproductiva de la subfamilia Cactoideae (Cactaceae). *Cactáceas y suculentas mexicanas*. **61**(4):100-127

- Carrillo-Ángeles, I. G., Mandujano, M.C. y Golubov, J. 2011. Influences of the genetic neighborhood on ramet reproductive success in a clonal desert cactus. *Population Ecology*. **53**:449–458.
- Caswell, H. 1989. Matrix population models. Sinauer Sunderland. Estados Unidos.
- Caswell, H. 2001. Matrix populations models: construction, analysis and interpretation. 2^a Ed. Sinauer Associates. Estados Unidos.
- Charlesworth, D. y Charlesworth, B. 1979. The evolution and breakdown of S-allele systems. *Heredity*. **43**:41–55
- Cohen, D. 1966. A general model of optimal reproduction in a randomly varying environment. *Journal Ecology*. **56**: 219–228
- Colaço, M.A., Fonseca, R., Lambert, S.M., Costa, S.B., Machado, C.G. y Borba, E.L. 2006. Reproductive biology of *Melocactus glaucescens* Buining & Brederoo and *M. paucispinus* G. Heimen & R. Paul (Cactaceae), in the Chapada Diamantina, northeastern Brazil. *Brazilian Journal Botany*. **29**:239-249.
- Consejo de Ciencia y Tecnología Del Estado de Querétaro. 2017. *Boletín informativo CONCYTEQ*.
- Contreras, C. y Valverde, T. 2002. Evaluation of the conservation status of a rare cactus (*Mammillaria crucigera*) through the análisis of its population dynamics. *Journal of Arid Environments*. **51**: 89 – 102.
- Crawley, M. 1993. GLIM for Ecologists (Ecological Methods and Concepts). Blackwell. Londres.
- Cruden, R. 1977. Polen /ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution*. **31**:32 -46.
- Dafni A. 1992. Pollination Ecology. A Practical Approach. Oxford University Press, Oxford.
- Damián-Domínguez, M. de J., Zenón Cano-Santana, Z. y Castellanos-Vargas, I. 2009. Fenología reproductiva de *Habranthus concolor* y *H. aff. concolor* (Amaryllidaceae) y su relación con la lluvia. 31 de mayo de 2019.
URL:http://www.repsa.unam.mx/documentos/DamiaDominguez_et_al_2009_Habranthus_concolor.pdf

- de Kroon, H., Plaiser, H., van Groenendael, J.M. y Caswell, H. 1986. Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology*. **67**: 1427-1431.
- De Viana, M.L. 1999. Seed production and seed Banks of *Trichocereus pasacana* (Cactaceae) in northwestern Argentina. *Tropical Ecology*. **40**: 79-84.
- Del Castillo, R. F. 1994. Polinización y otros aspectos de la biología floral de *Ferocactus histrix*. *Cactáceas y suculentas mexicanas*. **39**: 36-43.
- Deméghi- Calatayud, A.P., Navarro-Carbajal, M.C. y Saldívar, S. 2013. Dinámica poblacional de *Mammillaria pectinifera*, en el municipio de Santa Clara Huitziltepec, Puebla, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. **59**:68-81.
- Esparza-Olguín, L. G. 2004. ¿Qué sabemos de la rareza en especies vegetales? Un enfoque genético- demográfico. *Boletín de la Sociedad Botánica Mexicana*. **75**: 17-32.
- Fernández- Muñiz, T. Y. 2017. Dinámica poblacional y evaluación del estado de conservación de un cactus endémico del desierto Chihuahuense. Tesis de maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Ferrer, M., Durán, R., Méndez, M., Dorantes, A. y Dzib, G. 2011. Dinámica poblacional de genets y ramets de *Mammillaria gaumeri* cactácea endémica de Yucatán. *Boletín de la Sociedad Botánica Mexicana*. **89**: 83-105.
- Flores- Martínez, A., Manzanero, G., Golubov, J. y Mandujano, M. C. 2013. Biología floral de *Mammillaria huitzilopochtli*, una especie rara que habita en acantilados. *Botanical Sciences*.**91**: 349-356.
- Flores, M., Alarcón, E. J., Zárate, R., Rengifo, A.M., Flores, J., Ruiz, J. y Mozombite, L. F. 2015. Floración y fructificación de diez especies de plantas del Centro de Investigación y Enseñanza Forestal (CIEFOR), Puerto Almendra, Loreto, Perú. *Folia Amazónica*. **24** (2) 2015: 101 – 114.
- Franco, A. C. y Nobel, P. S. 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal Ecology*. **77**: 870–886.
- Franco, A. C. y Nobel, P.S. 1990. Interactions between seedlings of *Agave deserts* and the nurse plant *Hilaria rígida*. *Ecology*. **69** 1731-1740.
- Franco, A.C., de Soyza A.G., Virginia, R.A., Reynolds, J.F. y Whitford, W. G. 1994. Effects of plant size and water relations on gas exchange and growth of the desert shrub *Larrea tridentata*. *Oecologia*. **97**:171–178.

