



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

**Crecimiento, mortalidad y longevidad de la cactácea
columnar *Neobuxbaumia macrocephala* en Tehuacán,
Puebla**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

P R E S E N T A:

JOSÉ DAVID CRUZ PLANCARTE

DIRECTORA DE TESIS:

DRA. MARÍA TERESA VALVERDE VALDÉS

LICENCIATURA

Los Reyes Iztacala, Tlalnepantla, Estado de México, 2019





Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

It seems to me that the natural world is the greatest source of excitement; the greatest source of visual beauty, the greatest source of intellectual interest. It is the greatest source of so much in life that makes life worth living.

- *Sir David Attenborough*

Agradecimientos

En primer lugar, le doy gracias infinitas a mis padres, Rebeca Pancarte Cedano y Daniel Cruz Rayo, gracias por todo el amor y el apoyo que en todo momento me han ofrecido ya que sin ustedes el estar aquí sería imposible, gracias por guiarme y educarme para poder desarrollarme académica y personalmente. De igual manera doy gracias a mis tres hermanos, sus consejos siempre fueron importantes. Gracias, Indira, Jenner y Dani.

Doy muchas gracias a todas las amistades encontradas a lo largo de mi camino académico, desde el bachillerato hasta la universidad, fueron muy importantes para formarme como persona y como estudiante. Gracias por las charlas interminables y las ideas que a fin del día sirvieron para concluir este camino que es la realización de mi tesis.

Con mucho cariño y amor expreso mi gratitud hacia la Larisa, por haber estado conmigo en una de las etapas más complicadas de mi vida, ofreciendo su tiempo y apoyo incondicional. Gracias por compartir tu vida conmigo, por tu amor y tu paciencia. Sin ti esto hubiera sido demasiado complicado.

A Tere por ser tan buena tutora y guiarme en todo momento. No hay forma de expresar el agradecimiento por haberme aceptado para trabajar contigo y la dedicación con la que me has dirigido a lo largo de todo este proyecto, gracias por todos tus consejos, tu apoyo y por todo el tiempo y la paciencia brindada.

Académicamente también doy gracias a la Facultad de Estudios Superiores Iztacala y al laboratorio de Ecología de Poblaciones de la Facultad de Ciencias, por el espacio para desarrollarme académicamente y por toda la formación profesional que me fue brindada en esta gran institución que es la Universidad Nacional Autónoma de México.

De manera especial para mi tutora, Dra. María Teresa Valverde Valdés y a cada uno de mis asesores, Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga, Dr. Héctor Octavio Godínez Álvarez, Dra. Sofía Solórzano Lujano y Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez. Sus consejos y revisiones fueron vitales para llevar por buen camino y conclusión este trabajo de tesis.

¡Mil gracias a todos!

Índice General

Índice General	1
Resumen	3
1. Introducción	5
<i>1.1 Crecimiento</i>	8
<i>1.2 Mortalidad</i>	11
<i>1.3 Longevidad</i>	14
<i>1.4 Objetivos</i>	17
2. Sistema de estudio	18
<i>2.1 Especie de estudio</i>	18
<i>2.2 Sitio de estudio</i>	22
3. Métodos	25
<i>3.1 Estudios previos</i>	25
<i>3.2 Crecimiento de los individuos</i>	25
<i>3.3 Mortalidad</i>	27
<i>3.4 Longevidad</i>	28
4. Resultados	29
<i>4.1 Crecimiento</i>	29
<i>4.2 Mortalidad</i>	33
<i>4.3 Longevidad</i>	37

5. Discusión	38
5.1 <i>Crecimiento</i>	38
5.2 <i>Mortalidad</i>	42
5.3 <i>Longevidad</i>	46
5.4 <i>Perspectivas</i>	48
6. Conclusiones.	49
7. Literatura citada.	51
8. Apéndice	61

Resumen

La familia de plantas Cactaceae es una de las más características del continente americano y en particular del territorio mexicano por ser el principal centro de diversificación de estas plantas. En el presente trabajo se estudiaron tres aspectos importantes de la ecología de la cactácea columnar *Neobuxbaumia macrocephala*, especie endémica de México que se distribuye en la región de Tehuacán, Puebla. Los tres aspectos estudiados fueron el crecimiento, la mortalidad y la longevidad de una población de *N. macrocephala*. Se obtuvo una curva de crecimiento a partir de mediciones de la longitud total de 330 individuos muestreados en 8 ocasiones entre los años 1997-2015. A partir de estos mismos individuos se obtuvieron estimaciones de la mortalidad y supervivencia y se realizaron muestreos para conocer las probables causas de muerte de los individuos de esta especie. A partir de las curvas de crecimiento obtenidas se pudo estimar la edad de los individuos a partir de la longitud total de sus tallos y evaluar la edad a la que los individuos mueren y con esto la longevidad potencial. El crecimiento varió dependiendo la categoría de tamaño de las plantas muestreadas, los individuos de la categoría más grande tuvieron un crecimiento total de 376.5 cm en el periodo muestreado y un crecimiento anual promedio de 39.6 cm. La mortalidad también difirió entre categorías de tamaño, la mayor mortalidad ocurrió en individuos pequeños y fue reduciendo a medida que las plantas aumentaban en tamaño. Se observaron diferentes patrones en los individuos muertos muestreados, algunos se encontraban desenraizados, muertos en pie o trozados. La longevidad estimada a partir de las curvas de crecimiento y la longitud total del individuo de mayor tamaño fue de 223 años, sin embargo, la mayor parte de plantas muertas muestreadas tenían tamaños

menores, lo que significaría que la mayor proporción de muertes en la población no están ligadas al tamaño o a la longevidad de los individuos. Con este trabajo se lograron conocer aspectos ecológicos y de la dinámica poblacional de la especie de los cuales no se tenía conocimiento, haciendo evidente la necesidad de plantear estrategias de conservación para especies endémicas con áreas de distribución restringidas como es el caso de *N. macrocephala*.

Palabras clave: *crecimiento, mortalidad, longevidad, curva de crecimiento,*

Neobuxbaumia macrocephala, causas de muerte.

1. Introducción

La familia Cactaceae tiene su centro de origen en el continente americano. Se distribuye desde Canadá hasta el sur del continente, incluyendo las islas Galápagos y las islas del Caribe. Es una de las familias de plantas de fácil reconocimiento ya que sus especies se distinguen morfológicamente de casi todos los demás grupos de plantas, a través de características tales como sus tallos suculentos con presencia de espinas y sus flores vistosas en una amplia variedad de formas y tamaños (Gibson y Nobel, 1986; Barthlott y Hunt, 1993; Nobel, 2002; Drezner y Lazarus, 2008).

La distribución de las cactáceas suele estar limitada por distintos factores, los cuales afectan la dinámica de sus poblaciones. Entre esos factores encontramos que las cactáceas precisan de condiciones climáticas específicas con suficiente humedad y temperaturas no demasiado bajas (Parker, 1993), interacciones con plantas nodrizas que provean condiciones adecuadas a las plántulas y juveniles (Valiente-Banuet *et al.*, 1997; Flores *et al.*, 2003), presencia de polinizadores y dispersores de semillas (Valiente-Banuet *et al.*, 1997), características edáficas particulares en términos de la textura y la capacidad de retención de agua del suelo (Ruedas *et al.*, 2006) y en ocasiones, la presencia de micorrizas (Carrillo-García *et al.*, 1999; Nobel, 2002). Pese a ser plantas casi exclusivas del continente americano, en la actualidad se encuentran distribuidas en casi todos los continentes, pues se han introducido debido a que son aprovechadas por su utilidad alimenticia, tanto humana como para el ganado y por su atractivo como plantas ornamentales. La introducción de varias especies en otros continentes ha propiciado que en la actualidad varias especies de cactáceas, en particular de los géneros *Opuntia* y

Cylindropuntia sean consideradas invasoras (Ortega-Baes y Godínez-Alvarez, 2006; Novoa *et al.*, 2014).

Las cactáceas se caracterizan por sus adaptaciones a la vida en climas áridos y semiáridos, en los cuales son elementos fisonómicos importantes y en donde tienen un rol central, no solo por su dominancia, sino también por que favorecen la presencia de otras especies de plantas y animales en las comunidades que habitan. Entre las especies de cactáceas más llamativas por sus tallas y su dominancia en el paisaje, encontramos a las columnares tales como *Carnegiea gigantea* (saguaro), *Pachycereus pringlei* (cardón), *Cephalocereus columna-trajani* (viejito) y *Neobuxbaumia macrocephala* (falso tetecho) (Wolf y Rio, 2003; Drezner y Lazarus, 2008; Herrera y López, 2017). A pesar de que las cactáceas son características de los ecosistemas áridos, también se les puede encontrar en otros ecosistemas, por ejemplo, en bosques templados, selvas tropicales bajas, medianas y altas (Pavón *et al.*, 2000; Gurvich *et al.*, 2014).

De cerca de 126 géneros y 1900 especies que se han descrito para la familia Cactaceae, se tiene registro de 913 taxa (669 especies y 244 subespecies) en el territorio mexicano, de las cuales 70 especies son cactáceas columnares (Guzmán *et al.*, 2003). De todos estos taxa, cerca del 80% son endémicos de México. Nuestro país cuenta con la mayor riqueza de especies y endemismos de todo el continente, lo que indica que es uno de los principales centros de diversificación de esta familia de plantas (Arias *et al.*, 1993; Anderson, 2001; Novoa *et al.*, 2014). Actualmente la familia cactácea completa se encuentra enlistada en el apéndice II de CITES, lo que denota su vulnerabilidad. Aproximadamente el 33% de sus especies se encuentran enlistadas en alguna categoría

de riesgo, de acuerdo con la UICN (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza) (Goettsch *et al.*, 2015).

Aunado a lo antes mencionado, en años recientes, los ecosistemas áridos, hábitats en los que se distribuye la mayor diversidad de cactáceas, han sido objeto de una alta intensidad y variedad de disturbios, tales como la fragmentación del hábitat, el tráfico ilegal de especies y el cambio de uso de suelo hacia actividades como la agricultura y la ganadería extensiva (Goettsch *et al.*, 2015). Si bien la importancia de conservar estas especies de plantas es evidente, la formulación de planes de manejo y estrategias de conservación se ha visto entorpecida a causa de la falta de información respecto a la demografía y la dinámica de sus poblaciones. Esto se debe principalmente a la complejidad de trabajar con plantas longevas, ya que sus poblaciones se deben seguir a largo plazo para poder conocer en detalle su comportamiento. Además, dicho comportamiento se ve afectado por el hecho de que las condiciones ambientales cambian a través del tiempo y esto afecta procesos como la reproducción y la supervivencia (Mandujano *et al.*, 2007; Olvera, 2018; Ureta *et al.*, 2018).

Varios aspectos poblacionales se han estudiado en Cactaceae, lo que ha permitido conocer detalles sobre la germinación y el establecimiento (Dubrovsky, 1996; Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000), el crecimiento (Steenbergh y Lowe, 1983; Parker, 1988), la reproducción (Godínez-Alvarez *et al.*, 1999; Esparza-Olguín *et al.*, 2002) y las dinámicas poblacionales (Silvertown *et al.*, 1993; Kroon *et al.*, 2000). Sin embargo, mucha de la investigación realizada se ha llevado a cabo sólo en algunas especies y hay factores como la mortalidad y la longevidad que han sido poco estudiados en Cactaceae, y que son demográficamente importantes ya que afectan la esperanza de vida de los

individuos, la estructura de las poblaciones y la dinámica poblacional en general. De igual manera, es importante conocer las causas de muerte (senescencia, sequías, heladas, competencia, pastoreo, entre otras), ya que el comportamiento poblacional depende en gran medida de estos procesos (Dubrovsky, 1996). A continuación, se presentan una breve revisión de estos temas, particularmente para la familia Cactaceae.

1.1 Crecimiento

El crecimiento de los seres vivos es uno de los principales componentes de la historia de vida de los organismos y es un proceso fundamental de la vida en la Tierra (Devaranavadi *et al.*, 2013; Pommerening y Muszta, 2015). En las plantas, el crecimiento se puede definir como un aumento en el tamaño, la biomasa y/o en el número de estructuras a través del tiempo (Damuth, 2001). La cuantificación puede hacerse en términos absolutos, simplemente como una evaluación del cambio en estos parámetros a través de un periodo de tiempo, o en términos relativos como una evaluación del cambio en el tamaño respecto a un tamaño inicial por unidad de tiempo (Hunt, 1990; Ang, 1991).

El modelado del crecimiento en plantas tiene implicaciones en el estudio de la ecología de las especies. Poblaciones conformadas por individuos con altas tasas de crecimiento tendrían un crecimiento poblacional más alto debido al menor tiempo en el que ocurre la maduración, lo que significa una mayor fecundidad relativa (Kindlmann *et al.*, 1992). De igual manera es útil para la cuantificación de la productividad primaria de los ecosistemas. La investigación sobre el crecimiento en plantas tiene como objetivo encontrar patrones diferenciales de crecimiento ante diferentes condiciones ambientales

o ante distintos tratamientos, así como comprender el crecimiento de los individuos como una característica intrínseca de las poblaciones. Es fundamental conocer las tasas de crecimiento de los individuos ya que evidencian la relación entre este proceso biológico y otros rasgos adaptativos importantes, como las tasas reproductivas, la longevidad y otros componentes de la historia de vida (Charnov, 1993; Banavar *et al.*, 1999; Damuth, 2001).

De manera interesante, en algunas especies las tasas de crecimiento tienen implicaciones en otros procesos demográficos, como la mortalidad. Las bajas tasas de crecimiento por un periodo extendido de tiempo puede ser un indicador de altas probabilidades de muerte en plantas (Gillner *et al.*, 2013).

