



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**INSTITUTO DE ECOLOGÍA
ECOLOGÍA**

**CONTRIBUCIÓN DE LOS EVENTOS REPRODUCTIVOS Y EL CRECIMIENTO CLONAL
EN LA DINÁMICA POBLACIONAL DE *LOPHOPHORA DIFFUSA* (CACTACEAE)**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

MARÍA ISABEL BRISEÑO SÁNCHEZ

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

COMITÉ TUTOR: DRA. SONIA VÁZQUEZ SANTANA
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM
DR. ÁNGEL SALVADOR ARIAS MONTES
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

MÉXICO, CD. MX. AGOSTO, 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

**CONTRIBUCIÓN DE LOS EVENTOS REPRODUCTIVOS Y EL CRECIMIENTO CLONAL
EN LA DINÁMICA POBLACIONAL DE *LOPHOPHORA DIFFUSA* (CACTACEAE)**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

MARÍA ISABEL BRISEÑO SÁNCHEZ

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

COMITÉ TUTOR: DRA. SONIA VÁZQUEZ SANTANA
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM
DR. ÁNGEL SALVADOR ARIAS MONTES
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

MÉXICO, CD. MX. AGOSTO, 2019.

OFICIO CPCB/708/2019

Asunto: Oficio de Jurado para Examen de Grado.

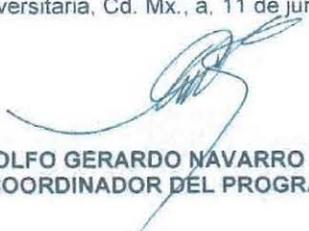
M en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted, que el Subcomité de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas, en su sesión ordinaria del día 8 de abril de 2019, aprobó el jurado para la presentación del examen para obtener el grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**, a la alumna **BRISEÑO SÁNCHEZ MARÍA ISABEL** con número de cuenta **306070235** con la tesis titulada: "**CONTRIBUCIÓN DE LOS EVENTOS REPRODUCTIVOS Y EL CRECIMIENTO CLONAL EN LA DINÁMICA POBLACIONAL DE *Lophophora diffusa* (Cactaceae)**", bajo la dirección de la **DRA. MARÍA DEL CARMEN MANDUJANO SÁNCHEZ**:

Presidente:	DR. CARLOS MARTORELL DELGADO
Vocal:	DRA. ROCÍO SANTOS GALLY
Secretario:	DRA. SONIA VÁZQUEZ SANTANA
Suplente:	DR. JOSÉ ALBERTO BÚRQUEZ MONTIJO
Suplente	DR. JOSÉ ALEJANDRO ZAVALA HURTADO

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

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 11 de junio 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 realizar mis estudios de maestría.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada para la realización de mi trabajo de investigación. Al proyecto CONACYT 221363 “Estrategias reproductivas en cactáceas; facilitación o interferencia” cuya responsable es la Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez, y al presupuesto operativo del Instituto de Ecología de la UNAM por financiar mi proyecto de investigación.

A la Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez por aceptar dirigir este trabajo y a los miembros de mi comité tutorial, la Dra. Sonia Vázquez Santana y el Dr. Ángel Salvador Arias Montes por sus valiosas aportaciones.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

A la Universidad Nacional Autónoma de México y al Instituto de Ecología, en especial al Laboratorio de Genética y Ecología por prestar sus instalaciones para realizar este proyecto y ser mi segunda casa.

A la Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez (Meli) por motivarme a hacer un posgrado y por todo el apoyo tanto académico como personal. Gracias por las enseñanzas en campo.

A los miembros de mi comité por aceptar revisar y mejorar mi trabajo de investigación. Dra. Sonia Vázquez Santana, Dr. Ángel Salvador Arias Montes, Dr. Carlos Martorell Delgado, Dra. Rocío Santos Gally, Dr. José Alberto Búrquez Montijo y Dr. José Alejandro Zavala Hurtado.

A la Dra. Mariana Rojas Aréchiga por el apoyo en el laboratorio y en la logística en las salidas a campo. A Lic. Anabel Domínguez Reyes por su apoyo técnico en el laboratorio y en los experimentos de germinación.

A mis compañeras de Maestría, Jessica Reyes, Diana Cárdenas y Linda Mariana Martínez, por las clases compartidas y los momentos en campo, las admiro y aprecio mucho.

A todos mis amigos y compañeros de campo, en especial a Sandino Guerrero y Esteban Munguía por llevarme a mis sitios de estudio y por permitirme aprender de sus proyectos. A Mariana Cano y José Antonio Aranda (Pepillo) por ser tan auténticos, ayudarme y alegrar mis salidas a campo. Al Dr. Jordan Golubov por consentirnos tanto en campo. A José María Casanova por organizar las noches de pizza en Cadereyta. A Cristina Ramírez, Omar Díaz y a todos los tomentosos del Semidesierto, Tania, Laura Gabriela, Eder, Katya, Gerardo, Mariana Paola, Yucel, Pedro, Ceci, Sandra y Bere, las noches jugando UNO con ustedes son las mejores.

A mi hermano Alfonso y a mi mamá por apoyarme en todo. A las mujeres de mi familia, mi abuela Margarita, mis tías Feliz, Irma y Ana, y a mis primas Karla, Ingrid, Grisel, Anallely y Mónica. A las mujeres de mi vida, Itzel, Azucena, Mariana, Dirce y Cinthya, todas son mi ejemplo y me inspiran todos los días.

A Alejandro Calzada. Gracias por enseñarme que las cosas son posibles con dedicación y trabajo duro, eres el mejor biólogo que conozco y siempre logras contagiarme tu pasión por la ciencia, te admiro muchísimo. Gracias por ser mi compañero estos años y por tu gran amor.

ÍNDICE

RESUMEN	1
ABSTRACT	2
INTRODUCCIÓN	4
<i>Dinámica poblacional</i>	4
<i>Crecimiento clonal</i>	6
<i>Fenología reproductiva</i>	10
<i>Variación en rasgos florales</i>	13
OBJETIVOS	16
<i>Objetivo General</i>	16
<i>Objetivos Particulares</i>	16
HIPÓTESIS	17
MATERIALES Y MÉTODOS	18
<i>Especie de estudio</i>	18
<i>Sitio de estudio</i>	23
<i>Dinámica poblacional</i>	24
<i>Estructura poblacional</i>	24
<i>Matrices anuales y promedio</i>	25
<i>Estructura estable y valor reproductivo</i>	27
<i>Ciclo de vida</i>	28
<i>Análisis de Sensibilidad y Elasticidad</i>	28
<i>Contribución del crecimiento clonal en la dinámica poblacional</i>	29
<i>Contribución de los eventos reproductivos en la dinámica poblacional</i>	31
<i>Matrices periódicas</i>	31
<i>Éxito reproductivo asociado al color de las flores</i>	33
RESULTADOS	35
<i>Dinámica poblacional</i>	35
<i>Estructura poblacional</i>	35
<i>Matrices anuales y promedio</i>	36
<i>Estructura estable y valor reproductivo</i>	40
<i>Ciclo de vida</i>	43
<i>Análisis de Sensibilidad y Elasticidad</i>	44
<i>Contribución del crecimiento clonal en la dinámica poblacional</i>	48
<i>Contribución de los eventos reproductivos en la dinámica poblacional</i>	52
<i>Matrices periódicas</i>	57
<i>Éxito reproductivo asociado al color de las flores</i>	62
DISCUSIÓN	65
<i>Dinámica poblacional</i>	65
<i>Contribución del crecimiento clonal en la dinámica poblacional</i>	68
<i>Contribución de los eventos reproductivos en la dinámica poblacional</i>	70
<i>Éxito reproductivo asociado al color de las flores</i>	74