- Galicia- Pérez, A. 2013. Estudios sobre los sistemas de autoincompatibilidad presentes en *Opuntia tomentosa* Salm -Dick Cactaceae. Tesis de maestría. Universidad Autónoma Metropolitana Ciudad de México. México.
- García Morales, E., Carrillo-Ángeles, I. G., Golubov, J., Piñero, D. y Mandujano, M.C. 2018. Influence of fruit dispersal on genotypic diversity and migration rates of a clonal cactus from the Chihuahuan Desert. *Ecology and Evolution*. **8**:12559–12575.
- García- Naranjo, A. y Mandujano, M.C. 2010. Patrón de distribución espacial y nodricismo del peyote (*Lophophora williamsii*) en Cuatrociénegas, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. **55**: 36-55.
- Gentry, A. H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica*. **6**: 64-68.
- Gibson, A.C. y Nobel, P.S. 1986. The cactus primer. Harvard University Press. Estados Unidos.
- Godínez-Álvarez H., Valverde T. y Ortega- Baes P. 2003. Demographic trends in the Cactaceae. *The Botanical Review*. **69**:173-203.
- Goettsch, B., Hilton-Taylor, C., Cruz-Piñon, G., Duffy, J.P., Frances, A., Hernández, H.M., Inger, R., Pollock, C., Schipper, J. y Superina, M. 2015. High proportion of cactus species threatened with extinction. *Nature plants* **1**: 15142.
- Golubov, J., Mandujano, M. C., Franco, M, Montaña, C., Eguiarte, L.E., López-Portillo, J. 1999. Demography of the invasive woody perennial *Prosopis glandulosa* (honey mesquite). *Journal Ecology*. **87**:955–962
- Gonzales, E. M. y Navarro, M. C. 2011. Fenología reproductiva de *Ferocactus robustus* en San Mateo Tlaíxpan, Tecamachalco, Puebla, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. **56**: 100-111.
- Grant, V., Grant, K.A. y Hurd, P.D. 1979. Pollination of *Opuntia lindheimeri* and related species. *Plant Systematic and Evolution*. **132**: 313–320.
- Gremer, J. R. y Lawrence Venable-D. 2014. Bet hedging in desert winter annual plants: optimal germination strategies in a variable environment. *Ecology Letters*. **17** (3): 380-387.

- Guitián, J., Sánchez, J.M. y Rodríguez-Guitián, M. 1992. Fenología de la floración en un área mediterránea del noroeste ibérico: contrastes con áreas eurosiberianas próximas. *Lazaroa*. **13**:111-119.
- Guzmán-Cruz, U., Arias, S. y Velázquez, Dávila, P. D. 2003. *Catálogo de Cactáceas Mexicanas*. Universidad Nacional Autónoma de México y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.
- Hedrick. P. W. 1983. *Genetics of populations*. Science Book Interbational. Estados Unidos.
- Hernández-Oria J.G., Chávez-Martínez, R., Galindo-Sotelo, G., Hernández-Martínez, M.M., Lagunas-Solís, G., Martínez-Romero, R., Mendoza-Aguilar, T., Sánchez-Hernández, J.L. y Sánchez-Martínez, E. 2003. Evaluación de aspectos ecológicos de una nueva población de *Mammillaria mathildae* Kraehenbuehl y Krainz en Querétaro. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **48**:100-110.
- Hopkins, B. 1954. A new method of determining the type of distribution of plant individuals. *Annals of Botany*. **18**: 213-227.
- Janzen, D. H. 1976. Why bamboos wait so long to flower. *Annual Review Ecology Systems*. **7**:347-391.
- Jiménez, C.L. 2008. Estudios sobre la biología y demografía de *Echinocactus platyacanthus* Link et Otto, em Zapotitlán de las Salinas, Puebla. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F.
- Jiménez-Durán, K. y Cruz-García, F. 2011. Sexual incompatibility, a genetic mechanism that prevents self-fertilization and contributes to plant diversity. *Revista Fitotécnica Mexicana*. **34**:1-9.
- 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 de licenciatura Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Kalisz, S. 1989. Fitness consequences of mating system, seed weight, and emergence date in a winter annual, *Collinsia verna*. *Evolution*. **43** (6): 1263-1272.
- Kaplan, E. L. y Meier, P. 1958. Nonparametric Estimation from Incomplete Observations. *Journal of the American Statistical Association*. **53** (2): 457-481