El crecimiento de las plantas puede verse afectado por distintos factores, tanto intrínsecos a la especie (variación genética, alometría y tasas metabólicas), como extrínsecos a ésta (interacciones bióticas y condiciones abióticas) (Damuth, 2001). Un ejemplo de este tipo de interacciones se puede observar en las primeras etapas del crecimiento de las cactáceas. Algunas interacciones positivas son de vital importancia para el crecimiento, como es el caso de la interacción con ciertas plantas que funcionan a manera de nodrizas y la interacción con micorrizas que optimizan la obtención de nutrientes por parte de la planta (Carrillo-García *et al.*, 1999). De manera contraria, la competencia intra e interespecífica puede tener grandes repercusiones negativas en el crecimiento (Craine y Dybzinski, 2013). Sin embargo, a pesar de que las interacciones bióticas pueden tener un gran impacto en cómo crecen las cactáceas, se cree que las interacciones abióticas tienen una repercusión aún más grande. Condiciones como las precipitaciones en invierno y las heladas pueden reducir las tasas de crecimiento de

algunas especies (Drezner y Lazarus, 2008). Por otro lado, las temperaturas extremas en verano e invierno y la humedad del suelo se consideran otros de los principales factores que afectan las tasas de crecimiento de algunas especies de cactáceas (Drezner y Wester, 2005). La radiación solar puede tener efectos positivos o negativos, dependiendo de la especie y el estadio en el cual se encuentre la planta (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003).

En las cactáceas columnares, como en otras plantas, diferentes condiciones pueden estimular distintos patrones de crecimiento, tanto entre individuos como entre poblaciones (Steenbergh y Lowe, 1983). Tal es el caso de *Carnegiea gigantea* (saguaro), especie en la que sus tasas de crecimiento pueden variar hasta en un 100% en distintas poblaciones. Por ejemplo, el tiempo que tarda una plántula en alcanzar 1 cm de longitud puede diferir mucho entre poblaciones y la transición a la madurez puede variar de 50 a 100 años de edad (Drezner, 2014).

Las tasas a las que crecen distintas especies de cactáceas también son muy variables y dependen del estadio de los individuos. Ejemplo de esto son *Lophocereus schottii* y *Stenocereus thurberi* (Parker, 1988), que crecen a una mayor velocidad en los primeros estadios en comparación con *C. gigantea*. Sin embargo, su tasa de crecimiento se vuelve más lento que el de *C. gigantea* una vez alcanzado un metro de altura (Steenbergh y Lowe, 1983). Otro ejemplo de esto es *Ferocactus wislizeni* (Shreve, 1935) que tiene una mayor tasa de crecimiento en las primeras etapas de su ciclo de vida en comparación con casi todas las especies de cactus columnares (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003; Drezner y Lazarus, 2008).

Las cactáceas columnares crecen a ritmos lentos. Una de las especies que ha sido más estudiada a este respecto es *C. gigantea* en el desierto de Arizona. Se estima que plantas de 10 m de altura pueden tener edades de hasta 170 años y que su crecimiento anual puede llegar a ser hasta de 13 cm (en cuanto a la altura total de la planta, medida desde la base hasta el punto más alto) (Steenbergh y Lowe, 1983). Otro caso es el de *S. thurberi*, cuyos individuos mayores a 10 m de longitud total (sumando la longitud de todas sus ramas) llegan a tener hasta 45 años. Por otro lado, en *L. schottii* los individuos de apenas 1 m de altura se estima que tienen 60 años de edad (Parker, 1988b). Por último, Vilchis (2000) estimó que una planta de *Neobuxbaumia macrocephala* de 2.5 m de longitud total (sumando la longitud de todas sus ramas) tiene 180 años de edad.

1.2 Mortalidad

Todos los seres vivos mueren en algún momento y este fenómeno forma parte de la dinámica poblacional de todas las especies. Un tema de gran interés en ecología de poblaciones ha sido investigar las causas de muerte, las fluctuaciones en las tasas de mortalidad y las diferencias en las probabilidades de muerte de individuos de diferentes categorías de edad o tamaño en la población. Así mismo, otros temas relacionados han sido la investigación sobre la manera en la que las interacciones bióticas y abióticas afectan la supervivencia de las poblaciones (McDowell *et al.*, 2008).

El estudio de la mortalidad puede ayudarnos a elucidar la historia evolutiva de las especies. Al analizar las diferentes estrategias que siguen los individuos y que les permiten aumentar sus probabilidades de supervivencia, se puede obtener información sobre cómo las especies se han adaptado a las condiciones a las que se enfrentan. De

esta manera, la selección natural ha moldeado las características de historia de vida de las especies por miles de millones de años, siendo los individuos capaces sobrevivir y reproducirse los que logran dejar sus genes representados en la siguiente generación (Begon *et al.*, 2006; McCoy y Gillooly, 2008).

En las plantas, las tasas más altas de mortalidad se encuentran en las primeras etapas del ciclo de vida, siendo la plántula la fase más susceptible (Drezner y Lazarus, 2008). La probabilidad de muerte decrece a medida que los individuos incrementan su tamaño, por lo tanto, individuos de mayor tamaño, no sólo enfrentan el estrés de una mejor manera, sino que tienen una ventaja competitiva sobre individuos de menor tamaño (Cook, 1979; Batra, 2009).

Las principales causas de mortalidad en plantas son la herbívora, el parasitismo, los patógenos, la falta de recursos (agua, luz y/o nutrientes), así como la senescencia (Barcikowski y Nobel, 1984; Bowers *et al.*, 1995). De igual manera, la disponibilidad de sitios seguros para la germinación y el establecimiento afecta fuertemente la supervivencia en las fases tempranas. Los disturbios ambientales, como los incendios, las heladas y los huracanes, pueden llegar a tener un gran impacto en la supervivencia de muchas poblaciones vegetales (Cook, 1979; Aranda-Pineda *et al.*, 2016).

La mortalidad en cactáceas ha sido estudiada con anterioridad en una gran variedad de especies, sin embargo, su estudio puede llegar a ser complicado por varias razones, tales como la alta longevidad de las plantas o bien la dificultad de acceso a sus zonas de distribución. La mortalidad en este grupo de plantas ha sido atribuida a una gran variedad de factores, desde los intrínsecos a la especie (i. e. senescencia), como los extrínsecos,

tales como la pérdida de su hábitat, los cambios ambientales, e incluso el tráfico ilegal de ejemplares (Barcikowski y Nobel, 1984; Bowers *et al.*, 1995).

Entre los principales factores involucrados en la supervivencia de los individuos de estas plantas suculentas se encuentran las variables climáticas. Existen requerimientos muy específicos de humedad y temperatura para que se dé el reclutamiento y la supervivencia de plántulas. Se ha documentado que eventos ambientales como El Niño repercuten de manera significativa en las poblaciones de cactáceas (Holmgren *et al.*, 2001), al igual que las variaciones anuales en las lluvias y las temperaturas en la temporada de verano, fenómenos que se han estudiado en distintas especies, como *C. gigantea*, y en especies de los géneros *Mammillaria*, *Opuntia*, *Ferocactus* y *Echinocactus* (Steenbergh y Lowe, 1983; Godínez-Álvarez *et al.*, 2003; Valverde *et al.*, 2004).

La presencia o ausencia de plantas nodrizas en las primeras etapas del ciclo de vida puede afectar de manera considerable la mortalidad. Si bien la sombra producida por las nodrizas puede determinar que las tasas de crecimiento sean más lentas, también amortigua las condiciones abióticas que pueden ser perjudiciales, como la baja disponibilidad de agua (Dawson, 1993), el exceso de radiación solar y el viento (Parker, 1988b; Parker *et al.*, 1999), lo cual tiene un efecto importante sobre la supervivencia en las etapas más vulnerables del ciclo de vida (Reyes-Olivas *et al.*, 2002).

Otra causa importante de mortalidad en esta familia de plantas son los disturbios y la pérdida de hábitat a causa de actividades humanas, así como el tráfico ilegal de ejemplares o la pérdida de especies nodrizas como resultado de la explotación excesiva para usos humanos (Méndez *et al.*, 2006). Se ha documentado en *Mammillaria magnimama* que el establecimiento y la supervivencia de plántulas no suele ser exitoso

en sitios con alto grado de disturbio (Esparza-Olguín *et al.*, 2002; Valverde *et al.*, 2004). De igual manera, muchas especies de cactáceas tienen áreas de distribución altamente restringidas, llegando a ser microendémicas, término usado para describir que el área de distribución es muy limitada en ciertas especies (Rabinowitz, 1981; Gaston, 1994), por lo que se vuelven aún más vulnerables a la pérdida de hábitat por razones antropogénicas.

Otras causas de muerte en cactáceas son los incendios (Thomas, 2006), las heladas (Bowers, 1980), los huracanes (Aranda-Pineda *et al.*, 2016) y el daño epidérmico por la alta exposición a la radiación solar. Esto último se ha estudiado en cactáceas columnares de los géneros *Stenocereus*, *Pachycereus* y *Carnegiea* (Evans y Fehling, 1994) y consiste en el daño de células epidérmicas de la planta, lo que provoca heridas y cortezas de color pardo a manera de cicatrices en la superficie de la planta. La presencia de estas heridas ha sido asociada con altas tasas de mortalidad en cactus (Evans *et al.*, 1992, 1994).

1.3 Longevidad

Woolhouse (1974) define la longevidad como el tiempo transcurrido desde el nacimiento de una cohorte hasta que el 99% de la misma ha muerto. La longevidad está relacionada con otros términos como la senescencia o el envejecimiento, que consisten en la pérdida de viabilidad de los organismos conforme se acercan a una edad umbral a partir de la cual la probabilidad de supervivencia tiende a cero (Edney y Gill, 1968). La senescencia puede o no estar ligada a la muerte de la planta. Hay ocasiones en que algunas ramas envejecen y dejan de crecer, aunque el individuo como tal permanece vivo. En otras ocasiones el individuo completo envejece y muere. En los organismos semélparos, la

alta inversión energética a la reproducción provoca un proceso natural de senescencia y muerte de los individuos, por lo que se puede decir que existe una causa específica que provoca la senescencia de la parte vegetativa de la planta y provocando la muerte de la misma (Silvertown, 1980; Albarrán-Hernández, 2011). En otros organismos es más difícil identificar dicha causa y se piensa que puede existir un elemento de programación genética asociado con la senescencia (Olivieri *et al.*, 1994).

El estudio de la longevidad se ha enfocado principalmente en animales. Muchos zoólogos han trabajado y logrado entender aspectos acerca de la longevidad, la senescencia y la muerte, mientras que en plantas el análisis de estos procesos sólo se consideraba de manera incidental (Woolhouse, 1974). Actualmente, se cuenta con estudios de longevidad en algunas coníferas. Los árboles de *Sequoia sempervirens*, *Sequoiadendron giganteum* y de *Pinus longaeva* se encuentran entre las especies de mayor longevidad. Secciones del tallo de estas plantas llegan a presentar hasta 5,000 anillos de crecimiento, lo que las convertiría en los organismos más longevos. Otro ejemplo entre las gimnospermas es el de *Taxodium mucronatum* (ahuehuete o ciprés mexicano). Estimaciones de la edad del famoso árbol del Tule (Oaxaca, México), el cual tiene un tallo de más de 31 m de circunferencia, indican que podría tener entre 2,000 y 4,000 años de vida. En angiospermas, se cree que las especies que mayor longevidad alcanzan son las del género *Quercus* (encinos). En algunas especies europeas se han llegado a encontrar individuos de hasta 1,000 años de edad (Edney y Gill, 1968; Bowers *et al.*, 1995). Sin embargo, la planta más longeva de la que se tiene registro no es un árbol sino un arbusto. La estimaciones indican que algunos clones de *Larrea tridentata* (gobernadora) llegan a superar los 11,000 años de edad (Vasek, 1980)

La longevidad en cactáceas no ha sido muy estudiada y menos aún en cactáceas columnares. Los organismos de esta familia no desarrollan anillos de crecimiento (Drezner, 2014), lo que hace difícil la estimación de la edad por esta vía. Es necesario hacer un seguimiento del crecimiento de los individuos a través del tiempo para estimar su edad, haciendo uso de modelos que integren la información de la velocidad a la que éstos aumentan su tamaño. Utilizando este tipo de enfoque se ha logrado estimar la longevidad de algunas especies de cactáceas columnares, como *C. gigantea*, que se estima que llega a vivir hasta 200 – 250 años (Drezner, 2014; Drezner y Turner, 2014). Parker (1988) estudió las relación tamaño – edad en dos cactáceas columnares de Arizona (*Stenocereus thurberi* y *Lophocereus schottii*). En su caso, la función obtenida no pudo extrapolarse a individuos de gran tamaño debido a que su muestra estaba conformada por individuos que no superaban 20 m de longitud total. En un estudio preliminar, Vilchis (2000) estimó la longevidad de *Neobuxbaumia macrocephala* en unos 160 años y Nuñez (1993) estimó que *N. tetetzo* llega a vivir hasta 250 años.

1.4 Objetivos

En este se buscó analizar las tasas de crecimiento y mortalidad de individuos de diferentes categorías de tamaño del cactus columnar *Neobuxbaumia macrocephala*, con el objeto de contribuir a la comprensión de la dinámica poblacional de esta especie.

Objetivos particulares:

1. Estimar la tasa de crecimiento de los individuos y con base en ella generar una curva de crecimiento para *N. macrocephala*.
2. Medir el tamaño de individuos encontrados muertos en el campo en la zona de estudio (Zapotitlán Salinas, Puebla) y estimar, a partir de su tamaño, la edad probable a la que murieron.
3. Proyectar la longevidad potencial de los individuos de esta especie a partir de los datos del tamaño máximo alcanzado y de las tasas de crecimiento.
4. Dilucidar las probables causas de muerte de los individuos de diferentes categorías de tamaño a partir de las observaciones de campo.