CONCLUSIONES 76

LITERATURA CITADA 77

ANEXO..... 91

RESUMEN

Muchas plantas con flor se caracterizan por presentar ciclos de vida complejos, con distintas estrategias reproductivas y gran plasticidad en atributos reproductivos que les permiten persistir en ambientes cambiantes. La variación en rasgos florales, la generación de descendientes por vía sexual y clonal, así como un periodo reproductivo prolongado con más de un evento de floración y fructificación pueden ser estrategias para asegurar el éxito reproductivo y evitar la falta de reclutamiento en las poblaciones. El objetivo de este trabajo fue conocer el efecto de los eventos reproductivos y la clonalidad sobre la dinámica poblacional de *Lophophora diffusa*. En un primer censo en 2014 se tomó una muestra de 467 individuos de una población y se realizó su seguimiento en un periodo de cinco años (2014-2018), durante este periodo también se registró la formación de estructuras reproductivas (botones, flores, frutos) mediante censos mensuales. La población se estructuró a partir de la cobertura (cm²) en seis categorías de tamaño, más la categoría de semillas. Se construyeron matrices de proyección poblacional de tipo Lefkovich anuales y promedio para evaluar los parámetros poblacionales y determinar la contribución de la clonalidad en la dinámica poblacional. A partir de matrices periódicas se determinó el efecto que tiene la duración e intensidad de los periodos de floración en la dinámica poblacional. Además, se estimó el éxito reproductivo de las plantas asociado al color de la flor. A diferencia de otras cactáceas, *Lophophora diffusa* presentó un reclutamiento constante con un incremento de 8% en el periodo de estudio. Esta población se describe como cercana a la estabilidad numérica, se estimaron valores de lambda (λ) cercanos a 1, tanto para los modelos anuales como para la matriz promedio. El análisis de sensibilidad indica una presión de selección en el paso de semilla a plántula y el análisis de elasticidad señala que la permanencia de los adultos contribuye en mayor proporción a λ . El crecimiento clonal aporta nuevos vástagos con tasas de sobrevivencia y crecimiento mayores en comparación a los vástagos generados por reproducción sexual. La eliminación de la contribución clonal da como resultado una disminución del 1 % en la tasa de crecimiento poblacional. El periodo reproductivo en esta población es extenso, con una duración de hasta diez meses. Cuatro a cinco picos de floración ocurrieron por año. Las tasas de crecimiento poblacional por temporada reproductiva variaron de un mínimo de 0.81 a un máximo de 0.98. La fecundidad tiene poco efecto sobre el valor de lambda, sin embargo, las elasticidades periódicas muestran que su contribución difiere entre las temporadas reproductivas. Las contribuciones más altas no siempre coinciden con las fecundidades más altas, lo que apoya la hipótesis de que un periodo de floración prolongado puede compensar una falla reproductiva en algún momento del periodo reproductivo. En cuanto al color de la flor, se encontraron diferencias significativas para la proporción de frutos formados, siendo mayor en el morfo menos común (flores rosas), lo que puede indicar selección dependiente de la frecuencia negativa. *Lophophora diffusa* es una especie perenne de vida larga, que al igual que otras cactáceas muestra una tasa de crecimiento cercana a la unidad, tanto la permanencia como el crecimiento son los procesos demográficos que determinan la dinámica de esta población. El patrón extendido de floración y fructificación parece ser una estrategia para garantizar el éxito reproductivo ya que reduce el

riesgo de reproducirse bajo condiciones adversas. Además, esta especie combina el crecimiento clonal que permite incrementar la contribución reproductiva de los *genets* y la reproducción sexual que aporta variabilidad genética a la población. La presencia de adultos reproductivos, el crecimiento clonal y la formación de frutos y semillas en todos los periodos de floración contribuyen a la permanencia y regeneración de esta población.

ABSTRACT

Most flowering plants display complex life cycles, and different reproductive strategies that allow populations persist in changing environments. Presence of sexual and clonal offspring, variation in floral traits, as well as a prolonged reproductive period with more than one flowering and fruiting event, are strategies to promote reproductive assurance, and increase population recruitment. The aim was to determine the effect of reproductive events and clonality on the population dynamics of *Lophophora diffusa*. In a first census in 2014, a sample of 467 individuals from a population was taken and followed for five years (2014-2018). During this period the amount of reproductive structures (buttons, flowers, fruits) was registered on monthly censuses. The population was structured from the coverage (cm²) into six size categories, plus the seed category. Annual population projection matrices and an average matrix were constructed to evaluate population parameters, and to estimate the contribution of clonal growth on population dynamics. The effect of length and intensity of the flowering season on the population dynamics was determined with periodic matrices. In addition, reproductive success of plants with different flower color was compared. Unlike other cacti, *Lophophora diffusa* presented a constant recruitment of seedlings with an increase of 8% in the study period. The population is described as close to numerical stability, with estimated lambda (λ) values close to 1, for both annual and average models. Sensitivity analysis indicates a selection pressure in transition from seed to seedling. Elasticity indicates that permanence of adults contributes in greater proportion to λ . Clonal growth generates offspring with higher survival and growth rates compared to the seedlings generated by sexual reproduction. The elimination of the clonal contribution results in a 1% decrease in the population growth rate. The reproductive season in the population is large, with duration up to ten months. Four to five flowering peaks occurred per year. Population growth rates per reproductive season varied from a minimum of 0.81 to a maximum of 0.98. Fecundity has small effect on lambda, however, periodic elasticities show that its contribution differs between reproductive seasons. The highest contributions do not always coincide with the highest fecundities, which support the hypothesis that an extended flowering period can compensate a reproductive failure that may occur at some time during the reproductive period. Regarding the flower color, significant differences were found for the proportion of fruit set, being higher in the less common morph (pink flowers), which may indicate frequency dependent selection. *Lophophora diffusa* is a long-lived perennial species, which like other cacti shows a growth rate close to the unity, both permanence and growth are the demographic processes that

determine the dynamics of this population. The extended pattern of flowering and fruiting seems to be a strategy to guarantee reproductive success since it reduces the risk of reproducing under adverse conditions. Besides, this species combines clonal growth that increases the reproductive contribution of genets and sexual reproduction, which brings genetic variability to the population. The presence of reproductive adults, the clonal growth, and the formation of fruits and seeds in all flowering periods contribute to the permanence and regeneration of this population.

INTRODUCCIÓN

Dinámica poblacional

Determinar el número de individuos de una especie en un lugar específico, describir su estructura poblacional, o evaluar los cambios numéricos que experimentan espacial y temporalmente, son algunas formas de caracterizar a las poblaciones y generar información acerca de su viabilidad (Krebs 1985, Primack 1995, Elzinga *et al.* 2001). La estructura de una población puede depender de la edad, el tamaño o la etapa de desarrollo de los individuos que la componen (Franco y Silvertown 1990, Esparza-Olguín 1998, Caswell 2001), y en ocasiones se ha utilizado la distribución de tamaños como un indicador del estado de conservación poblacional (Silvertown 1987, Primack 1995). Es decir, poblaciones que están conformadas en su mayoría por individuos seniles, con escasez de representantes reproductivos y de plántulas potencialmente podrían decrecer. Mientras que, las poblaciones representadas por individuos reproductivos con reclutamiento constante son consideradas como poblaciones viables (Elzinga *et al.* 2001). Sin embargo, esta distribución de tamaños en ocasiones no se correlaciona con el crecimiento y la sobrevivencia en todas las categorías, y no siempre es suficiente para describir las tendencias poblacionales, como se precisa mediante estudios demográficos (Condit *et al.* 1998).