- Kearns, C. e Inouye, D. 1993. *Techniques for Pollination Biologist*. University Press of Colorado. Estados Unidos.
- Krebs, C.J. 1985. *Ecología: Estudio de la distribución y abundancia*. Harla, 2ª Ed. México
- Krebs, C.J. 1989. *Ecological methodology*. Harper y Row. Nueva York.
- Larson, B.M.H. y Barrett S.C.H. 2000. A comparative analysis of pollen limitation in flowering plants. *Biological Journal of the Linnaean Society*. **69**: 503- 520.
- Lefkovich, L. 1965. The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics*. **21**:1-18.
- Lloyd D. G. 1992. Self and cross-fertilization in plants. II. The selection of self-fertilization. *International Journal Plants Science*. **153**:370-80.
- Mandujano, M. C., Montaña, C. y Eguiarte, L. 1996. Reproductive ecology and breeding depression in *Opuntia rastrera* (Cactaceae) in the Chihuahuan Desert: why are sexually derived recruitments so rare? *American Journal Botany*. **83**: 63-70.
- Mandujano, M. C., Montaña, M., Franco, Golubov, J. y Flores-Martínez, A. 2001. Integration of demographic annual variability in a clonal desert cactus. *Ecology*. **82**: 344–359.
- Mandujano, M.C., Carrillo- Ángeles I., Martínez- Peralta, C. y Golubov J. 2010. Reproductive biology of Cactaceae. En: Ramawat K. G. (Ed.). *Desert Plant: biology and biotechnology*. Springer- Verlag. Berlín.
- Mandujano, M.C., Verhulst, J. A. M., Carrillo-Ángeles, I.G. y Golubov, J. 2007. Populations dynamics of *Ariocarpus scaphirostris* Bödeker (Cactaceae): evaluating the status of threatened species. *International Journal of Plant Sciences*. **68** (7): 1035-1044.
- Marquis, R.J. 1988. Phenological variation in the neotropical understory shrub *Piper arieicranum*: causes and consequences. *Ecology*. **59**: 1552-1565.
- Martínez- Mendoza, D. y López, F. M. 2000. Estudio ecológico y propagación sexual y asexual de *Mammillaria oteroi*. Memoria de Residencia Profesional. Instituto tecnológico Agropecuario de Oaxaca. Oaxaca, México.
- Martínez- Peralta, C. y Mandujano, M. C. 2012. Biología de la polinización y fenología reproductiva del género *Ariocarpus* Scheidweiler (Cactaceae). *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. **57**: 114-127.

- Martínez-Peralta, C., Molina-Freaner, F., Golubov, J., Vázquez-Lobo, A. y Mandujano M.C. 2014. A comparative study of the reproductive traits and morphology of a genus of geophytic cacti. *International Journal of Plant Sciences*. **175** (6):663–680.
- Martínez-Ramos L. M, Mejía Rojas M., Rojas-Aréchiga M., y Mandujano M. C. 2017. La hercogamia como indicador del sistema reproductivo de *Thelocactus leucacanthus* spp. *schmollii*. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. **62**(1): 13-22.
- Martínez-Ramos, M., Arroyo Cosultchi, G., Mandujano, M.C., Golubov, J. 2006. Dinámica poblacional de *Mammillaria humboldtii* una cactácea endémica de Hidalgo, México. *Botanical Sciences*. **94**(2): 199-208.
- Matías-Palafox, M. L., Jiménez-Sierra, C. L., Golubov, J. y Mandujano, M.C. 2017. Reproductive ecology of the threatened "star cactus" *Astrophytum ornatum* (Cactaceae): a strategy of continuous reproduction with low success. *Botanical Sciences*. **95** (2): 1-14, 2017. DOI: 10.17129/botsci.780.
- Mc Cullagh, P. y Nelder, J. A., 1989. Generalized Linear Models. 2ª Ed. Chapman y Hall. Londres.
- McFarland, J.D., Kevan, P.G. y Lane, M.A. 1989. Pollination biology of *Opuntia imbricata* (Cactaceae) in southern Colorado. *Canadian Journal of Botany*. **67**: 24-28.
- Méndez, M., Durán, R., Dorantes, A., Dzib, G., Simá, L., Sima, P. y Orellana, R. 2005. Floral demography and reproductive system of *Pterocereus gaumeri*, a rare columnar cactus endemic to Mexico. *Journal of Arid Environments*. **62**: 363–376
- Menges, E. 1990. Population Viability Analysis for an Endangered Plant. *Conservation Biology*. **4**: 52-62.
- Montiel, S. y Montaña, C. 2003. Seed banks of the desert cactus *Opuntia rastrera* in two habitats from the Chihuahuan Deserts. *Plant Ecology*. **166**: 241-248.
- Nassar, J. M. y Ramírez, N. 2004. Reproductive biology of the melon cactus, *Melocactus curvispinus* (Cactaceae). *Plant Systematics and Evolution*. **248**:31-44.
- Nassar, J.M., Ramirez, N. y Linares, O. 1997. Comparative pollination biology of Venezuelan columnar cacti and the role of nectar feeding bats in their sexual reproduction. *American Journal Botany*. **84**:918-918.