2. Sistema de estudio

2.1 Especie de estudio

Neobuxbaumia macrocephala (Weber), conocida comúnmente como falso tetecho, es una especie de cactácea columnar arborescente que puede alcanzar hasta 15 m de altura (Fig. 1). En sus etapas juveniles se compone solamente de un tallo simple y comienza a ramificarse hacia edades más avanzadas. Una planta adulta puede contar con hasta 10 ramificaciones, aunque algunas pueden presentar más (Fig. 1). Los tallos son verde grisáceo y están compuestos por 17 a 26 costillas de 2 a 3 cm de alto. La areolas son de hasta 1 cm de largo y están separadas por un surco transversal. Según ciertos estudios, el tamaño al que los individuos se reproducen por primera vez es 2 m (Vilchis-Anaya, 2000; Godínez-Alvarez y Valiente-Banuet, 2004). Las flores de *N. macrocephala* se presentan en el ápice de las ramas (Fig. 2); son de tonos rojos y púrpuras y suelen emerger al final de la temporada seca, entre los meses de abril y junio. Los estambres son de 6 a 8 mm de largo de color amarillo claro a rosado, el estilo de 2 cm de largo con 8 lóbulos del estigma de 3 mm de largo (Arias *et al.*, 1993; Vilchis-Anaya, 2000; Esparza-Olguín, 2005). La polinización la llevan a cabo murciélagos de las especies *Choeronycteris mexicana*, *Leptonycteris nivalis* y *L. curasoae*, que además consumen sus frutos, fungiendo como los principales dispersores de semillas, junto con algunas aves (Valiente-Banuet *et al.*, 1997). Los frutos se producen entre junio y agosto y su tamaño es de 2 cm de diámetro. La germinación de las semillas y el establecimiento de nuevos individuos se da durante la temporada de lluvias, particularmente bajo el dosel de algunas especies de plantas arbustivas que funcionan como nodrizas

(*Pesudosmodingium multifolium*, *Lippia graveolens*, *Gochnatia hypoleuca* y *Aechynomene compacta*) (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003; Esparza-Olguín, 2005).

Esta especie se distribuye exclusivamente en la región de Tehuacán, en el estado de Puebla y su reducida área de distribución es menor de 5,000 km² (Arias *et al.*, 1993; Ruedas *et al.*, 2006; IUCN, 2009). Sus poblaciones presentan densidades de 130 a 200 individuos/hectárea (Ruedas *et al.*, 2006).. Habita en matorrales xerófilos y eventualmente en selvas bajas. Los tipos de suelo de estos hábitats son calcáreos (Ruedas *et al.*, 2006).



Figura 1. Ejemplar de *Neobuxbaumia macrocephala* en Zapotitlán Salinas, Puebla. Fotografía del autor.

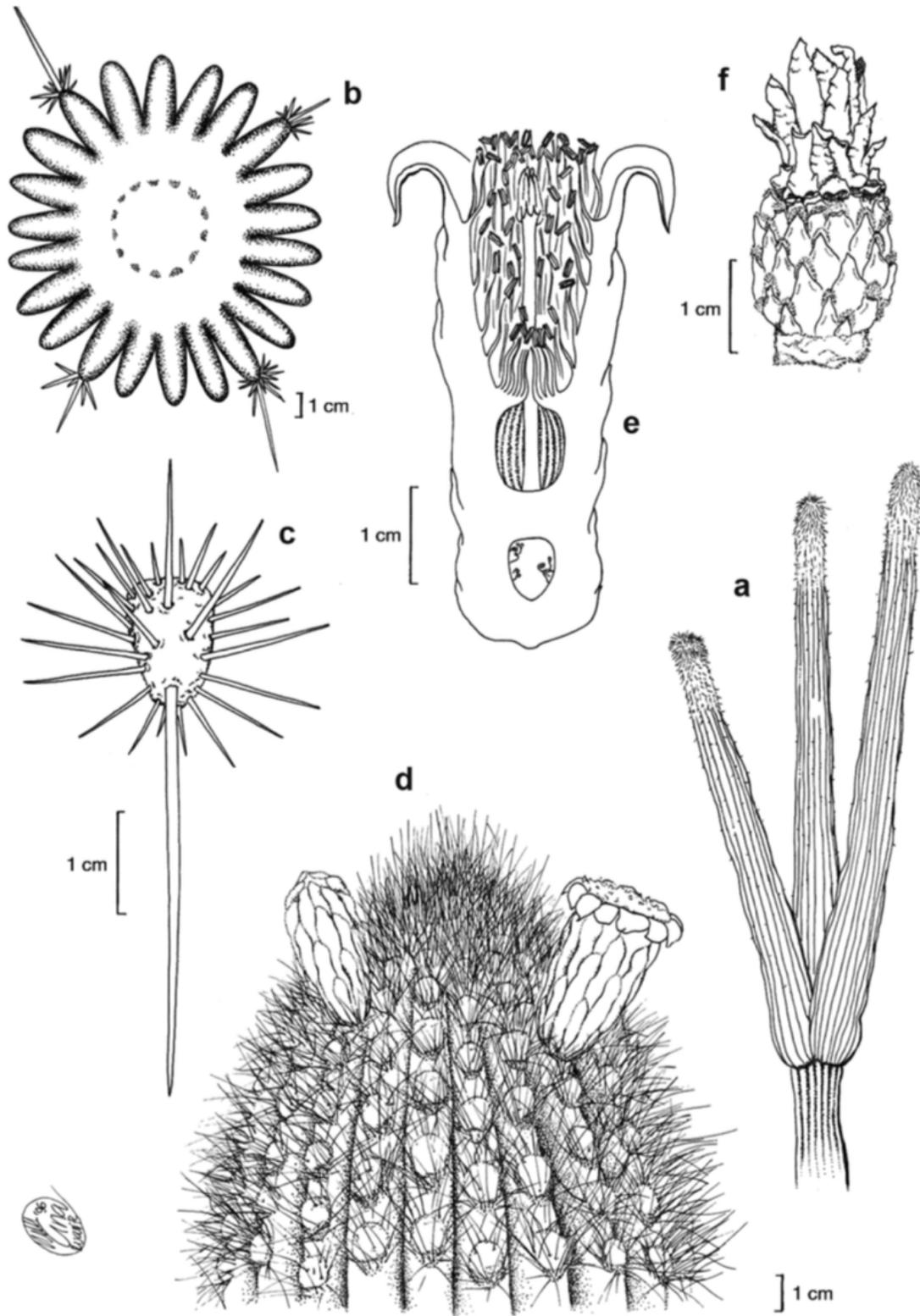


Figura 2. Detalles morfológicos de *Neobuxbaumia macrocephala*. a) Hábito de crecimiento, b) rama en corte transversal, c) areola y espinas, d) pseudocefalio con flores y e) flor en corte transversal. Tomado de Arias et al., (1993); ilustración de A. Duarte.

2.2 Sitio de estudio

El presente trabajo se llevó a cabo en la región de Zapotitlán Salinas, Puebla, cerca de la colonia San Martín (Fig. 3 y 4). El valle de Zapotitlán forma parte de la Reserva de la Biósfera de Tehuacán-Cuicatlán. En esta región el clima predominante es semiárido con lluvias en verano (BSw) y el tipo de vegetación dominante es el matorral xerófilo (Fig. 5) (Valiente-Banuet *et al.*, 2000; Dávila *et al.*, 2002).

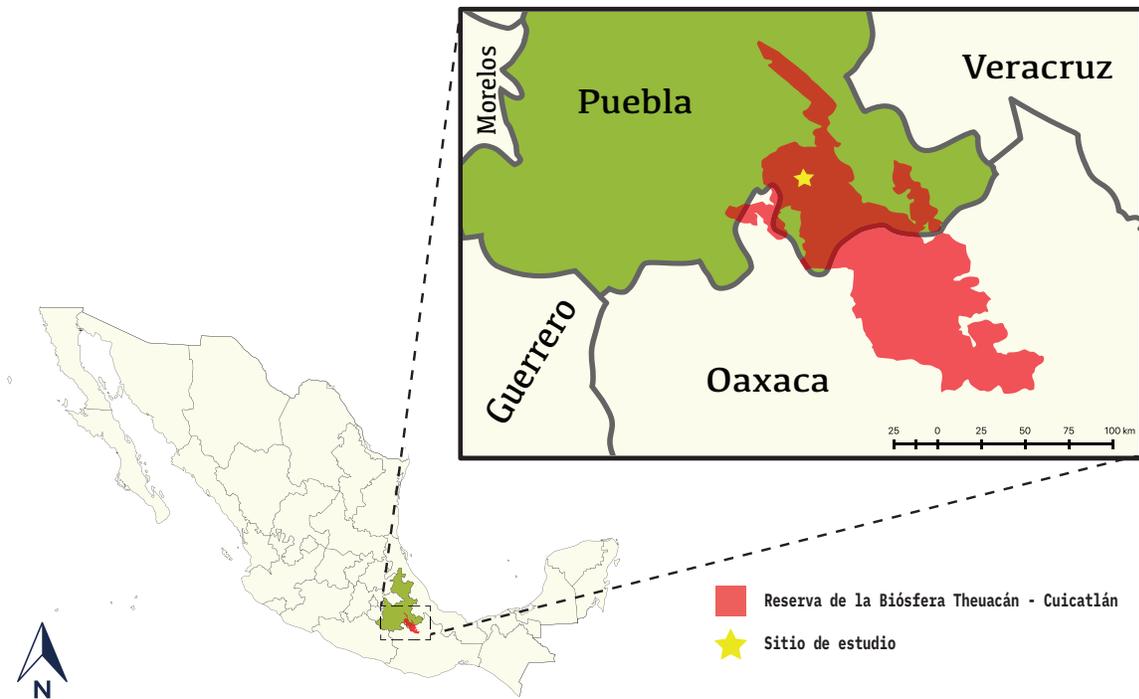


Figura 3. Localización de la Reserva de la Biosfera de Tehuacán - Cuicatlán en los estados de Puebla y Oaxaca.

El presente trabajo se realizó cerca de la colonia San Martín, ubicada en la carretera Tehuacán-Huajuapán, a unos 14 km al suroeste de Zapotitlán Salinas (Fig. 4). En este sitio *Neobuxbaumia macrocephala* es el elemento fisonómico dominante y ahí se han

llevado a cabo diversos estudios sobre la demografía de esta especie (Vilchis-Anaya, 2000; Esparza-Olguín *et al.*, 2002; Esparza-Olguín, 2005; Olvera, 2018).

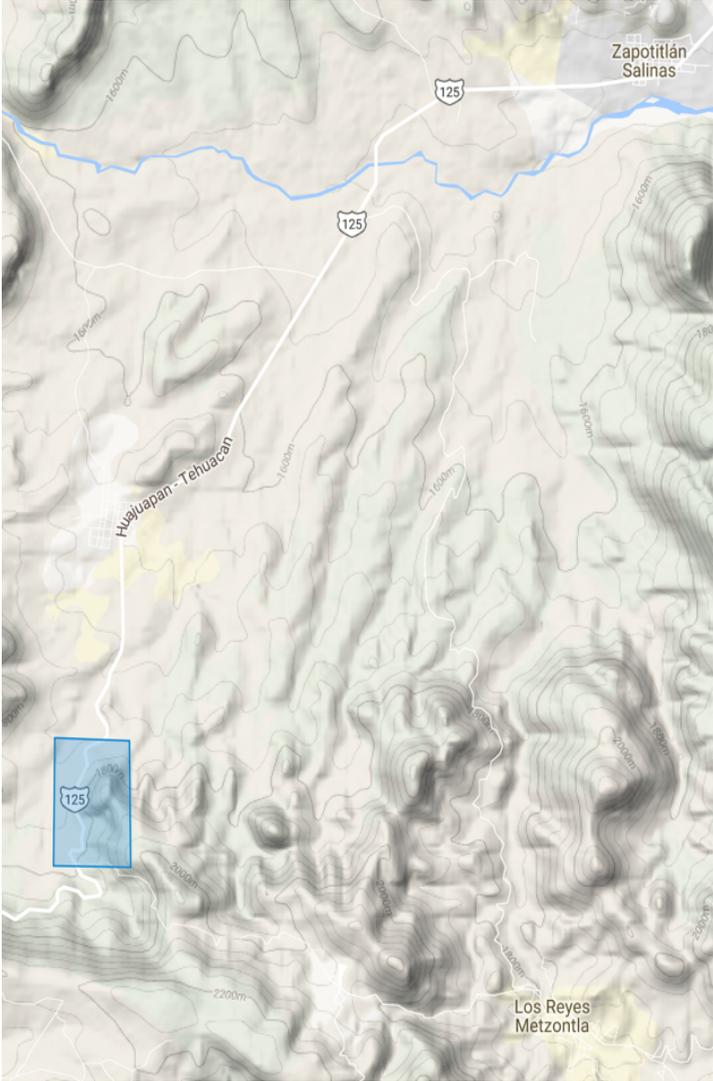


Figura 4. Acercamiento de la zona de estudio (rectángulo azul), al suroeste de Zapotitlán Salinas.



Figura 5. Fisonomía general del paisaje en el sitio de estudio, cerca de la colonia San Martín, Zapotitlán Salinas, Puebla. Fotografía del autor.

En Zapotitlán Salinas la temperatura promedio anual es de 21.5°C, la temperatura mínima es de 5 y la máxima es de 40°C; y la precipitación media anual es de 408 mm (SMN, 2011). Los suelos en esta zona son de tipo calcáreo. El tipo de vegetación dominante es un matorral xerófilo (Fig. 5) en el que los elementos dominantes característicos son cactáceas columnares como *Neobuxbaumia tetetzo*, *N. macrocephala* y *Cephalocereus columna-trajani*, entre otros; también se presentan cactus globosos y barriliformes de los géneros *Mammillaria*, *Coryphantha*, *Ferocactus* y *Echinocactus*, entre otros. Así mismo, encontramos componentes muy importantes de plantas de las familias Fabaceae y Asparagaceae (referidas como Leguminosae y Agavaceae en Valiente-Banuet et al., 2000).

3. Métodos

3.1 Estudios previos

En el presente trabajo se utilizó la base de datos obtenida a partir de los estudios previos de *Neobuxbaumia macrocephala* llevados a cabo por el Grupo de Trabajo de Ecología de Poblaciones, Facultad de Ciencias, UNAM (Vilchis-Anaya, 2000; Esparza-Olguín *et al.*, 2002; Olvera, 2018). Esta base de datos cuenta con información de la longitud total de aproximadamente 330 individuos muestreados entre 1997 y 2015 (con muestreos anuales entre 1997 y 2002 y posteriormente en los años 2009 y 2015).