La demografía es una herramienta que permite estudiar a las poblaciones, y es fundamental para entender su ecología y evolución (Metcalf y Pavard 2007). Los estudios demográficos describen los sucesos que más impacto tienen sobre el tamaño poblacional (nacimientos, reproducción y muerte de los individuos) (Caswell 2001), siendo los modelos matriciales los más utilizados dentro de la ecología de poblaciones (Tuljapurkar y Caswell 1996). El tipo de matriz depende de la forma en que se categoriza una población, si es a partir de la edad, se construyen matrices de transición de tipo Leslie (Leslie 1945), y si es a partir del tamaño

(p. ej. altura, cobertura) o etapas de desarrollo (p. ej. semillas, plántulas, juveniles, plantas reproductivas, plantas seniles), corresponden a matrices de tipo Lefkovitch (Lefkovitch 1965, Caswell 2001, Salguero-Gómez y de Kroon 2010, Crone *et al.* 2011). Debido a que las tasas de sobrevivencia, crecimiento y fecundidad en las poblaciones vegetales no dependen tanto de la edad como ocurre en animales (Leslie 1945, Lefkovitch 1965, Harper 1977, Caswell 2001), la mayoría de las poblaciones de plantas se han categorizado de acuerdo con el tamaño o la etapa de desarrollo, de esta forma es posible identificar las etapas de su ciclo de vida (Harper 1967, Harper y White 1974, Werner 1975).

La información generada por los modelos matriciales describe la dinámica de las poblaciones en un intervalo de proyección discreta, permite realizar simulaciones, identificar amenazas (Schemske *et al.* 1994), describir el ciclo de vida y conocer el estado de conservación poblacional (Silvertown *et al.* 1996, Fieberg y Ellner 2001, Morris y Doak 2002, Griffith y Forseth 2005). Los modelos poblacionales estructurados proporcionan las herramientas para conectar la variación de las tasas vitales a lo largo del ciclo de vida de un organismo con su dinámica poblacional (Tuljapurkar y Caswell 1996, Salguero-Gómez *et al.* 2015), conocer atributos de historia de vida como la reproducción, el crecimiento y la sobrevivencia de los individuos en relación al tamaño o la etapa de desarrollo, así como la contribución de cada categoría a los procesos demográficos (Harper 1977, Caswell 1989, 2001). Se ha reportado que el éxito reproductivo de los individuos puede disminuir en poblaciones pequeñas asociado a la estructura demográfica (p. ej. *Primula veris* (Primulaceae), Brys *et al.* 2003), y estas condiciones podrían tener consecuencias en la permanencia de una población.

La tasa finita de crecimiento poblacional (λ), que corresponde al valor propio dominante de la matriz de proyección, puede interpretarse como una medida de éxito demográfico (Stearns 1992). Una población sujeta a tasas vitales invariantes en el tiempo,

convergerá a una estructura estable y crecerá exponencialmente a una tasa constante (Sharpe y Lotka 1911, Caswell 2010). El valor estimado de lambda indica si la población está en crecimiento ($\lambda > 1$), si está decreciendo ($\lambda < 1$) o si se encuentra estable ($\lambda = 1$) (Caswell 2001). Este modelo matemático también permite calcular la estructura estable de tamaños (w , vector propio derecho), que representa la proporción de individuos que conformarán cada categoría si las condiciones son constantes bajo un ambiente determinado; y el valor reproductivo (v , vector propio izquierdo), que representa una estimación de la contribución reproductiva esperada para las diferentes categorías (Caswell 1989, 2001). También es posible realizar análisis prospectivos de sensibilidad y elasticidad (Caswell 2001) que calculan la sensibilidad de la tasa de crecimiento poblacional a cambios en las tasas vitales. Por ejemplo, *Mammillaria humboldtii*, es una especie de cactácea para la que se reporta una disminución poblacional anual del 20% (Martínez-Ramos *et al.* 2016), los análisis prospectivos permitieron reconocer que, al igual que para otras cactáceas, la sobrevivencia, seguido del crecimiento, son los procesos demográficos a los que lambda es más sensible (Godínez-Álvarez *et al.* 2003, Martínez-Ramos *et al.* 2016). Estos análisis permiten conocer las etapas y los procesos demográficos más vulnerables del ciclo de vida, así como los procesos y etapas que aportan en mayor proporción a λ (Benton y Grant 1999, de Kroon *et al.* 1986, Caswell 2001).

Crecimiento clonal

Se estima que entre el 50 y 70 % de las angiospermas presentan reproducción clonal (Tiffney y Niklas 1985). Es decir, la generación de nuevos individuos no siempre tiene lugar a partir de una semilla (*genet*), varias especies también pueden reproducirse a partir de propágulos como bulbos, esquejes, tallos o rizomas, dando lugar a un individuo idéntico genéticamente a la planta madre,

al que se conoce como *ramet* (Eguiarte *et al.* 1992). Se ha reportado que la reproducción clonal puede generar éxito diferencial en la sobrevivencia de los *ramets* por ser genotipos probados en un determinado ambiente, en comparación con plántulas provenientes de semilla con altas probabilidades de morir (Cook 1985, Mandujano *et al.* 1996, Peters y Martorell 2001, Carrillo-Angeles 2006). En algunas poblaciones, la propagación vegetativa representa la principal forma de propagación, el reclutamiento sexual es muy improbable y en ocasiones no se registran plántulas en condiciones naturales para más de un evento reproductivo de manera consecutiva (p. ej. *Stenocereus eruca*, Clark-Tapia y Molina-Freaner 2004; *Agave marmorata* y *Stenocereus stellatus*, Godínez-Alvarez *et al.* 2008).

La reproducción clonal tiene un costo relativamente bajo, debido a que no asigna recursos a la producción de flores que pueden ser costosas por la síntesis de recompensas energéticas para los polinizadores, además de no asignar recursos a la formación de frutos y al desarrollo de semillas (Delph *et al.* 1993, Mendez y Obeso 1993, Harper 1977, Obeso 2002). El análisis de los rasgos de historia de vida (crecimiento, reproducción y sobrevivencia) después de un evento reproductivo se ha considerado una medida adecuada para conocer los costos de las diferentes estrategias reproductivas (Geber 1990, Ashman 1994, Muir 1995). Por ejemplo, Muir (1995), demostró que la reproducción sexual en el jengibre silvestre (*Asarum canadense*, Aristolochiaceae) compromete el crecimiento de los individuos por el alto costo energético que conlleva, en contraste con la propagación clonal, que representa el modo de reproducción menos costosa por no comprometer el crecimiento de los individuos en la población.

Sin embargo, la reproducción clonal es una ruta restrictiva (Harper 1977), su capacidad de dispersión es muy restringida y no ofrece variabilidad genotípica a los individuos (Eguiarte *et al.* 1992). Un dominio de la reproducción clonal sobre el reclutamiento sexual puede ocasionar un incremento en la tasa de endogamia e incluso reducir el tamaño efectivo de las poblaciones

(Handel 1985, Campbell y Husband 2005). La falta de sitios seguros para el reclutamiento o de polinizadores eficientes puede aumentar la frecuencia con la que ocurre la propagación clonal y modificar la dinámica poblacional a corto o largo plazo (Barrett 1980, Bierzychudek 1982, Caswell 1985, Dorken y Eckert 2001, Mandujano *et al.* 2007a, Carrillo-Angeles 2011).