- Negrón- Ortiz, V. 1998. Reproductive biology of a rare cactus, *Opuntia spinosissima* (Cactaceae), in the Florida Keys: why is seed set very low? *Sexual Plant Reproduction*. **11**(4): 208-212.
- Noriega, L.A., Preciado, R., Enríquez, E. A., Terrón, D.A. y Covarrubias, J. 2011. Fenología, crecimiento y sincronía floral de los progenitores del híbrido de maíz QPM H-374C. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*. **2** (4): 489-500.
- Ollerton, J. y Lack, A. 1998. Relationships between flowering phenology, plant size and reproductive success in *Lotus corniculatus* (Fabaceae). *Plant Ecology*. **139**: 35–47.
- Ornduff, R. 1969. Reproductive biology in relation to systematics. *Taxon*. **18**:121-123
- Ortega-Baes, P. y Rojas-Aréchiga, M. 2007. Seed germination of *Trichocereus terscheckii* (Cactaceae): light, temperature and gibberellic acid effects. *Journal of Arid Environments*. **69**: 169-176.
- Palacios- Wassenaar, O., Castillo- Campos, G. y Vázquez- Torres S.M. 2016. Análisis de la estructura poblacional como indicador rápido del estado de conservación de especies arbóreas amenazadas. El caso de *Resinanthus aromaticus* en el centro de Veracruz, México. *Botanical Sciences*. **94** (2):1-12.
- Parker, V. T., Simpson, R.L. y Leck, M.A. 1989. Patterns and process in the dynamics of seed banks. En Leck M.A., Parker V.T. y Simpson R.L. (Ed.). *Ecology of Soil Seed Banks*. Academic Press, Nueva York.
- Peters, E. M., Martorell, C. y Ezcurra E. 2009. The adaptative value of cued seed dispersal in desert plants: seed retention and release in *Mammillaria pectinifera* (Cactaceae), a small globose cactus. *American Journal of Botany*. **96**:1-6
- Pimenta-Barrios, E. y Nobel, P.S. 1995. Reproductive characteristics of pitayo (*Stenocereus queretaroensis*) and their relationships with soluble sugars and irrigation. *Journal of American Society of Horticultural Science*. **120**: 1082-1086.
- Piña, H., Montaña, C. y Mandujano, M. C. 2007. Fruit abortion in the Chihuahuan-Desert endemic cactus *Opuntia microdasys*. *Plant Ecology*. **193**:305-313.
- Plasencia López, L. M. T. 2003. Biología reproductiva de *Opuntia bradtiana* (Cactaceae) en Cuatro Ciénegas, Coahuila. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Ciencias. México.