Como parte de este trabajo, se depuró y estructuró la base de datos para poder extraer de ella información sobre el crecimiento y la mortalidad de los individuos a lo largo del intervalo de 18 años de observaciones. Adicionalmente, se utilizó información sobre individuos encontrados muertos en el campo, como se describe más adelante.

3.2 Crecimiento de los individuos

A partir de la base de datos se calculó la tasa de crecimiento de los individuos utilizando dos criterios:

a) Por categoría de tamaño – Se utilizó la categorización de Esparza-Olguín *et al.* (2005) en la que se distinguen 10 clases de tamaño definidas de acuerdo con la longitud total de los individuos (Tabla 1). Los criterios para establecer esas categorías se pueden consultar en Esparza-Olguín *et al.* (2002) y Esparza-Olguín (2005). Para cada categoría se obtuvo un promedio del incremento en longitud observado entre 1997 y 2015. Para esto se utilizaron sólo los individuos que se observaron en todos los muestreos ($N = 119$,

con un tamaño de muestra que varió entre 3 individuos para la categoría 1 y 42 individuos para la categoría 4). La categoría de plántulas no se incluyó en este estudio.

Tabla 1. Categorías de tamaño que utilizaron Esparza-Olguín *et al.* (2005) para estudiar la demografía de una población de *N. macrocephala*. En la columna de la derecha se reporta el tamaño de muestra a partir del cual se calculó el promedio, por categoría, del incremento de tamaño en el presente estudio.

<i>Categoría</i>	<i>Longitud total (cm)^a</i>	<i>Estadio del ciclo de vida</i>	<i>n</i>
0	0-1	Plántula	-
1	1.1-5	Juvenil	3
2	5.1-15	Juvenil	7
3	15.1-45	Juvenil	16
4	45.1-120	Juvenil	42
5	120.1-200	Juvenil	11
6	200.1-500	Adulto	14
7	500.1-900	Adulto	12
8	900.1-1300	Adulto	10
9	>1300	Adulto	4

^a Se incluye la longitud del tallo principal y de todas las ramificaciones.

b) Por individuo – Se identificaron los individuos que se observaron por lo menos en tres ocasiones a lo largo de los muestreos (entre 1997 y 2015). De estos individuos se obtuvo su tasa de crecimiento anual de la siguiente manera:

Se graficó el tamaño del individuo contra el tiempo (en años) y se obtuvo la pendiente y la ordenada al origen de la relación lineal resultante. La pendiente se interpretó como la tasa de crecimiento de dicho individuo (Vilchis, 2000). Posteriormente, se obtuvo un promedio de las tasas de crecimiento para los organismos de cada categoría de tamaño (aquí volvemos a un análisis por categorías, aunque la base de dicho análisis es la tasa de crecimiento por individuo). Con este promedio se modeló (con un modelo lineal) el crecimiento de los individuos cuyo tamaño inicial fuera el límite bajo de cada categoría.

Así se pudo obtener también el tiempo promedio que pasa un individuo en cada categoría. Por ejemplo, para la categoría 1, el límite bajo de su tamaño es de 1.1 cm. Si sabemos que los individuos de esa categoría crecen a una velocidad de 0.99 cm/año (pendiente de la relación lineal obtenida), entonces se puede calcular el tiempo que éstos pasarán en la categoría 1 (i. e. poco más de 5 años). Lo mismo se puede hacer para los individuos de la categoría 2, y de la 3 y así sucesivamente. Con toda esta información se ajustó una curva que describe la relación tamaño – edad de los individuos de *N. macrocephala*. Con esta curva se pudo estimar la edad de los individuos a partir de su tamaño.

Además de la tasa de crecimiento anual, también se calculó la tasa relativa de crecimiento de la siguiente forma:

$$TRC = (\text{Tamaño}_{2015} - \text{Tamaño}_{1997}) / \text{Tamaño}_{1997}$$

Esta tasa mide cuántas veces creció un individuo con respecto al tamaño inicial que tenía.

3.3 Mortalidad

Se estimó la mortalidad a partir de la base de datos obtenida en el periodo de 1997 – 2015, como la proporción de individuos, por categoría, que murió en este periodo. Con esto se describió el comportamiento a mediano plazo de la mortalidad (y de la supervivencia) en función de la categoría de tamaño. Para ejemplificar dicho comportamiento, se construyeron curvas de supervivencia para 4 categorías de tamaño (elegimos a las categoría 1, 3, 6 y 9) y se llevó a cabo un análisis de supervivencia para

probar si había diferencias significativas entre ellas. Para esto, se utilizó el programa R con un modelo de riesgo constante y con censura (paquete *survival*).

Además del análisis de la base de datos, durante dos salidas de campo que se llevaron a cabo en diciembre de 2017 y junio de 2018 se realizaron observaciones de las probables causas de muerte de los individuos encontrados muertos en el campo ($N=49$).

3.4 Longevidad

Durante las salidas de campo antes mencionadas, se obtuvo la longitud total de los individuos encontrados muertos en el campo. Para esto fue necesario sumar la longitud de cada fragmento encontrado en el suelo, así como de los fragmentos encontrados en pie. Conociendo la longitud total de cada individuo muerto, se calculó su edad al momento de morir utilizando la curva de crecimiento obtenida en la sección 3.2

4. Resultados

4.1 Crecimiento

Con respecto al crecimiento acumulado por categoría de tamaño, se observó que las categorías de tamaño más pequeñas tuvieron un menor crecimiento a lo largo de los 18 años de observaciones (Fig. 7). Por ejemplo, los individuos de la categoría 1 (1.1 a 5 cm) crecieron, en promedio, 14.8 cm en el periodo mencionado, mientras los de la categoría 6 (200.1 a 500 cm) mostraron un crecimiento promedio de 194.5 cm y finalmente, los de la categoría 9 (mayor a 1300 cm) crecieron 376.5 cm (Fig. 7).

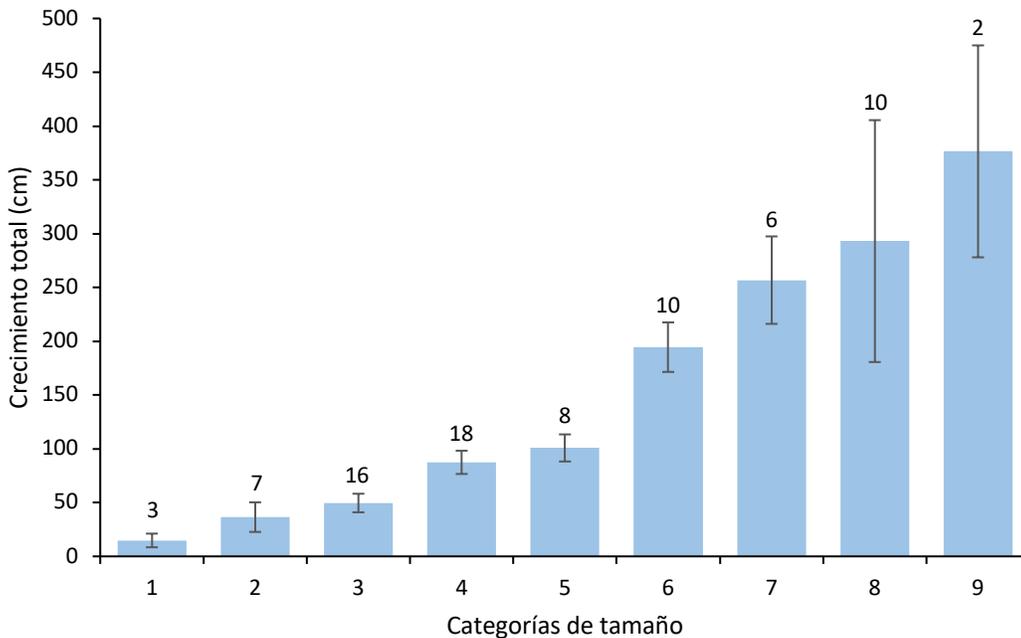


Figura 6. Promedio del crecimiento acumulado (1997 – 2015) de los individuos de *Neobuxbaumia macrocephala* de Zapotitlán Salinas para diferentes categorías de tamaño que sobrevivieron en el periodo de observación (categorías definidas en Tabla 1). Los números arriba de las barras son los tamaños de muestra.

La tasa de crecimiento anual por categoría mostró un patrón similar al observado en la figura 7, es decir, los individuos pequeños tuvieron tasas de crecimiento bajas (i. e., los de la categoría 1 crecieron, en promedio, 0.99 cm/año) y conforme aumentó la

categoría de tamaño, aumentó también la tasa de crecimiento (los individuos de la categoría 9 crecieron, en promedio a una tasa de 39.6 cm/año; Fig. 8). Nótese que los individuos de las categorías 5 y 6 mostraron tasas de crecimiento muy parecidas, mientras que sus medidas de crecimiento total representadas en la figura 7 son muy distintas. Esto demuestra que ambas medidas (i. e., crecimiento total y tasa de crecimiento) efectivamente evalúan aspectos diferentes del crecimiento.

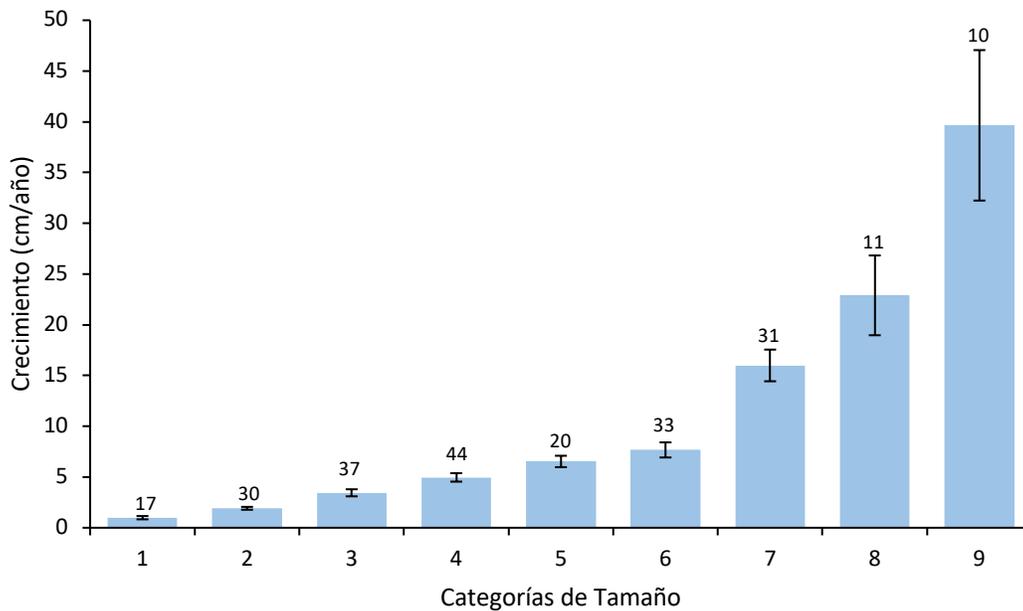


Figura 7. Promedio de la tasa de crecimiento anual de los individuos de *N. macrocephala* de cada categoría de tamaño. Las barras de error son los errores estándar y los números arriba de las barras son los tamaños de muestra. Los individuos tomados en cuenta para calcular estas tasas de crecimiento fueron aquellos que contaban por lo menos con 3 observaciones en el periodo de 1997 a 2015 (datos obtenidos cerca de la colonia San Martín, Zapotitlán Salinas, Puebla).

La tasa relativa de crecimiento (TRC) muestra un comportamiento muy diferente de lo observado en las tasas de crecimiento anual y en el crecimiento acumulado. En este caso resultó ser mayor para los individuos pequeños y se fue reduciendo a medida que el tamaño o la categoría aumentó. Los individuos de la categoría 1 aumentaron casi 5

veces su tamaño inicial en el lapso de 18 años, mientras que los individuos de la categoría 6 solamente 0.54 veces y los de la categoría 9 tuvieron un incremento de 0.244 veces.

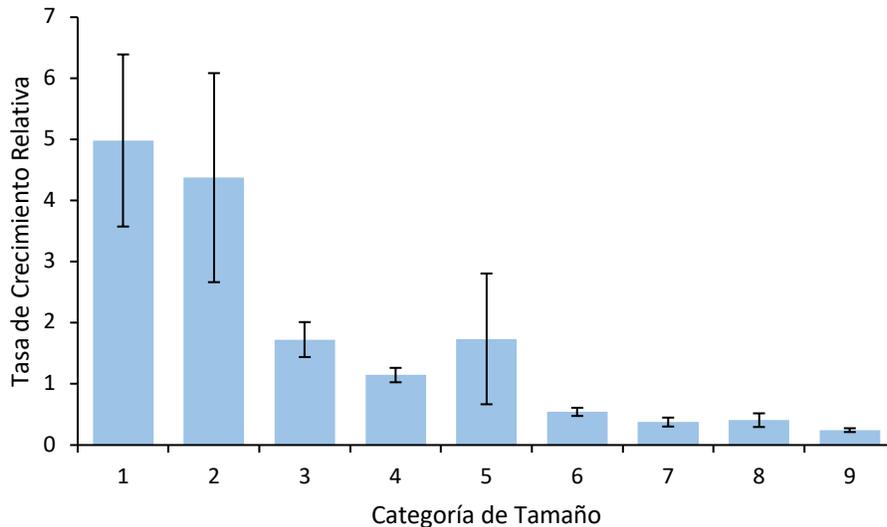


Figura 8. Tasa relativa de crecimiento por categoría de tamaño de los individuos de *N. macrocephala* en Zapotitlán Salinas, Puebla. Las barras de error son los errores estándar. Los tamaños de muestra para cada categoría son los mismos de la Fig. 7. La tasa de crecimiento relativa se calculó como: $TRC = (\text{Tamaño}_{20015} - \text{Tamaño}_{1997}) / \text{Tamaño}_{1997}$.