El crecimiento clonal se ha documentado para varias especies de cactáceas (p. ej. *Lophophora* spp. Bravo-Hollis 1967; *Lophocereus schottii*, Parker y Hamrick 1992; *Ferocactus histrix*, del Castillo 1994; *Opuntia rastrera*, Mandujano *et al.* 1996; *Opuntia spinosissima*, Negrón-Ortiz 1998; *S. eruca*, Clark-Tapia y Molina-Freaner 2004; *Ferocactus robustus*, Carrillo-Angeles 2006; *Opuntia microdasys*, Piña 2007). Estas especies presentan un ciclo de vida complejo, es decir, la fecundidad y sobrevivencia dependen de la categoría de tamaño en la que se encuentren y pueden generar nuevos individuos de origen clonal y sexual (Mandujano *et al.* 2001, Mandujano *et al.* 2007a). Los estudios de dinámica poblacional en especies con reproducción clonal se enfrentan con complicaciones al establecer el número de individuos que conforman una población, ya que no resulta fácil distinguir entre individuos genéticamente distintos (*genets*), de individuos clonales (*ramets*). Las relaciones o estimaciones que hay entre *genets* y *ramets* hace complicado estimar la tasa de crecimiento poblacional y muchas veces suele sobreestimarse (Mandujano 2007).

Las especies clonales pueden mostrar altos niveles de heterocigosis y en ocasiones su diversidad genética no muestra diferencias al compararla con especies que presentan reproducción sexual (Hamrick y Godt 1989). Sin embargo, los métodos para conocer los índices de variación genotípica en especies clonales, como el de selección de distancias *a priori* no resultan los más adecuados ya que suelen evitar la selección de los *ramets* durante el muestreo (Ellstrand y Roose 1987). Son necesarios análisis genéticos que permiten caracterizar a las poblaciones de plantas clonales y determinar si son viables o no (Hadrys *et al.* 1992, Wolfe *et al.*

1998, de Steven 1989, Mandujano *et al.* 2001). Clark-Tapia *et al.* (2005) demostró mediante un análisis genético que las poblaciones de *S. eruca* son multi clonales, con altos niveles de diversidad genotípica que sugieren la presencia de reclutamiento sexual de manera ocasional. Los estudios genéticos son indispensables para determinar la similitud genética entre *ramets* y conocer su contribución en la dinámica poblacional, además de establecer la distribución espacial de los genotipos en la población (Clark-Tapia *et al.* 2005, Carrillo-Angeles 2011, Carrillo-Angeles y Mandujano 2011).

Sin embargo, el enfoque genético no es el único que se utiliza para describir la dinámica de poblaciones con crecimiento clonal. La definición de individuos fisiológicos representa otra opción de análisis cuando es difícil definir *ramet* o *genet* y permite hacer aproximaciones de la contribución de las distintas estrategias reproductivas en la población, además de evaluar los distintos rumbos de un genotipo a partir de la categoría de tamaño en la que se encuentra (Mandujano 2007, Mandujano *et al.* 2007a). Se considera como un individuo fisiológico al distinguir claramente una unidad independiente en la parte vegetativa aérea, es decir, un *ramet* que esté separado físicamente de los otros *ramets* que forman parte del mismo *genet* (Cook 1985). En estudios de dinámica poblacional para especies con ciclo de vida complejo, habrá más de un individuo fisiológico proveniente del mismo genotipo, y sobre esa definición se pueden reconocer las diferencias presentes en los parámetros demográficos (Bierzychudek 1982, Caswell 2001, Clark-Tapia 2004, Mandujano *et al.* 2007a). Estas poblaciones pueden presentar más de una ruta en el ciclo de vida en respuesta a las diferentes formas de generar descendencia (Mandujano *et al.* 2007a). Bierzychudek (1982), reporta que las distintas estrategias de reclutamiento (sexual y clonal) en dos poblaciones de *Arisaema triphyllum*, Araceae; afectan de manera distinta la tasa de crecimiento poblacional. El valor de lambda muestra una disminución

mayor cuando se elimina la contribución clonal, en comparación con el modelo donde se elimina la contribución de la reproducción sexual.

Fenología reproductiva

La fenología es un carácter de historia de vida que describe las manifestaciones periódicas que ocurren en las plantas, como el inicio y patrón de floración, fructificación y liberación de semillas, así como la duración de cada fenofase reproductiva (Lieth 1974, Rathcke y Lacey 1985, Schwartz 2003). Los patrones fenológicos se vinculan con las variables meteorológicas y los cambios estacionales (Parmesan y Yohe 2003, Schwartz 2003, Bustamante y Búrquez 2008, Rosenzweig *et al.* 2008). Entre los factores que pueden desencadenar y regular las fenofases reproductivas se encuentran la lluvia, la temperatura, la radiación solar y la humedad relativa (Rathcke y Lacey 1985, Peñuelas *et al.* 2004, Borchert *et al.* 2005, Pfeifer *et al.* 2006, Staggemeier *et al.* 2010, Munson y Sher 2015, Matías-Palafox *et al.* 2017, Nóbrega *et al.* 2019). Los estudios fenológicos pueden abordarse a nivel de individuos, poblaciones o comunidades (Primack 1995, Chen y Han 2008, Aono y Kazui 2008, Piña y Flores-Martínez 2012, Nóbrega *et al.* 2019), así como tener diferentes enfoques (Schwartz 1999). Por ejemplo, conocer los efectos del cambio climático en la fenología de las poblaciones vegetales (Myneni *et al.* 1977, White *et al.* 1997, Peel *et al.* 2019). Se ha reportado que el aumento de las temperaturas y la presencia de tormentas más frecuentes e intensas podrían afectar la sincronía floral y la productividad de las poblaciones (p. ej. *Rhizophora mangle*, Rhizophoraceae; Peel *et al.* 2019).

Las características de las fenofases reproductivas implican patrones temporales de recursos, es decir, la cantidad de flores y frutos que estarán disponibles para los polinizadores y dispersores de semillas, que a su vez tienen un impacto en el éxito reproductivo de las plantas (Elzinga *et al.* 2007). De igual forma, las interacciones flor-polinizador y fruto-dispersor de

semillas influyen en el tiempo, la duración y la sincronía de la floración y fructificación (Wright 1996, Elzinga *et al.* 2007, Staggemeier *et al.* 2010). El inicio de la floración determina la estacionalidad de la reproducción; la tasa de floración define el tamaño del despliegue floral; mientras que la longevidad floral hace referencia al tiempo que una flor permanece disponible para ser polinizada (Janzen 1971).

Se reconocen dos patrones de floración de manera general (Gentry 1974), las especies que presentan floración sincrónica y aquellas que tienen una floración asincrónica. La floración sincrónica ha sido explicada como un despliegue floral que promueve una mayor atracción de visitantes florales, entre ellos los polinizadores, y también se puede presentar como una forma para contrarrestar el efecto de los florívoros (Janzen 1971, Augspurger 1981 Williams *et al.* 1999, Elzinga *et al.* 2007, Martínez-Peralta 2007). Este patrón de floración aumenta la cantidad de parejas disponibles durante el periodo reproductivo (Janzen 1971, Gentry 1974). Sin embargo, la floración sincrónica puede ser perjudicial si no se presentan las condiciones aptas para la polinización, ya que concentra el esfuerzo reproductivo en un solo momento (Bawa 1983, Rathcke y Lacey 1985, Primack 1995, Hernández-Pedrero y Valverde 2017). Este tipo de floración también podría reducir la variabilidad genética ya que un mayor despliegue floral promueve que los visitantes florales permanezcan en áreas más cortas moviendo el polen entre individuos genéticamente cercanos (Ollerton y Lack 1998).