- Primack, R. B. 1985. Longevity of individual flowers. *Annual Review Ecology and Systematics*. **16**: 15-37.
- R Core Team. 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Ramos-López, A. 2007. Estudio poblacional de *Mammillaria dixanthocentron* Backeb ex Mottrem, en el Valle de Cuicatlán, Oaxaca. Tesis de maestría. Instituto Politécnico Nacional. Centro interdisciplinario de investigación para el desarrollo integral regional, unidad Oaxaca. Oaxaca, México
- Rathcke, B. y Lacey, E.P. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*. **16**: 179-214.
- Richards, A. J. 1986. Plant Breeding Systems. George Allen y Unwin, Londres.
- Roberts, H. A. 1981. Seed Banks in Soil. *Advanced Applied Biology*. **6**: 1-55.
- Rodríguez-Ortega, C.E. y Ezcurra, E. 2000. Distribución espacial en el hábitat de *Mammillaria pectinifera* y *Mammillaria carnea* en el valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. **45**: 4-14.
- Rojas-Aréchiga, M. y Batis. A. 2001. Las semillas de Cactáceas ¿forman bancos en el suelo? *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. **46**: 76–82.
- Rojas-Aréchiga, M. y Vázquez-Yanes, C. 2000. Seed germination of wild and cultivated *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) from the Tehuacán Cuicatlán Valley Central, México. *Journal of Arid Enviroments*. **49**: 279-287.
- Rojas-Aréchiga, M., Mandujano, M.C. y Golubov, J. 2013. Seed size and photoblastism in species belong into tribe Cactaceae (Cactaceae). *Journal of Plant Research*. **126**:373-386.
- Rosas- Barrera, M. D y Mandujano, M. C. 2002. La diversidad de historias de vida de cactáceas, aproximación por el triángulo demográfico. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. **2**: 32-41.
- Ross, R. 1981. Chromosome counts, cytology, and reproduction in the Cactaceae. *American Journal of Botany*. **68**:463-470.
- Rzedowski J. 1978. La vegetación de México. Limusa. México.
- Sánchez- Mejorada, H. 1982. Consideraciones generales sobre la clasificación de las Cactáceas. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. **27**: 75-80.

- Seger, J. y Brockmann, H.J. 1987. What is bet hedging? En: *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*. Ed. Harvey, P.H. & Partridge, L. Oxford University Press. Oxford.
- Semarnat. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. Diario Oficial de la Federación (DOF), 30 de diciembre de 2010.
- Silvertown J., Franco M., Pisanty, I. y Mendoza, A. 1993. Comparative plant demography: relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal Ecology*. **81**:465-476.
- Silvertown, J. W. 1987. Introduction to Plant Population Ecology. Longman Scientific y Technical. Londres.
- Stuben, C.J. y Milligan, B.G. 2007. Estimating and Analyzing Demographic Models using the popbio Package in R. *Journal of Statistical Software* **22**:11
- 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.
- Thomson, J.D. y Barrett, SC. 1981. Selection for outcrossing, sexual selection and the evolution of dioecy in plants. *American Naturalist*. **118**:443-449.
- Valiente-Banuet, A., Bolongaro-Crevenna, A., Briones, O., Ezcurra, E., Rosas, M., Núñez, H., Barnard, G. y Vázquez, E. 1991. Spatial relationships between cacti and nurse shrubs in a semi-arid environment in central Mexico. *Journal of Vegetation Science* **2**:15-20.
- Valverde, P.L. y Zavala-Hurtado, J.A. 2006. Assessing the ecological status of *Mammillaria pectinifera* Weber (Cactaceae), a rare and threatened species endemic of the Tehuacán-Cuicatlán Region in Central Mexico. *Journal of Arid Environments*. **64**(2):193-208.
- Valverde, T., Quijas, S., López-Villavicencio, M. y Castillo, S. 2004. Population dynamics of *Mammillaria magnimamma* Haworth. (Cactaceae) in a lava-field in central México. *Plant Ecology*. **170**:167-184.
- Vázquez- Díaz, E., Sánchez, E. y Maruri, B. 2016. Biología floral de *Echinocereus schmolli* Weing. N.P. Taylor, especie endémica de Cadereyta de Montes, Querétaro, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. **61**:12 -28.

- Velázquez, A., Mas, J. F., Díaz- Gallegos, J. R., Mayorga- Saucedo, R., Alcántara, P. C., Castro, R., Fernández, T., Bocco, G., Ezcurra, E., Palacio, J. L. 2002. Patrones y tasas de cambio de uso del suelo en México. *Gaceta Ecológica*. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales Distrito Federal, México. **62**: 21-37.
- Webb, C.J. y Lloyd, D.G. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms II. Herkogamy. *New Zealand Journal of Botany*. **24**:163-178.
- Zavala-Hurtado, J. A. y Valverde. P. L. 2003. Habitat restriction in *Mammillaria pectinifera*, a threatened endemic Mexican cactus. *Journal of Vegetation Science* **14**: 891-898.
- Zepeda, M. V. 2010. Ecología de poblaciones y asociación planta-protegido de *Astrophytum ornatum* (DC.) F.A.C. Weber *ex* Britton y Rose (Cactaceae) en Querétaro, México. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, México.