Cuando la tasa de crecimiento se calculó utilizando los datos de aumento en el tamaño de cada individuo, se obtuvo una curva de crecimiento que se ajustó a un modelo binomial ($\text{Longitud total} = 0.1216(\text{edad})^2 - 4.0495(\text{edad})$; $R = 0.993$; Fig. 10). Esto significa que el ritmo de crecimiento de los individuos pequeños (i.e., la inclinación de la curva hacia el lado izquierdo de la gráfica) fue mucho menor que el de los individuos de mayor tamaño. Esta curva de crecimiento permite estimar la edad que tendría un individuo de un tamaño particular. Por ejemplo, utilizando la curva obtenida, un individuo de 20 m de longitud total tendría una edad aproximada de 148 años. Nótese que la ordenada al origen de la curva ajustada se forzó a 0; de esta manera, la curva ajustada

presenta valores negativos de y cuando los valores de x van de 0 a 35 años. Esto implica que la curva ajustada tiene sus limitaciones en términos de las estimaciones de la edad para individuos pequeños. Sin embargo, para estimar la edad de éstos, se puede utilizar directamente la curva observada.

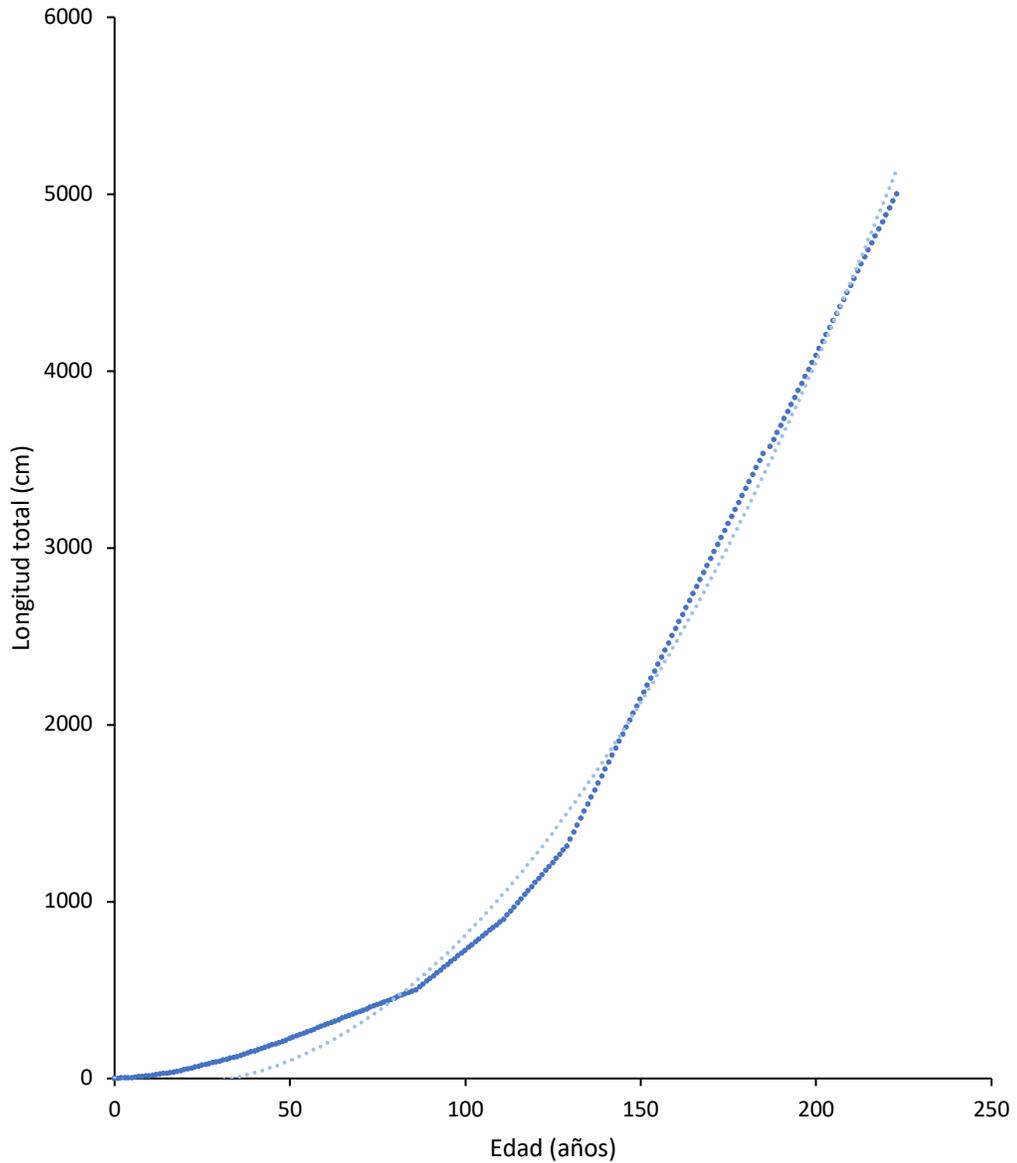


Figura 9. Curva de crecimiento de los individuos de *Neobuxbaumia macrocephala* a través del tiempo en Zapotitlán Salinas, Puebla. La curva observada está en azul oscuro y la ajustada (ver texto) en azul claro.

4.2 Mortalidad

La mortalidad siguió un patrón diferencial entre categorías de tamaño. La mayor mortalidad se observó en la primera categoría (1.1 – 5 cm) en la que el 87% de los individuos murieron durante el periodo 1997 a 2015. La mortalidad fue disminuyendo gradualmente hasta llegar a la categoría 5, que tuvo una mortalidad de 20% y volvió a aumentar ligeramente en las categorías 6 y 7. La menor mortalidad se observó en la categoría 8 (900.1 a 1300 cm) con sólo el 7% de los individuos. En la última categoría de tamaño (>1300.1 cm) la mortalidad fue de 38% (Fig. 9).

Al final del periodo muestreado, solamente 103 de los 204 individuos de los que se tenía registro en 1997 sobrevivieron, lo que significa que 50.4% de los individuos murió.

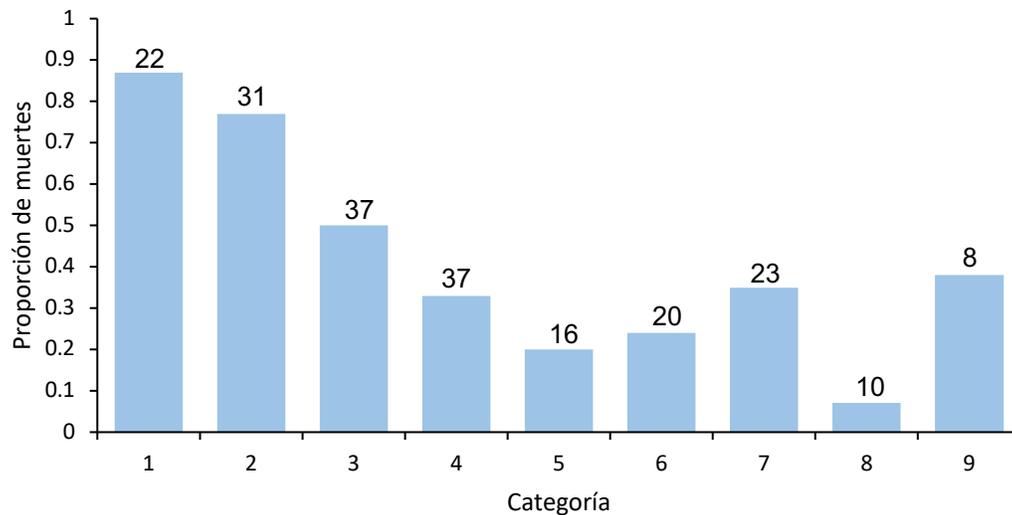


Figura 10. Proporción de individuos de *Neobuxbaumia macrocephala* de cada categoría de tamaño que murieron entre 1997 y 2015 en Zapotitlán Salinas, Puebla. Los números arriba de las columnas son el tamaño de muestra.

Con el objeto de ejemplificar el comportamiento de la supervivencia a través del tiempo en diferentes categorías de tamaño, se construyeron curvas de supervivencia para las categorías 1, 3, 6 y 9 (Fig. 12).

Conforme aumenta la categoría de tamaño, las curvas de supervivencia muestran una caída menos drástica durante los primeros años de observación. Por ejemplo, en la categoría 1 la supervivencia disminuyó hasta 32% entre 1997 y 2002, mientras que en la categoría 6 la supervivencia fue de 87.5% para el mismo periodo y en la categoría 9 no se observó mortalidad.

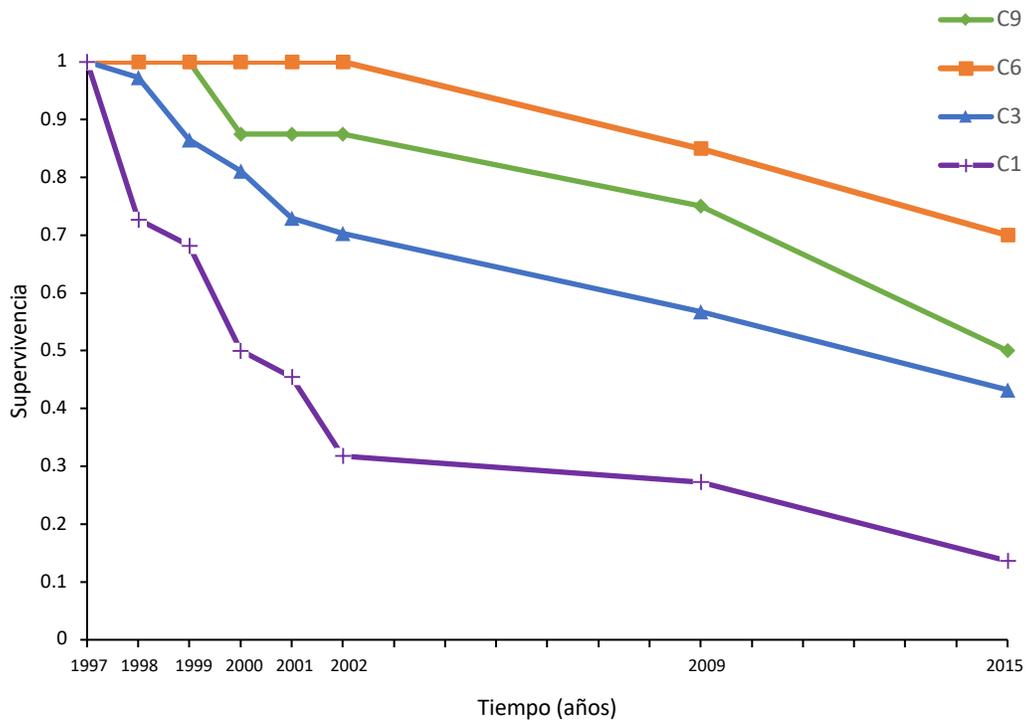


Figura 11. Curvas de supervivencia (proporciones) de los organismos de *Neobuxbaumia macrocephala* de diferentes categorías de tamaño en Zapotitlán Salinas, Puebla (nomenclatura de colores dada en la parte superior derecha de la gráfica para las categorías 1, 3, 6 y 9).

Con respecto a las plantas muertas observadas en campo en 2017 y 2018, y según la condición en la que se encontraron, se definieron tres estados:

- a) Plantas trozadas: eran plantas cuyo tallo principal se encontraba en pie hasta cierta altura (típicamente alrededor de 2 m) y a partir de ese punto estaba trozado y el resto de los fragmentos se encontraban sobre el suelo (Fig. 13).
- b) Plantas desenraizadas: eran aquellas que se había caído completas y cuya base mostraba la raíz expuesta (Fig. 13).
- c) Plantas muertas en pie: fueron individuos que se encontraban completos, pero ya sin vida, lo cual se pudo concluir por el color de sus tejidos e incluso la presencia de cierto nivel de putrefacción en los mismos (Fig. 13).



Figura 12. Detalle fotográfico de los diferentes estados en los que fueron encontradas las plantas muertas de *N. macrocephala* en Zapotitlán Salinas, Puebla. A la izquierda una planta trozada, en medio una desenraizada y a la derecha una muerta en pie.

De las 49 plantas que se observaron muertas en las salidas de campo que se llevaron a cabo en 2017 y 2018, sólo 10 estaban desenraizadas. La mayor parte de las plantas estaban trozadas con sus fragmentos tirados en el suelo, típicamente pendiente abajo (Fig. 13). Particularmente en los individuos en pie y en los trozados pudimos observar la presencia de estructuras cavernosas lignificadas en el interior de los tallos (Fig. 14).



Figura 13. Detalle de las cavernas lignificadas dentro del tallo de algunos individuos de *N. macrocephala* muestreados cerca de Zapotitlán Salinas, Puebla.

La proporción de individuos que mostraron esta condición fue de 88% en los individuos en pie y 62% en los individuos trozados. En los individuos desenraizados dicha proporción fue baja (10%) (Fig. 15).

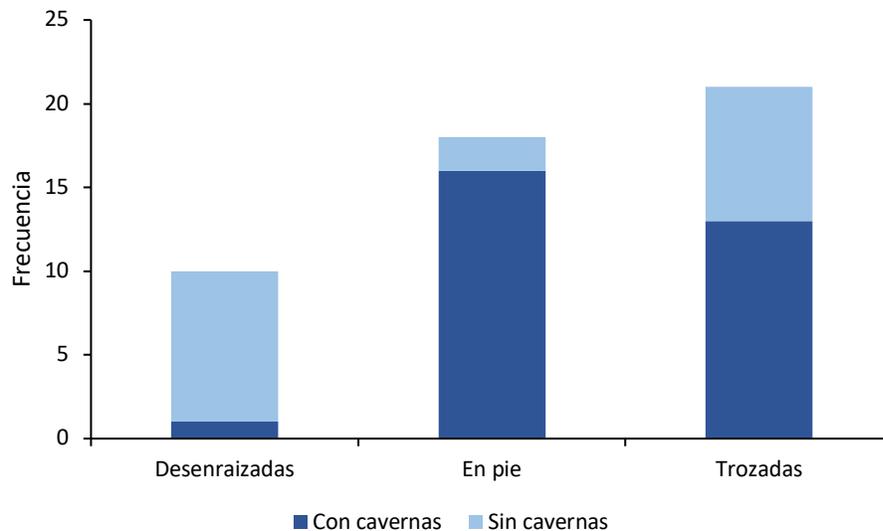


Figura 14. Frecuencias de los tres distintos estados en lo que se encontraron las plantas muertas de *N. macrocephala* en 2017 y 2018. Se indica en cada barra la proporción de individuos en los cuales se encontraron estructuras cavernosas (ver texto).