Por su parte, la floración asincrónica podría favorecer el movimiento de los polinizadores a nivel poblacional. El tiempo que las flores están disponibles en una temporada reproductiva es mayor (aunque la disponibilidad floral es menor) y se puede dar en varios momentos, con lo que se reduce el riesgo de presentarse durante condiciones adversas para la polinización (Gentry 1974, Ollerton y Lack 1998). En poblaciones con baja densidad de individuos y un rango amplio de dispersión, o en especies donde no todas las flores ofrecen recompensas para los

polinizadores, la floración asincrónica podría resultar ventajosa, aumentando las distancias de movimiento del polen y reduciendo los encuentros entre polinizadores y flores sin recompensas (Castillo *et al.* 1999). Este patrón de floración puede disminuir la frecuencia con la que los polinizadores reconocen el engaño durante su tiempo de forrajeo (Gentry 1974, Ackerman 1981, Castillo *et al.* 1999). Sin embargo, una floración asincrónica puede reducir el éxito reproductivo, si el despliegue floral es muy bajo, resultando en un número de parejas disponibles insuficientes para el flujo de polen (Dieringer 1991, Domínguez y Dirzo 1995, Elzinga *et al.* 2007, Matías-Palafox *et al.* 2017). *Astrophytum ornatum* es una cactácea autoincompatible que exhibe botones florales la mayor parte del año, sin embargo, se registró la presencia de individuos que florecen de manera aislada lo que les impide reproducirse (Matías-Palafox *et al.* 2017). El patrón de floración presente en una población tiene un impacto en su dinámica poblacional. Tanto la disponibilidad de parejas como la distancia entre los individuos intervienen en el intercambio de gametos para que ocurra la reproducción sexual, ya sea por entrecruza o por autocruza (Waser 1983).

Dentro de las aplicaciones de los modelos demográficos (anuales, estocásticos, metapoblacionales, periódicos, entre otros; Caswell 2001), los modelos de matrices periódicas permiten describir los efectos de la variación ambiental cíclica, tanto estacional como interanual en la dinámica poblacional, al incluir información de periodos reproductivos asociados a la heterogeneidad ambiental (Silvertown y Lovett-Doust 1993, Caswell y Trevisan 1994, Gotelli 1995). Algunos trabajos explican el efecto de eventos periódicos para especies de vida larga (Golubov *et al.* 1999, Mandujano *et al.* 2001, Picó *et al.* 2002) y también para especies semélparas (Hernández-Pedrero y Valverde 2017). Picó *et al.* (2002) emplearon un modelo de matriz periódica para analizar la dinámica poblacional de *Lobularia maritima*, Brassicaceae; la fecundidad correspondiente al periodo de otoño fue determinante en el crecimiento poblacional

de esta especie, este trabajo concluyen que la floración y fructificación extendidas tienen muy poco efecto sobre la dinámica poblacional de la especie, sin embargo, un fallo reproductivo en otoño no puede ser recompensado por la reproducción en otras temporadas del año.

Variación en rasgos florales

Desde un enfoque poblacional, el éxito reproductivo se vincula con aspectos como la detección por parte de los florívoros, la disponibilidad de parejas, la disponibilidad de polinizadores, el patrón de floración y las características florales (Fenner 1985). El color se considera como uno de los principales rasgos florales que permite a los polinizadores localizar a las flores y reconocerlas como un recurso viable (Reverté *et al.* 2016). La presencia de diferentes morfos florales en una población es un ejemplo de la variación genética que subyace al cambio evolutivo (Wright 1943, Levene 1953, Levins 1969, Kay 1976, Carlson y Holsinger 2013, Hedrick 2006). La variación floral intraespecífica, particularmente en rasgos como el color de las flores ha sido ampliamente descrita (Kay 1978). Por ejemplo, la coexistencia de diferentes morfos de color se atribuye a menudo a presiones de selección variables (Carlson y Holsinger 2013), como la selección dependiente de la frecuencia (Barrett 1988, Ridley 1993, Gigord *et al.* 2001, Hiscock y McInnis 2003) y la selección mediada por polinizadores, herbívoros o gradientes climáticos (Simms y Bucher 1996, Chittka y Thomson 2001, Strauss e Irwin 2004, Strauss y Whittall 2006, Schemske y Bierzychudek 2007, Caruso *et al.* 2010). El polimorfismo en el color de la corola también puede deberse a efectos pleiotrópicos reportado para poblaciones que se encuentran en ambientes contrastantes (Schemske y Bierzychudek 2001, Warren y Mackenzie 2001).

En el caso de la selección dependiente de la frecuencia, se plantea que un polimorfismo en el color de la flor puede tener varios escenarios: i) Si los morfos florales son igualmente gratificantes se espera que la acción de los polinizadores dé como resultado una selección

dependiente de la frecuencia positiva que tenderá a eliminar el polimorfismo, es decir, que el éxito reproductivo de un morfo aumente conforme aumenta su frecuencia relativa (Smithson 2001). Esto ocurre especialmente cuando el morfo común es más atractivo y accesible para los polinizadores (Waser y Price 1981); ii) La presencia de morfos florales que no compiten por polinizadores pueden mantener sus proporciones estables. El patrón de cambios genéticos de frecuencia en *Ipomea purpurea* (Convolvulaceae), indica selección estabilizadora en los morfos florales (Subramaniam y Rasuher 2000); iii) La existencia de morfos florales con diferencias en la producción de recompensas juega un papel importante en el mantenimiento del polimorfismo en el color de las flores (Ayala y Campbell 1974, Ridley 1993). En la selección dependiente de la frecuencia negativa, el éxito reproductivo de un fenotipo/genotipo disminuye al experimentar un incremento en su frecuencia relativa (Smitshon y Macnair 1997, Gigord *et al.* 2001). Si una población presenta dimorfismo floral con un morfo que se encuentra en mayor proporción que otro, el éxito reproductivo del morfo raro debería aumentar con forme disminuye su frecuencia relativa en la población. Mientras que, el éxito reproductivo los individuos que exhiben el morfo más común, incrementaría conforme aumenta el sesgo hacia el morfo raro (Waser y Price 1981). Este tipo de selección podría mantener los polimorfismos de color de las flores y se ha reportado para varias especies, especialmente se ha documentado en las orquídeas, un grupo de plantas donde es común la polinización por engaño (Ackerman 1981, Baker 1976, Gigord *et al.* 2001). Los individuos de *Dactylorhiza sambucina* pueden presentar flores amarillas o flores púrpuras. Gigord *et al.* (2001) realizaron experimentos en laboratorio para analizar los mecanismos responsables del mantenimiento de los dos morfos, sus resultados muestran que el comportamiento de los polinizadores a la falta de recompensas florales representa ventajas reproductivas a través de componentes masculinos y femeninos para los morfos de colores raros, por ejemplo, en la producción de frutos.