4.3 Longevidad

La relación tamaño - edad sirvió para estimar la edad de los individuos que encontramos muertos, a partir de la medida de longitud total que se obtuvo de todos sus tallos, ya fuera que estuvieran en pie, desenraizados o trozados (Tabla 2). La planta muerta más grande tuvo una longitud total de casi 50 m, lo que correspondió a una estimación de 223 años, la cual fue la longevidad máxima observada (ver Apéndice 1).

La mayor proporción de los individuos encontrados muertos correspondió a la categoría 7 (500.1 a 900 cm), seguida por los de las categorías 6 y 8. Fueron pocos los individuos de la categoría 9 encontrados muertos, al igual que los de las categorías de la 1 a 5. El hecho de que no hayamos encontrado individuos pequeños muertos claramente no significa que no haya mortalidad en esas categorías, sino que son individuos difíciles de detectar (vivos o muertos) por su pequeño tamaño.

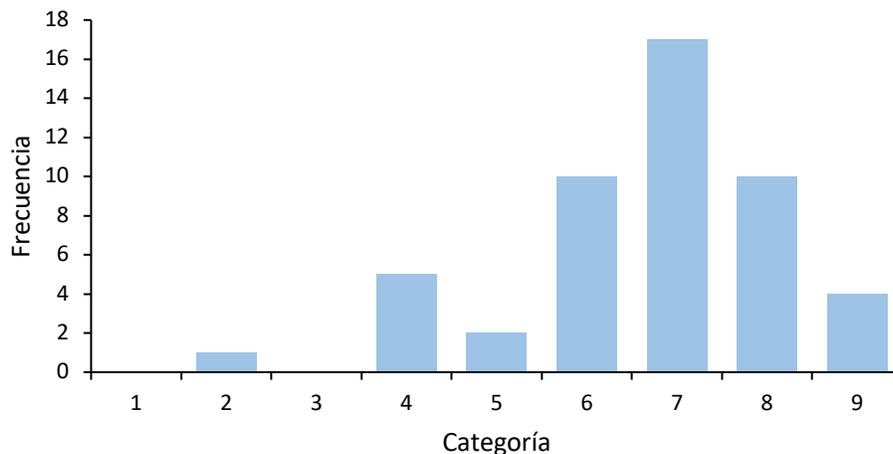


Figura 15. Frecuencias de individuos de *N. macrocephala* encontrados muertos en Zapotitlán Salinas, Puebla, para cada categoría de tamaño en los muestreos de 2017 y 2018.

5. Discusión

5.1 Crecimiento

Las tasas de crecimiento para *Neobuxbaumia macrocephala*, medidas como el aumento en el tamaño de los individuos anualmente o a lo largo del periodo de observación (1997 – 2015) (Fig. 7 y 8) fueron incrementando conforme el tamaño de los individuos aumentaba. Esto es razonable de esperar, puesto que los individuos de mayor tamaño presentan una mayor cantidad de ramas y cada rama representa un meristemo de crecimiento. Entonces, en términos absolutos, un individuo que tiene, por ejemplo, 7 ramas podrá crecer mucho más que un individuo pequeño de un solo tallo que cuenta con un solo meristemo para aumentar su altura (Parker, 1988b; Nobel, 2002). Fue impresionante ver que los individuos de la categoría 8 y 9 crecieron entre 3 y 4 metros en los 18 años de observación (Fig. 7); estos individuos (n=12) tenían entre 5 y 10 ramas, lo que probablemente explica su crecimiento tan activo.

Los individuos de *N. macrocephala* comienzan a ramificarse cuando tienen aproximadamente 280 cm de altura (Vilchis-Anaya, 2000; Esparza-Olguín, 2005). Esto implica que en las categorías 1 a 5 los individuos cuentan, en la mayor parte de los casos, con un solo meristemo para crecer, por lo que su crecimiento será más pausado que en los individuos ramificados. Probablemente esto explica el escalón tan grande que se observa entre las categorías 5 (poco o nada ramificadas) y 6 (ramificadas) en la figura 7.

En términos de la tasa de crecimiento anual, los individuos de las categorías 8 y 9 crecieron entre 23 y 40 cm anualmente (Fig. 8). Esto de nuevo se relaciona con la presencia de múltiples ramificaciones en estas categorías. Lo mismo sucede con otras especies de cactáceas columnares, como *Lophocereus schottii*, la cual presenta muchas

ramificaciones que surgen desde la base del tallo. En esta especie los individuos que tienen entre 10 y 15 ramificaciones crecen entre 1 y 2 m de longitud total en tan sólo un año (Parker, 1988b). Por su parte, *Stenocereus thurberi*, que puede presentar esa misma cantidad de ramificaciones crece de 50 cm a 1 m en el mismo periodo (Parker, 1988b). Mientras que *Cephalocereus columna-trajani*, una especie que no ramifica, crece anualmente 11cm/año (Zavala-Hurtado y Díaz-Solís, 1995). De manera similar, individuos de *Carnegiea gigantea* con 5 a 10 ramificaciones crecen anualmente entre 30 y 80 cm (Steenbergh y Lowe, 1969, 1983). La tasa de crecimiento de nuestra especie de estudio es ligeramente menor, aunque comparable a la de *C. gigantea*. Esto es interesante tomando en cuenta que ambas tienen una arquitectura similar y que además son relativamente cercanas filogenéticamente (Hernández-Hernández *et al.*, 2011).

Es importante notar que nuestros tamaños de muestra de las categorías de mayor tamaño no fueron muy grandes. Esto muestra que pocos individuos alcanzan longitudes totales muy elevadas, como lo indica la estructura poblacional reportada por Esparza-Olguín *et al.* (2005), en la que sólo el 5% de la población se encuentra en la categoría 9, pues seguramente la mayor parte de los individuos se mueren antes de alcanzar ese tamaño. Esta fue una de las observaciones que nos llevó a analizar el tema de la longevidad (ver más adelante).

En cuanto a la tasa relativa de crecimiento, ésta se puede interpretar como el ritmo o la velocidad a la que los individuos crecen, con respecto a su tamaño inicial. Lo que observamos fue que los individuos de menor tamaño o de categorías más pequeñas crecieron hasta 5 veces su tamaño inicial en el periodo muestreado (Fig. 9). En términos generales, esta tasa se fue reduciendo al aumentar la categoría de tamaño, hasta llegar

a los individuos de la categoría 9 en los que sólo se observó un crecimiento de una cuarta parte de su tamaño inicial. Tanto en *L. schottii*, como en *S. thurberi*, *C. gigantea* y en *Neobuxbaumia tetetzo* se presenta el mismo comportamiento, en el que los individuos de mayor tamaño presentan tasas relativas de crecimiento más bajas (Steenbergh y Lowe, 1983; Parker, 1988b; Nuñez-Cosío, 1993). Nobel (2002) y Parker (1988) mencionan que esto se puede atribuir a la historia de vida de las especies, en la que la distribución de los recursos y la energía va cambiando a lo largo de la vida. Conforme los individuos van creciendo, comienzan a dedicar energía, por ejemplo, a la producción de estructuras reproductivas. Es notorio, en nuestros datos, que se presenta una reducción en la tasa relativa de crecimiento de la categoría 5 a la 6 (Figura 9) que, de acuerdo con Vilchis (2000) y Esparza-Olguín et al. (2005), es el tamaño al que los individuos de *N. macrocephala* alcanzan la madurez reproductiva.

La relación edad – tamaño que obtuvimos para *N. macrocephala* (Fig. 10) es una curva binomial en la que se observa que los individuos crecen de manera continua a través del tiempo y que a mayor edad la curva toma una pendiente más inclinada. Esto es un reflejo de lo que comentamos en los párrafos anteriores con respecto a la tasa de crecimiento anual (Fig. 8). En *C. gigantea* se observó un comportamiento muy similar cuando se estudió el crecimiento de la longitud total de los individuos a través del tiempo (Steenbergh y Lowe, 1983). Los autores señalan que su curva de crecimiento fue exponencial, debido al crecimiento continuo de las ramificaciones. Este fenómeno es exactamente el mismo que se observa en *N. macrocephala* y en otras cactáceas columnares, que no detienen o limitan del todo el crecimiento a lo largo de su vida, es decir, su crecimiento es indeterminado (Steenbergh y Lowe, 1983).

Según nuestros cálculos, un individuo de 50 cm de longitud total tendría aproximadamente 22 años. Un individuo de 10 m de longitud total tendría unos 116 años y un individuo de 50 m de longitud total (que fue el mayor tamaño encontrado en el campo) tendría aproximadamente 225 años. Según los datos de Vilchis (2000), un individuo de 25 m de longitud total tendría alrededor de 180 años, mientras que nuestras estimaciones arrojan una edad de 160 años para este mismo tamaño. Debido a que nuestros datos de campo corresponden a un periodo de casi 20 años, mientras que los de Vilchis (2000) son solamente de un año, nos atrevemos a sugerir que nuestros cálculos son más precisos.

Podría pensarse que la forma de la curva edad – tamaño depende en gran medida del valor del intercepto, es decir del tamaño de los individuos al tiempo 0, como lo observó Vilchis (2000). En nuestro caso el tamaño de los individuos al tiempo 0 se fijó en 0.1 cm, que es el tamaño que tienen las plántulas recién emergidas. Hicimos simulaciones cambiando este valor, para evaluar qué tan sensible era el modelo global al mismo, pero lo que observamos fue que al hacer pequeños cambios en el valor del intercepto, la forma global del modelo presentaba cambios mínimos. Esto se debe a la manera en la que se construyó la curva, utilizando las tasas de crecimiento de cada categoría de tamaño para los diferentes fragmentos de esta, de tal manera que el valor inicial no afectaba mucho la forma general de la curva, sino solamente el primer fragmento.

5.2 Mortalidad

La mortalidad, medida como la proporción de individuos muertos por categoría de tamaño en el periodo muestreado, fue más alta en las categorías de menor tamaño y se fue reduciendo a medida que la categoría de tamaño aumentaba (Fig. 11). Esto concuerda con lo que ocurre en la mayoría de las especies de cactáceas, en particular las de ciclo de vida largo, como las columnares (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003; Thomas, 2006; Evans y DeBonis, 2015).

En las primeras etapas del ciclo de vida, las plántulas y juveniles de cactus como *N. macrocephala* enfrentan distintas dificultades en el medio hostil en el que habitan. Con tan solo unos cuantos milímetros de tamaño, los individuos tienen que sobrevivir a temperaturas que superan los 60 °C y a la escasez de agua por largos periodos de tiempo (Esparza-Olguín *et al.*, 2002). Aunque las semillas germinan en el verano, cuando inicia el periodo de lluvias, el patrón de la precipitación es irregular y después de unos cuantos días de lluvia puede haber varias semanas de sequía, aun durante los meses de verano. Esto representa una fuente de mortalidad muy alta para las plántulas (Esparza-Olguín, 2005). En especies como *Neobuxbaumia* spp. y *Lophocereus schottii* la mortalidad llega a ser hasta de 100% en el primer año de vida (Drezner y Lazarus, 2008). Una vez pasado el primer año, la supervivencia aumenta considerablemente si las condiciones climáticas son favorables. Aun si éstas logran sobrevivir a su primer año de vida, en las zonas desérticas es común que haya años con precipitaciones extremadamente bajas. De esta manera, las plantas jóvenes cuyas raíces apenas penetran el suelo unos cuantos centímetros de profundidad, están a merced de estas adversidades, aun cuando se

encuentren bajo la sombra de plantas nodrizas (Valiente-Banuet *et al.*, 1991; Flores *et al.*, 2003; Drezner y Lazarus, 2008; Olvera, 2018).

En *C. gigantea* se ha estimado que, de un millón de semillas dispersadas en un año, solo alrededor de 5 plántulas logran sobrevivir el primer año de vida (Steenbergh y Lowe, 1977). Las interacciones positivas o de facilitación con otras especies de plantas (i.e. las nodrizas), pueden ser de gran relevancia para aumentar las probabilidades de supervivencia de las plántulas de cactáceas columnares. Las plantas nodrizas proveen un microambiente que amortigua las arduas condiciones ambientales en términos de radiación solar, temperatura, escasez de humedad, entre otras (Godínez-Álvarez y Valiente-Banuet, 1998; Carrillo-García *et al.*, 1999).

Las curvas de supervivencia obtenidas en el presente estudio muestran un comportamiento diferente según la categoría de tamaño. La categoría 1, tiene una curva de supervivencia en la que se observa una alta mortalidad durante los primeros años, mientras que, en otras categorías de tamaño la caída de la supervivencia es menos drástica. Esto confirma lo que comentamos en los párrafos anteriores sobre la fragilidad de las fases tempranas del ciclo de vida. Al presentar este fenómeno de manera gráfica, es fácil apreciar las altas tasas de mortalidad en individuos pequeños y la forma en la que ésta se estabiliza con el tiempo y a medida que los individuos crecen. Con esto se confirma la importancia de este tipo de estudios a mediano plazo, particularmente cuando se trata de especies longevas, para poder observar el comportamiento poblacional con mayor detalle (Steenbergh y Lowe, 1969, 1983; Olvera, 2018).

Los individuos muertos se agruparon en tres categorías: desenraizados, en pie y trozados. De los 49 los individuos muertos observados, 10 estaban desenraizados, es

decir, se encontraban caídos en su totalidad sobre el suelo y la raíz estaba expuesta. De los demás, 18 habían muerto en pie y 21 estaban trozados en alguna parte de su tallo, por lo general a una altura entre 1 y 2 m.