Contrario a lo que podría esperarse, los polinizadores no siempre muestran preferencia por el morfo más común y gratificante que conduciría a un tipo de selección dependiente de la frecuencia positiva. La competencia por los recursos florales podría conducir a la selección dependiente de la frecuencia negativa, como se ha reportado para *Clarkia xantiana* (Onagraceae), el forrajeo de los polinizadores ha contribuido al mantenimiento del polimorfismo en el color de la flor. Mientras que los polinizadores más abundantes mostraron una preferencia por el morfo más gratificante y común, otros polinizadores menos abundantes visitaron los morfos florales indistintamente lo que ocasionó el mantenimiento del polimorfismo (Eckert *et al.* 2006)

Por otro lado, se ha reportado la preferencia por parte de los polinizadores hacia diferentes morfos de color dentro de las poblaciones que determina el éxito reproductivo (Levin 1972, Kay 1976, Heinrich *et al.* 1977, Waser y Price 1981, Stanton 1987). Wang *et al.* (2005) señalan que el dimorfismo floral puede promover la entrecruza al tener morfos florales con diferentes polinizadores asociados, sin embargo, se considera poco probable que tal variación pueda conducir al aislamiento reproductivo de los diferentes morfos (Waser 2001). Las preferencias para morfos florales particulares pueden variar de un sitio a otro, entre diferentes grupos de polinizadores y en diferentes épocas del año.

OBJETIVOS

Objetivo General

Ψ Evaluar el efecto que tienen los eventos reproductivos y el crecimiento clonal en la dinámica poblacional de *Lophophora diffusa*.

Objetivos Particulares

Ψ Describir la dinámica poblacional de *L. diffusa* a partir de modelos matriciales.

Ψ Determinar la contribución del crecimiento clonal en la dinámica poblacional de la especie.

Ψ Determinar la contribución de los periodos de floración en la dinámica poblacional de *L. diffusa*.

Ψ Analizar el efecto del color de la flor en el éxito reproductivo de los individuos en la población.

HIPÓTESIS

- En las poblaciones de plantas con distintos tipos de reproducción, la presencia de vástagos clonales suele presentarse con mayor frecuencia que la presencia de vástagos de origen sexual. La propagación clonal tiene altas tasas de sobrevivencia, crecimiento y fecundidad, por lo tanto, se espera que la propagación clonal contribuya en mayor proporción a la tasa de crecimiento poblacional en *Lophophora diffusa*, en comparación con la propagación sexual.
- Un patrón extendido de floración puede ser una estrategia para garantizar el éxito reproductivo reduciendo el riesgo de reproducirse en condiciones adversas. Se espera que durante el periodo extendido de floración que presenta *Lophophora diffusa*, muestre valores de fecundidad altos para algunos picos de floración que compensen la presencia de fecundidades bajas en otros picos de floración durante la misma temporada reproductiva. Además, se espera que los picos con mayor despliegue floral produzcan una mayor proporción de frutos.
- El polimorfismo en el color de la flor puede generar diferencias en el éxito reproductivo de los individuos y conducir un tipo de selección dependiente de la frecuencia. Se espera que el morfo más común (flores blancas) presenten una mayor producción de frutos y semillas que indique selección dependiente de la frecuencia positiva.

MATERIALES Y MÉTODOS

Especie de estudio

Lophophora diffusa (Croizat) Bravo

Esta especie es conocida comúnmente como peyote queretano. **Planta** geófito con crecimiento depresivo-globoso. **Individuos** solitarios en su mayoría, aunque también pueden presentar crecimiento ramificado formando colonias que comparten un mismo sistema de raíz. Presenta reproducción sexual y clonal. Durante el crecimiento clonal, una planta madre (*genet*) forma nuevos tallos (*ramets*) que tienen potencial de enraizar de manera independiente, ya sea al separarse de manera accidental o a consecuencia de la muerte de tallos intermedios (FIGURA 1). Presenta **tallos** de color verde claro a verde amarillento, de 2 a 7 cm de altura. **Costillas** poco marcadas con areolas circulares. **Espinas** ausentes, los individuos adultos pueden presentar filamentos cortos de color blanco en el centro de los tallos. **Flores** en forma de embudo, con un tamaño promedio de 2.5 cm de largo y entre 1.3 y 2.4 cm de diámetro, de color blanco en su mayoría, aunque también se exhiben flores con tonalidades rosas. **Estambres** blancos con anteras amarillas. **Estilo** y lóbulos del estigma blancos, en ocasiones amarillos. La floración comienza entre marzo y abril y se puede extender hasta septiembre. **Fruto** claviforme, cuando madura puede presentar un color blanco amarillento, siendo más común rosa claro hasta rosa púrpuro. **Semillas** piriniformes con testa tuberculada. El periodo de fructificación comienza en mayo y permanece hasta finales de año (Bravo-Hollis 1967; Sánchez-Mejorada 1982; Scheinvar 2004, Díaz-Segura 2013, Briseño-Sánchez 2016).

Distribución: *Lophophora diffusa* tiene una distribución geográfica limitada al Semidesierto Queretano-Hidalguense. Anderson (2007) estimó un área de ocupación aproximada de 775 km² en la depresión formada por el río Estórax. Sin embargo, a partir la evaluación realizada por Díaz-Segura *et al.* (2012), se le asigna una distribución aproximada de 50 km². Actualmente, se reconocen 5 localidades para esta especie (Solidaridad, Ermita, Agua de Ángel, San Juanico y Peñamiller), en los municipios de Jalpan de Serra, Peñamiller y Cadereyta de Montes. Se calcula una pérdida del 50% de las localidades para esta especie debido principalmente al cambio de uso de suelo, incluida la registrada en Zimapán, Hidalgo por otros autores (Guzmán *et al.* 2003, Scheinvar 2004, Sánchez 2006). El peyote queretano se establece preferentemente en planicies, en lomeríos pedregosos poco inclinados, o depósitos aluviales, derivados de rocas calizas y lutitas, con un pH alto (de 7.6 a 8.3). Crece en altitudes que van de 1390 a 1500 m s.n.m., en matorrales arbustivos conformados por individuos de *Larrea tridentata*, *Fouquieria splendens*, *Mimosa* sp., *Acacia* sp., *Karwinskia* sp. y *Bursera* sp., entre otros (Anderson 1969, Zúñiga *et al.* 2005, Díaz-Segura *et al.* 2012).

A pesar de que algunas localidades de esta especie están dentro del polígono de la Reserva de la Biósfera Sierra Gorda (INE-SEMARNAP 1999), aún no existen programas concretos para su conservación (Sánchez 2006). El peyote queretano se encuentra en riesgo debido al cambio de uso de suelo y a la colecta de individuos para fines ornamentales y terapéuticos (Hernández y Godínez 1994; Arreguín *et al.* 1997, Scheinvar 2004, Díaz-Segura *et al.* 2012). Es una especie rara que actualmente se encuentra en el apéndice II del CITES (Anderson 2001), aparece En peligro de extinción (P) en la NOM-059-SEMARNAT-2010 de acuerdo con la última actualización de 2018. Además, se reconoce como una especie prioritaria para la conservación (SEMARNAT 2014) y como Vulnerable (Vu) para la IUCN (IUCN 2017).



FIGURA 1. Reproducción clonal en *Lophophora diffusa*. A partir de una planta madre se generan nuevos vástagos (arriba) con la misma información genética (ramets), los cuales pueden independizarse si hay muerte de algún tallo intermedio. También puede haber reclutamiento como resultado de reproducción sexual, donde cada semilla germinada adiciona un individuo a la población (abajo).