Con el objetivo de evaluar las posibles causas de la mortalidad, se realizaron observaciones de campo para determinar los factores que habían provocado la muerte de los individuos. Se realizaron tres categorías: individuos desenraizados, en pie y trozados. Podemos inferir que las plantas desenraizadas se cayeron debido a su gran tamaño, quizá empujadas por la fuerza del viento y/o por la erosión del suelo. Estas plantas se encontraron cerca de pendientes o cárcavas, donde el flujo del agua pudo haber sido la principal causa de la erosión. Por otro lado, la mayoría de las plantas que se encontraron en pie o trozadas presentaban cavernas lignificadas dentro del tallo y además en muchos casos mostraban indicios de putrefacción o necrosis (Fig. 14).

La presencia de las cavernas antes mencionadas no se había reportado con anterioridad para la especie estudiada. Sin embargo, se tiene registro que las larvas de varias especies de insectos (coleópteros, lepidópteros e incluso dípteros) llegan a parasitar a especies de cactáceas columnares (Boyle, 1948; Takacs, 1967). Según nuestras observaciones y las de Lightle *et al.* (1942), el desarrollo del proceso de parasitismo y necrosis podría darse de la siguiente manera: primero, aparecen unos pequeños orificios de color claro a lo largo del tallo de la planta (probablemente asociados a la oviposición por parte del insecto); después, los orificios se empiezan a tornar negruzcos y de ellos puede empezar a salir un exudado de color café oscuro; con el tiempo, el tejido del tallo se va secando y se empiezan a notar los gránulos de carbonato de calcio tan característicos de los tallos de las cactáceas; las partes del tejido seco

comienzan a desprenderse y las estructuras leñosas de dentro del tallo se hacen visibles; al irse debilitando el tejido de sostén, el tallo se troza y la planta cae (Lightle *et al.*, 1942).

Los insectos parásitos transmiten, además, una infección bacteriana causante de la necrosis. Las bacterias asociadas son las gram positivas *Erwinia carnegieana*, *E. caratovora*, *E. atroseptica*, *E. chrisanthemi*, *E. betavascularum* y *E. cacticida*, que causan este tipo de afecciones en muchas especies de cactáceas tanto silvestres como cultivables (Takacs, 1967; Méndez-Gallegos, 2007).

De acuerdo con observaciones de personas de la localidad donde se encuentra la

población de *N. macrocephala* estudiada, el coleóptero *Chalcolepidius approximatus* (Fig. 17) es uno de los principales insectos que oviposita en sus tallos haciendo un orificio en sus tejidos. Al eclosionar los huevecillos, las larvas se desplazan hacia el interior del tallo, causando la formación de las



Figura 16. Ejemplar del coleóptero *Chalcolepidius approximatus*. Fotografía de Felix Fleck

cavernas que observamos. Suponemos que la lignificación de estas cavernas es una especie de respuesta inmune de la planta ante la presencia de la larva (Takacs, 1967).

De todas las probables causas de muerte en esta especie, la necrosis y el parasitismo fue la más frecuente y los individuos encontrados muertos con estas características no mostraban ningún patrón en su tamaño o en su edad, por lo que cualquier planta de la población parece estar propensa a ser infectada. Cabe mencionar que entre los individuos encontrados muertos se cuentan muy pocas plantas pequeñas,

pues en nuestra búsqueda fue mucho más fácil encontrar plantas grandes debido a su prominencia visual. Sin embargo, los fenómenos de mortalidad en plantas pequeñas pudieron observarse en los registros de nuestra base de datos. Podemos sugerir entonces que la mortalidad en individuos pequeños se da fundamentalmente como resultado de la sequía (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003), mientras que la mortalidad en individuos grandes se da por parasitismo y necrosis, y por la caída de individuos como resultado de la combinación entre su gran tamaño, el viento y/o la erosión del suelo.

5.3 Longevidad

La longevidad en *N. macrocephala* fue estimada a partir de la relación tamaño – edad comentada en la sección anterior (Fig. 10). Con base en esta curva, se pudo estimar la edad de un individuo dada su longitud total. De esta manera, pudimos determinar la edad aproximada al momento de la muerte en la población estudiada basándonos en las mediciones obtenidas en campo de los individuos muertos.

La mayoría de las plantas muertas que se encontraron fueron de la categoría 7 (17 individuos de entre 5 y 9 m de longitud total), seguida por las categorías 6 (10 individuos de entre 2 y 5 m de longitud total) y 8 (10 individuos de entre 9 y 13 m de longitud total). Para nuestra sorpresa, 18 de los individuos muertos encontrados (37% de la muestra) tenían menos de 5 m de altura, es decir, eran individuos relativamente jóvenes de menos de 86 años. De los 4 individuos más grandes encontrados muertos, se les estimó una edad de entre 133 y 223 años, que aparentemente es la edad máxima que pueden alcanzar estas plantas. Sin embargo, sólo el 8% de la muestra de plantas muertas se encontró en esta categoría. Esto quiere decir que las plantas no mueren por senectud,

sino por causas distintas como patologías o parasitismo, principalmente entre los 2 y 13 metros de longitud total (75% de la muestra de plantas muertas, con edades de entre 47 y 129 años).

Llama la atención, de nuevo, que el inicio de la reproducción (transición de la categoría 5 a la 6) también marca una diferencia en cuanto a la probabilidad de muerte, pues se encontraron sólo 2 plantas muertas de la categoría 5, mientras que hubo 10 de la categoría 6.

En *C. gigantea*, que es una especie en la que se han llevado a cabo una gran cantidad de estudios sobre supervivencia y longevidad, el tiempo de vida máximo que se estima para las plantas es de entre 230 y 260 años (Steenbergh y Lowe, 1983; Drezner, 2003). Sin embargo, su tamaño al alcanzar esta edad varía entre poblaciones. En algunas poblaciones, dicha edad se alcanza cuando el tallo principal tiene alrededor de 12 m de altura, mientras que en otras poblaciones cuando tiene hasta cerca de 18 m de altura (Drezner, 2003). Estas diferencias se deben a que hay distintas tasas de crecimiento entre poblaciones, propiciadas por la variación de las condiciones ambientales en cada una de ellas. De hecho, esto afecta también a la reproducción, pues en una de las poblaciones estudiadas el tamaño a la primera reproducción se alcanza a los 52 años, mientras que en otra que habita en un medio más hostil y en condiciones más extremas de aridez, el tamaño necesario para el inicio de la reproducción se alcanza hasta los 127 años (Drezner, 2008 y 2014).

Por su parte, Parker (1988) trabajó con *L. schottii* y *S. thurberi*, dos cactus columnares del Desierto Sonorense. Encontró, a través de los modelos que construyó, que una planta de *L. schottii* con una longitud total de 13.5 m tiene aproximadamente 42

años, mientras que una planta de *S. thurberi* de 22.5 m de longitud total tiene unos 60 años. Comparando con nuestra especie de estudio, estas dos plantas parecen tener una tasa de crecimiento más rápida y una menor longevidad. Se abre entonces la pregunta de en qué medida se relacionan la longevidad con la tasa de crecimiento de las plantas.

5.4 Perspectivas

Con este trabajo pudimos identificar la utilidad de tener acceso a bases de datos robustas a largo y mediano plazo para el estudio de aspectos importantes de la ecología de poblaciones de las especies. Una gran proporción de estudios poblacionales, aún en plantas longevas, no pasan de 2 a 3 años de duración (Crone *et al.*, 2011). En el presente estudio se contó con datos de supervivencia y crecimiento de un periodo de 18 años lo que nos permitió evaluar de manera más fidedigna la dinámica poblacional de la especie. Sin embargo, para una planta que vive más de 200 años, un seguimiento de 18 años sigue siendo limitado y se propone la continuación de un seguimiento de la población a largo plazo, como lo realizado para *Carnegiea gigantea* (Olvera, 2018).

La presente tesis es el primer trabajo con cactáceas columnares en donde se estudian las probables causas de mortalidad y la edades y tamaños a las que los individuos mueren. Esto representa una contribución significativa al área de la longevidad y la senescencia en plantas. El hecho de que muchas plantas tienen un crecimiento indeterminado sugiere que no se presenta en ellas el fenómeno de senescencia. Sin embargo, es evidente que tampoco son inmortales (Steenbergh y Lowe, 1983). En algún momento a lo largo del proceso de crecimiento indeterminado se presenta la muerte, no como resultado de una senescencia programada genéticamente, sino como producto de

enfermedades, disturbios u otros factores externos a la planta. En el caso de *N. macrocephala*, uno de los factores que afectan a la supervivencia de los individuos es el parasitismo, un factor externo a la planta misma que afecta la longevidad potencial de la población. Es a razón de esto que a partir de los resultados obtenidos en este trabajo se plantea el desarrollo de estudios posteriores que tengan como objetivo el analizar a fondo las causas de la mortalidad y el probable rol de estas en la conservación de la especie.

6. Conclusiones

1. El crecimiento acumulado de los individuos de *N. macrocephala* fue diferente entre categorías de tamaño, las categorías de tamaño pequeñas tuvieron un menor crecimiento y las mayores un mayor crecimiento total.
2. Las tasas de crecimiento anuales fueron similares a las tasas de crecimiento acumulado, individuos con pocas o ninguna rama crecían pocos centímetros anualmente e individuos con muchas ramificaciones crecían más.
3. El ritmo o la velocidad de crecimiento expresada como la tasa relativa de crecimiento indicó que las plantas pequeñas a pesar de crecer menos lo hacen a un ritmo más acelerado que las plantas de mayor tamaño.
4. La curva de crecimiento se utilizó para estimar la edad de los individuos a partir de su longitud total, permitiendo así llevar a cabo los análisis de longevidad posteriores.

5. La mortalidad fue diferente para cada categoría de tamaño y fue mayor en las categorías pequeñas a medida que se reducía con el incremento en tamaño de las categorías.
6. Los tres distintos estados en los que fueron encontradas las plantas muertas permitieron inferir que las plantas desenraizadas habían muerto a causa de la erosión del suelo, el gran tamaño de los individuos y/ el viento. Mientras que las plantas trozadas o muertas en pie murieron en su mayoría por razones de parasitismo o necrosis.
7. Con la relación edad – tamaño se estimó la edad de los individuos dada su longitud total y con lo que se conoció la edad al momento de morir de los individuos encontrados muertos, la mayor longevidad estimada para un individuo que media 49991 cm de longitud total fue de 223 años.

Literatura citada

- Albarrán-Hernández M. 2011. Biología reproductiva de *Furcraea parrmienteri*. Tesis de Licenciatura, UNAM, México, D.F.
- Anderson E F. 2001. The cactus family. Timber Press, Portland, Or.
- Ang P. 1991. Age-and size-dependent growth and mortality in a population of *Fucus gardneri*. *Marine Ecology-progress Series - MAR ECOL-PROGR SER* **78**:173-187.
- Aranda-Pineda J A, Fernándezs-Muñiz T, Marten-Rodríguez S, Quesada-Avendaño M. 2016. ¿El tamaño importa? Estudio del daño provocado por un huracán a una población de una cactácea columnar endémica de México. *ResearchGate* **61**:85-95.
- Arias S, Gama-López S, Guzmán-Cruz L U, Vázquez-Benítez B. 1993. Flora del valle de Tehuacán-Cuicatlán. Página (Universidad Nacional Autónoma de México, Ed.). 1. ed. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología, México, D.F.
- Banavar J R, Maritan A, Rinaldo A. 1999. Size and form in efficient transportation networks. *Nature* **399**:130.
- Barcikowski W, Nobel P S. 1984. Water Relations of Cacti During Desiccation: Distribution of Water in Tissues. *Botanical Gazette* **145**:110-115.
- Barthlott W, Hunt D R. 1993. Cactaceae. Páginas 161-197 en K. Kubitzki, J. G. Rohwer, y V. Bittrich, editores. Flowering Plants · Dicotyledons: Magnoliid, Hamamelid and Caryophyllid Families.
- Batra V. 2009. Plant ecology. Oxford Book Co., Jaipur, India.

- Begon M, Townsend C R, Harper J L. 2006. Ecology: from individuals to ecosystems. 4th ed. Blackwell Pub, Malden, MA.
- Bowers J E. 1980. Catastrophic freezes in the Sonoran Desert **2**:232-236.
- Bowers J E, Webb R H, Rondeau R J. 1995. Longevity, recruitment and mortality of desert plants in Grand Canyon, Arizona, USA. *Journal of Vegetation Science* **6**:551-564.
- Boyle A M. 1948. Further studies of the bacterial necrosis of the giant cactus.
- Carrillo-Garcia Á, Luz D L, León J-L, Bashan Y, Bethlenfalvay G J. 1999. Nurse Plants, Mycorrhizae, and Plant Establishment in a Disturbed Area of the Sonoran Desert. *Restoration Ecology* **7**:321-335.
- Charnov E L. 1993. Life history invariants: some explorations of symmetry in evolutionary ecology. Oxford University Press, Oxford [England] ; New York.
- Cook R E. 1979. Patterns of Juvenile Mortality and Recruitment in Plants. Páginas 207-231 Topics in Plant Population Biology. Palgrave, London.
- Craine J M, Dybzinski R. 2013. Mechanisms of plant competition for nutrients, water and light. *Functional Ecology* **27**:833-840.
- Crone E E et al. 2011. How do plant ecologists use matrix population models?: Matrix population models for plants. *Ecology Letters* **14**:1-8.
- Damuth J. 2001. Scaling of growth: Plants and animals are not so different. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **98**:2113-2114.
- Dávila P, Arizmendi M D C, Valiente-Banuet A, Villaseñor J L, Casas A, Lira R. 2002. Biological diversity in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *Biodiversity & Conservation* **11**:421-442.