Entre los trabajos de *Lophophora diffusa*, algunos hacen referencia a cuestiones morfológicas, de germinación y poblacionales. Trujillo-Hernández (2002) menciona un porcentaje de germinación del 60% en condiciones de laboratorio a 25 °C con pretratamiento de escarificación y del 51% sin pretratamiento. Rojas-Aréchiga *et al.* (2013) reportan que bajo condiciones controladas las semillas de *L. diffusa* tienen un porcentaje de germinación entre el 70 y el 80% y son fotoblásticas positivas, ya que no se observó germinación en ausencia de luz. Nava-Osorio *et al.* (2018) señalan que semillas de cuatro años de ser cosechadas presentan un porcentaje de germinación del 50% bajo condiciones controladas. Las semillas son redondeadas, de tamaño mediano, con fotoblastismo positivo; asimismo, se reporta la presencia de un banco de semillas a corto plazo para esta especie (Rojas-Aréchiga *et al.* 2013). Se reconoce la importancia de los polinizadores en el éxito reproductivo del peyote queretano, con reportes de abejas solitarias y escarabajos como visitantes florales y posibles polinizadores (abejas: *Macrotera* sp., *Lasioglossum (Dialictus)* sp., y *Augochlorella* sp.; escarabajos: *Trichochrous* sp. y *Acmaeodera* sp.) (Briseño-Sánchez 2016, Díaz-Segura *et al.* 2017).

Lophophora diffusa cuenta con varios estudios poblacionales (CUADRO 1). Esta especie presenta un patrón de distribución agregado, con densidades que varían mucho entre poblaciones (Álvarez-Hidalgo *et al.* 1999, Díaz-Segura 2012, Briseño-Sánchez 2016). Los análisis demográficos a partir de modelos matriciales indican disminución para algunas poblaciones, mientras que otras están cerca de la estabilidad (CUADRO 1, Álvarez-Hidalgo *et al.* 1999, Díaz-Segura 2012). Un resultado similar fue obtenido a partir de matrices de proyección integral (IPM, por sus siglas en inglés), con una tasa intrínseca de crecimiento poblacional cercana a la unidad si no se considera el crecimiento clonal de los individuos (CUADRO 1, Chiu-Valderrama 2017). Esta especie se establece preferentemente bajo *L. tridentata* (Santini *et al.* 2007), y otros

arbustos con los que puede establecer una relación de nodriza-protégido (CUADRO 1). Díaz-Segura *et al.* (2012) estimó una pérdida del 50% de las localidades conocidas para esta especie y propuso incluirla bajo la categoría P = En peligro de extinción a partir del Método de Evaluación del Riesgo de extinción (MER, NOM-059-SEMARNAT).

CUADRO 1. Antecedentes de estudios poblacionales para *Lophophora diffusa*. Se incluyen datos del patrón de distribución, densidad poblacional, tasa de crecimiento poblacional y nodricismo. ---- = Sin información, N/E = No encontrado.

Referencia	Población en Querétaro.	Patrón de distribución	Densidad poblacional ind/m ²	Tasa de crecimiento poblacional (λ)	Nodricismo/Vegetación acompañante
Álvarez-Hidalgo <i>et al.</i> 1999	Peña Blanca Higuerillas	Agregado Agregado	2.22 9.84	---- ----	N/E N/E
Zúñiga <i>et al.</i> 2005	Higuerillas	----	----	----	<i>Larrea tridentata</i> <i>Acacia sororia</i>
Díaz-Segura 2012	Ermita	Agregado	0.03 – 0.78	0.79 ± 0.1 0.98 ± 0.12	<i>Larrea tridentata</i> <i>Bursera fagaroides</i>
Briseño-Sánchez 2016	Peñamiller	-----	0.87	----	<i>Larrea tridentata</i> <i>Acacia</i> sp <i>Fouquieria splendens</i> <i>Mimosa</i> sp. <i>Bursera</i> sp. <i>Jatropha dioica</i>
Chiu-Valderrama 2017	Peñamiller	-----	----	0.89 0.97 (sin tomar en cuenta la clonalidad)	

Lophophora diffusa es una especie en peligro de extinción debido a su distribución restringida y a la especificidad de su hábitat. Los estudios de dinámica poblacional son importantes para conocer la adecuación de los individuos y las etapas más vulnerables en su ciclo de vida. De igual forma, es importante conocer el efecto que tienen el crecimiento clonal y la fenología reproductiva en la regeneración poblacional.

Sitio de estudio

Este proyecto se desarrolló en la localidad Agua de Ángel, en el municipio de Peñamiller, Querétaro. Se encuentra en las coordenadas 20.951944 latitud Norte y -99.732222 longitud Oeste, con una altitud de 1400 m s.n.m. El clima predominante es semicálido-semiseco (INEGI-2005). Presenta una temperatura promedio anual de 21.7 °C, las lluvias son de abril a octubre con picos en junio y septiembre. La precipitación promedio anual es de 456 mm. El tipo de vegetación que predomina es el matorral xerófilo micrófilo (Rzedowski *et al.* 2012). Entre la vegetación del sitio se encuentra *L. tridentata*, *F. splendens*, *Agave lechuguilla*, *Bursera* sp., *Mimosa* sp., *Karwinskia* sp., y varias cactáceas como *Strombocactus disciformis*, *Thelocactus leucacanthus*, *Echinocereus pentalophus* y *Mammillaria parkinsonii* (FIGURA 2).



FIGURA 2. Localidad Agua de Ángel, municipio Peñamiller, Querétaro. *Lophophora diffusa* forma parte del matorral xerófilo micrófilo junto con *Larrea tridentata*, *Mimosa* sp. y varias especies de cactáceas.

Dinámica poblacional

Estructura poblacional

El primer censo poblacional se realizó en septiembre del 2014 ($N = 467$ individuos), en un área de 20×30 m aproximadamente. Cada planta fue etiquetada mediante alambre y chaquiras de colores, generando un código de números consecutivos (0 = ambar, 1 = azul, 2 = amarillo, 3 = verde botella, 4 = blanco, 5 = naranja, 6 = negro, 7 = gris, 8 = rojo, 9 = verde pistache). Las marcas fueron colocadas en el sustrato junto a cada planta mediante un clavo de acero inoxidable. Para cada individuo se registró el número de tallos y se midió con un vernier: la altura (cm), el diámetro mayor (cm) y el diámetro menor (cm). Además, se registró la presencia de estructuras reproductivas (botones, flores y frutos), y la presencia de tricomas en la areola apical, ya que es un rasgo característico de las plantas que son reproductivas. A partir del diámetro promedio, se estimó la cobertura de los individuos en cm^2 mediante la fórmula $\pi (r^2)$. Se realizó la distinción entre individuos solitarios (un solo tallo) y ramificados, considerándose ramificados si se encontraban dos o más tallos con una distancia menor a 2 cm entre ellos. En ese caso, se sumaron las coberturas de cada tallo para obtener la cobertura total (Díaz-Segura 2013).

Para conocer el parámetro que explica mejor las diferentes etapas de desarrollo en los individuos de la población (plántulas, juveniles y adultos), se hicieron correlaciones de la altura, el número de tallos y la cobertura, contra el número de estructuras reproductivas (Caswell 2001, Brigham y Thomson 2003). Debido a que la cobertura de las plantas resultó el mejor predictor para el número de flores y frutos, además de correlacionarse positivamente con la sobrevivencia, se utilizó este parámetro para categorizar a los individuos de la población (CUADRO 2). Las plantas son reproductivas en su mayoría a partir de los 10.0 cm^2 de cobertura (3.5 cm de diámetro) y presentan botones florales, flores o frutos, por lo que individuos menores a esa cobertura se

consideraron como juveniles. La estructura poblacional se obtuvo durante cinco años consecutivos (septiembre 2014 a septiembre 2018).