- Dawson T E. 1993. Hydraulic Lift and Water Use by Plants: Implications for Water Balance, Performance and Plant-Plant Interactions. *Oecologia* **95**:565-574.
- Devaranavadi D S B, Bassappa S, Jolli, R.B, Wali S Y, Bagali, A.N. 2013. Height-Age Growth Curve Modelling for Different Tree Species in Drylands of North Karnataka. *Global Journal of Science Frontier Research*.
- Drezner T D. 2014. How long does the giant saguaro live? Life, death and reproduction in the desert. *Journal of Arid Environments* **104**:34-37.
- Drezner T D, Lazarus B L. 2008. The Population Dynamics of Columnar and Other Cacti: A Review. *Geography Compass* **2**:1-29.
- Drezner T D, Wester D. 2005. Saguaro (*Carnegiea gigantea*, cactaceae) growth rate over its american range and the link to summer precipitation. *The Southwestern Naturalist* **50**:65-68.
- Dubrovsky J G. 1996. Seed hydration memory in Sonoran Desert cacti and its ecological implication. *American Journal of Botany* **83**:624-632.
- Edney E B, Gill R W. 1968. Evolution of Senescence and Specific Longevity. *Nature* **220**:281-282.
- Esparza-Olguín L. 2005. Estudio comparativo de tres especies de cactáceas columnares del género *Neobuxbaumia* que difieren en su nivel de rareza: un enfoque genético - demográfico. Tesis de Doctorado, UNAM, México, D.F.
- Esparza-Olguín L, Valverde T, Vilchis-Anaya E. 2002. Demographic analysis of a rare columnar cactus (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, Mexico. *Biological Conservation* **103**:349–359.

- Evans L S, Cantarella V A, Stolte K W, Thompson K H. 1994. Epidermal browning of saguaro cacti (*Carnegiea gigantea*): Surface and internal characteristics associated with browning. *Environmental and Experimental Botany* **34**:9-17.
- Evans L S, DeBonis M. 2015. Predicting morbidity and mortality of *Carnegiea gigantea*. *The Journal of the Torrey Botanical Society* **142**:231-239.
- Evans L S, Fehling B J. 1994. Surficial injuries of several long-lived columnar cacti of the Sonoran Desert, Mexico. *Environmental and Experimental Botany* **34**:19-23.
- Evans L S, Howard K A, Stolze E J. 1992. Epidermal browning of saguaro cacti (*Carnegiea gigantea*): is it new or related to direction? *Environmental and Experimental Botany* **32**:357-363.
- Flores J, Jurado E, Ezcurra E. 2003. Are nurse-protégé interactions more common among plants from arid environments? *Journal of Vegetation Science* **14**:911-916.
- Gaston K J. 1994. *Rarity*. 1. ed. Chapman & Hall, London.
- Gibson A C, Nobel P S. 1986. *The Cactus Primer*. Harvard University Press.
- Gillner S, Rüger N, Roloff A, Berger U. 2013. Low relative growth rates predict future mortality of common beech (*Fagus sylvatica* L.). *Forest Ecology and Management* **302**:372-378.
- Godínez-Alvarez H, Valiente-Banuet A. 2004. Demography of the columnar cactus *Neobuxbaumia macrocephala*: a comparative approach using population projection matrices. *Plant Ecology* **174**:109–118.
- Godínez-Alvarez H, Valiente-Banuet A, Banuet L V. 1999. Biotic interactions and the population dynamics of the long-lived columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo* in the Tehuacán Valley, Mexico. *Canadian Journal of Botany* **77**:203–208.

- Godínez-Álvarez H, Valverde T, Ortega-Baes P. 2003. Demographic Trends in the Cactaceae. *The Botanical Review* **69**:173-203.
- Godínez-Álvarez H, Valiente-Banuet A. 1998. Germination and early seedling growth of Tehuacan Valley cacti species: the role of soils and seed ingestion by dispersers on seedling growth. *Journal of Arid Environments* **39**:21-31.
- Goettsch B et al. 2015. High proportion of cactus species threatened with extinction. *Nature Plants* **1**:nplants2015142.
- Gurvich D E, Zeballos S R, Demaio P H. 2014. Diversity and composition of cactus species along an altitudinal gradient in the Sierras del Norte Mountains (Córdoba, Argentina). *South African Journal of Botany* **93**:142-147.
- Guzmán U, Arias S, Dávila Aranda P D. 2003. Catálogo de cactáceas mexicanas. UNAM : Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D.F.
- Hernández-Hernández T, Hernández H M, De-Nova J A, Puente R, Eguiarte L E, Magallón S. 2011. Phylogenetic relationships and evolution of growth form in Cactaceae (Caryophyllales, Eudicotyledoneae). *American Journal of Botany* **98**:44-61.
- Herrera M. L G, López R. T. 2017. Columnar cacti as sources of energy and protein for frugivorous bats in a semi-arid ecosystem. *Biotropica* **49**:56-62.
- Holmgren M, Scheffer M, Ezcurra E, Gutiérrez J R, Mohren G M. 2001. El Niño effects on the dynamics of terrestrial ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution* **16**:89–94.
- Hunt R. 1990. Basic Growth Analysis. Springer Netherlands, Dordrecht.

- IUCN. 2009, abril 29. *Neobuxbaumia macrocephala*: Arias, S., Zavala-Hurtado, A. & Valverde, T.: The IUCN Red List of Threatened Species 2017: e.T152178A121525371. International Union for Conservation of Nature.
- Kindlmann P, Dixon A F G, Gross L J. 1992. The relationship between individual and population growth rates in multicellular organisms. *Journal of Theoretical Biology* **157**:535-542.
- Kroon H de, Groenendaal J van, Ehrlén J. 2000. Elasticities: A Review of Methods and Model Limitations. *Ecology* **81**:607-618.
- Lightle P C, Standmng E T, Bkown J G. 1942. A bacterial necrosis of the Giant Cactus. *Phytopathology* **32**.
- Mandujano C E, Verhulst J, Carrillo-Angeles I G, Golubov J K. 2007. Population Dynamics of *Ariocarpus scaphirostris* Bödeker (Cactaceae): Evaluating the Status of a Threatened Species.
- McCoy M W, Gillooly J F. 2008. Predicting natural mortality rates of plants and animals. *Ecology Letters* **11**:710-716.
- McDowell N et al. 2008. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist* **178**:719-739.
- Méndez M, Dorantes A, Dzib G, Argáez J, Durán R. 2006. Germinación y establecimiento de plántulas de *Pterocereus gaumeri*, una cactácea columnar, rara y endémica de Yucatán, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*:33-41.

- Méndez-Gallegos S de J. 2007. Identificación y control de las enfermedades más comunes en el nopal:9.
- Nobel P S, editor. 2002. Cacti: biology and uses. University of California Press, Berkeley.
- Novoa A, Le Roux J J, Robertson M P, Wilson J R U, Richardson D M. 2014. Introduced and invasive cactus species: a global review. *AoB Plants* **7**.
- Núñez-Cosío H. 1993. Determinación de edades de una cactácea columnar gigante *Neobuxbaumia tetetzo* (Coulter) Backeberg, en Zapotitlán de las Salinas, Puebla. Tesis de Licenciatura, UNAM, México, D.F.
- Olivieri I, Couvet D, Slatkin M. 1994. Allocation of Reproductive Effort in Perennial Plants Under Pollen Limitation. *The American Naturalist* **144**:373-394.
- Olvera J. 2018. Evaluación a mediano plazo del comportamiento demográfico de una población de *Neobuxbaumia macrocephala* (Cactaceae), en Zapotitlán Salinas, Puebla, México. Tesis de Licenciatura, UNAM, México, D.F.
- Ortega-Baes P, Godínez-Alvarez H. 2006. Global Diversity and Conservation Priorities in the Cactaceae. *Biodiversity and Conservation* **15**:817-827.
- Parker I M et al. 1999. Impact: Toward a Framework for Understanding the Ecological Effects of Invaders:17.
- Parker K C. 1988a. Growth Rates of *Stenocereus thurberi* and *Lophocereus schottii* in Southern Arizona. *Botanical Gazette* **149**:335-346.
- Parker K C. 1988b. Environmental relationships and vegetation associates of columnar cacti in the northern Sonoran Desert. *Vegetatio* **78**:125-140.

- Parker K C. 1993. Climatic Effects on Regeneration Trends for Two Columnar Cacti in the Northern Sonoran Desert. *Annals of the Association of American Geographers* **83**:452-474.
- Pavón N P, Hernández-Trejo H, Rico-Gray V. 2000. Distribution of plant life forms along an altitudinal gradient in the semi-arid valley of Zapotitlán, Mexico. *Journal of Vegetation Science* **11**:39-42.
- Pommerening A, Muszta A. 2015. Methods of modelling relative growth rate. *Forest Ecosystems* **2**.
- Rabinowitz D. 1981. Seven forms of rarity. Páginas 205-217 en H. Synge, editor. The Biological Aspects of Rare Plant Conservation. John Wiley & Sons Ltd.
- Reyes-Olivas A, García-Moya E, López-Mata L. 2002. Cacti-shrub interactions in the coastal desert of northern Sinaloa, Mexico. *Journal of Arid Environments* **52**:431-445.
- Rojas-Aréchiga M, Vázquez-Yanes C. 2000. Cactus seed germination: a review. *Journal of Arid Environments* **44**:85-104.
- Ruedas M, Valverde T, Zavala-Hurtado J A. 2006. Analysis of the factors that affect the distribution and abundance of three *Neobuxbaumia species* (Cactaceae) that differ in their degree of rarity. *Acta Oecologica* **29**:155-164.
- Shreve F. 1935. Longevity of cacti **7**:66-68.
- Silvertown J, Franco M, Pisanty I, Mendoza A. 1993. Comparative Plant Demography-- Relative Importance of Life-Cycle Components to the Finite Rate of Increase in Woody and Herbaceous Perennials. *Journal of Ecology* **81**:465-476.

- Silvertown J W. 1980. The evolutionary ecology of mast seeding in trees. *Biological Journal of the Linnean Society* **14**:235-250.
- Steenbergh W F, Lowe C H. 1969. Critical Factors During the First Years of Life of the Saguaro (*Cereus giganteus*) at Saguaro National Monument, Arizona. *Ecology* **50**:825-834.
- Steenbergh W F, Lowe C H. 1977. Ecology of the Saguaro: II, Reproduction, Germination, Establishment, Growth, and Survival of the Young Plant. Dept. of the Interior, National Park Service]: for sale by the Supt. of Docs., U.S. Govt. Print. Off.
- Steenbergh W, Lowe C H. 1983. Ecology of the Saguaro: III, Growth and Demography.
- Takacs D J. 1967. Persistence of the bacterium *Erwinia carnegieana* in soil and its relationship to the establishment and survival of saguaro (*Carnegiea gigantea*) cacti.
- Thomas P A. 2006. Mortality over 16 years of cacti in a burnt desert grassland. *Plant Ecology* **183**:9-17.
- Ureta C, Martorell C, Cuervo-Robayo Á P, Mandujano M C, Martínez-Meyer E. 2018. Inferring space from time: On the relationship between demography and environmental suitability in the desert plant *O. rastrera*. *PLOS ONE* **13**:e0201543.
- Valiente-Banuet A, Casas A, Alcántara A, Dávila P, Flores-Hernández N, Arizmendi M del C, Villaseñor J L, Ramírez J O. 2000. La vegetación del valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **67**:25-74.
- Valiente-Banuet A, Rojas-Martínez A, Arizmendi M D C, Dávila P. 1997. Pollination biology of two columnar Cacti (*Neobuxbaumia mezcalaensis* and *Neobuxbaumia*

- macrocephala*) in the Tehuacan Valley, central Mexico. *American Journal of Botany* **84**:452-452.
- Valiente-Banuet A, Vite F, Zavala-Hurtado J A. 1991. Interaction between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse shrub *Mimosa luisana*. *Journal of Vegetation Science* **2**:11-14.
- Valverde T, Quijas S, López-Villavicencio M, Castillo S. 2004. Population dynamics of *Mammillaria magnimamma* Haworth. (Cactaceae) in a lava-field in central Mexico. *Plant Ecology* **170**:167-184.
- Vasek F C. 1980. Creosote Bush: Long-Lived Clones in the Mojave Desert. *American Journal of Botany* **67**:246-255.
- Vilchis-Anaya E. 2000. Estudio Poblacional por Edades de *Neobuxbaumia macrocephala* (Cactaceae) en Zapotitlán Salinas, Puebla. Tesis de Licenciatura, UNAM, México, D.F.
- Wolf B O, Rio C M del. 2003. How important are columnar cacti as sources of water and nutrients for desert consumers? A review. *Isotopes in Environmental and Health Studies* **39**:53-67.
- Woolhouse N W. 1974. Longevity and senescence in plants. *Science Progress (1933-)* **61**:123-147.
- Zavala-Hurtado J A, Díaz-Solís A. 1995. Repair, growth, age and reproduction in the giant columnar cactus *Cephalocereus columna-trajani* (Karwinski ex. Pfeiffer) Schumann (Cactaceae). *Journal of Arid Environments* **31**:21-31.

Apéndice 1. Longitud total de cada uno de los individuos encontrados muertos en el campo, con su respectiva categoría de tamaño y edad estimada. La columna de la derecha se refiere a los estados descritos en el texto: en pie (P), trozado (T) y desenraizado (D).

Longitud total (cm)	Categoría	Edad estimada (años)	Estado
15	2	12	D
54	4	22	P
57	4	23	P
60	4	30	P
61	4	24	D
93	4	30	D
147	5	40	P
197	5	48	P
336	6	66	P
340	6	67	D
344	6	66	T
364	6	70	P
372	6	70	T
380	6	72	T
384	6	72	T
384	6	72	D
417	6	77	P
455	6	81	D
515	7	89	P
558	7	91	T
589	7	93	T
613	7	95	T
626	7	96	T
647	7	97	P
649	7	97	D
658	7	98	P
662	7	98	T
665	7	98	T
665	7	98	D
678	7	99	T
681	7	99	P
755	7	104	T
774	7	105	T
815	7	107	T
871	7	109	D
912	8	113	P
921	8	114	P
940	8	115	T
1001	8	117	P
1121	8	122	P
1163	8	124	T
1211	8	126	D
1255	8	128	T
1263	8	129	P
1269	8	129	P
1470	9	135	T
1955	9	147	T
2814	9	168	T
4991	9	223	T