CUADRO 2. Categorías de tamaño en la población de *Lophophora diffusa* a partir de la cobertura (cm²). Localidad Agua de Ángel, municipio Peñamiller, Querétaro. Se incluye la categoría de semillas que expresa la fecundidad de los individuos.

Categoría de tamaño	Rango de cobertura cm²
Semilla (S)	-----
Plántula (P)	0.1-3.0
Juvenil (J)	>3.0-10.0
Adulto 1 (A1)	>10-23
Adulto 2 (A2)	>23-38
Adulto 3 (A3)	>38-55
Adulto 4 (A4)	>55

Matrices anuales y promedio

Para la realización de los modelos matriciales se tomaron como referencia las categorías de tamaño establecidas en la población (CUADRO 2), a partir de los datos de cobertura, fecundidad y sobrevivencia registrados durante los cinco censos poblacionales se construyeron las matrices de transición (**A**) de tipo Lefkovitch (1965) y se estimaron las tasas vitales para cada periodo. La tasa finita de crecimiento poblacional (λ) para cada año se estimó mediante un método numérico, a partir de un modelo matricial que se expresa como:

$$\mathbf{n}(t + 1) = \mathbf{A}\mathbf{n}(t)$$

Donde **A** es una matriz de transición y **n** un vector de densidad poblacional para el tiempo **t** y **t+1**. Cada matriz anual es una matriz cuadrada que contiene el mismo número de filas que de columnas (7 x 7 clases). La matriz se expresa como **A** = {*a_{ij}*}, donde *a* representa cada uno de los

elementos que la conforman, con los subíndices i en los renglones y j en las columnas. Se representó la contribución media *per cápita* de cada una de las etapas del ciclo de vida y las probabilidades de transición (Caswell 2001):

- i) Permanencia (S_{ij}): Se representó en la diagonal principal de la matriz. Indica la probabilidad de sobrevivencia, es decir, de permanecer en la misma categoría de tamaño de un año al siguiente.
- ii) Crecimiento (C_{ij}): El crecimiento se representó en las subdiagonales de la matriz de transición. Indica la probabilidad de pasar a una categoría de menor tamaño a una de mayor tamaño de un año al siguiente. El paso a una categoría de mayor tamaño no inmediata es conocido como salto de categoría.
- iii) Achicamientos (A_{ij}): Los achicamientos o retrogresiones se representaron en las supra diagonales de la matriz. Expresa la probabilidad de regresar de una categoría de mayor tamaño a una de menor tamaño de un año al siguiente. También pueden ocurrir achicamientos a categorías anteriores no inmediatas.
- iv) Fecundidad (F_{ij}) La fecundidad se calculó como el número de semillas promedio producidas por individuo para cada categoría. Este valor se representó en fila superior de la matriz (Gotelli 1998, Caswell 2001).

$$F_{ij} = \frac{\text{(frutos en la clase } j\text{)}(\text{promedio de semillas por fruto})}{\text{Número de individuos en la clase } j}$$

Además, se incluyó el valor de reclutamiento, es decir, el paso de semilla a plántula (a_{21} en la matriz de transición). Se estimó dividiendo el número de plántulas observadas entre el total de semillas producidas en la población para cada periodo. También se incluyó un valor de 0.3

para el banco de semillas (a_{11} en la matriz de transición), bajo el supuesto de que todas las semillas son viables y con el antecedente de que el 70% de las semillas de esta población germinan en el laboratorio (Briseño-Sánchez 2016). Es decir, una proporción de 0.3 queda disponible para incorporarse al banco de semillas.

Se construyeron cuatro matrices anuales [\mathbf{A}_1 , \mathbf{A}_2 , \mathbf{A}_3 y \mathbf{A}_4]: del tiempo t (2014) al tiempo $t+1$ (2015); de $t+1$ al tiempo $t+2$ (2016); del tiempo $t+2$ al tiempo $t+3$ (2017), y del tiempo $t+3$ al tiempo $t+4$ (2018). Adicionalmente se construyó la matriz promedio (2014-2018), obtenida al promediar cada una de las entradas de las matrices anuales mediante el modelo:

$$\mathbf{n}(t + 1) = [(\mathbf{A}_1 + \mathbf{A}_2 + \mathbf{A}_3 + \mathbf{A}_4)/4] \mathbf{n}(t)$$

Donde \mathbf{A} subíndice representa las matrices de transición anuales, \mathbf{n} un vector de densidad poblacional para el tiempo t y $t+1$, y T es el número de matrices de transición (Caswell 2001), en este caso 4 transiciones. Además de calcular el valor propio dominante (lambda, λ) que indica si la población se encuentra estable $\lambda = 1$, decreciendo $\lambda = <1$, o creciendo $\lambda = > 1$.

Estructura estable y valor reproductivo

Para cada matriz también se estimaron los vectores propios, es decir, la estructura estable de tamaños (\mathbf{w} , vector propio derecho) y el valor reproductivo (\mathbf{v} , vector propio izquierdo). El intervalo de confianza para el valor de λ se calculó 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 a_{ij} , y $V(a_{ij})$ es la varianza de a_{ij} . Todos los datos fueron analizados mediante el programa R, con la paquetería popbio (Stubben y Milligan 2007, R Core Team 2016).

Ciclo de vida

Los modelos de población matriciales proporcionan un vínculo entre dos niveles de organización: el individuo y la población. El diagrama del ciclo de vida es la unidad fundamental de descripción de los organismos y representa una forma simple de traducir las contribuciones de cada etapa del ciclo de vida, así como las probabilidades de transición que tienen los individuos de un periodo al siguiente (Caswell 2001). Se utilizó la matriz promedio (2014-2018) para generar el diagrama del ciclo de vida de *Lophophora diffusa*. Debido a que cada clase de tamaño se encuentra integrada por individuos con características demográficas similares, fueron representadas en el diagrama mediante nodos (Semillas, Plántulas, Juveniles y cuatro categorías de adultos). Las probabilidades de permanencia o transición de una categoría a otra, en función de su crecimiento, achicamiento y muerte se representaron mediante flechas que indican los posibles destinos de los individuos (Caswell 2001).

Análisis de Sensibilidad y Elasticidad

Los análisis prospectivos de sensibilidad y elasticidad estiman la contribución de los procesos demográficos (permanencia, crecimiento, achicamientos y fecundidad) y de las etapas del ciclo de vida, sobre el valor de la tasa finita de crecimiento poblacional (de Kroon *et al.* 1986, Caswell 2001). El análisis de sensibilidad es una medida absoluta de los cambios producidos sobre λ , en respuesta a cambios en cada elemento de la matriz (de Kroon *et al.* 1986). Los resultados se muestran en la matriz de sensibilidad $\mathbf{S} = \{s_{ij}\}$, a partir de los vectores propios asociados a λ como lo indica la siguiente ecuación:

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

Donde v_i y w_j el i -ésimo y el j -ésimo elemento de los vectores propios, \mathbf{v} y \mathbf{w} (Caswell

1978, 2001). Los valores de sensibilidad indican las presiones de selección sobre los procesos demográficos y las etapas del ciclo de vida. Sin embargo, al ser una medida absoluta, no es posible hacer comparaciones entre poblaciones (de Kroon *et al.* 1986). El análisis de elasticidad, por su parte, sí permite hacer comparaciones, ya que muestra la sensibilidad de λ en una escala proporcional. Estima la contribución relativa de los cambios producidos sobre λ en respuesta a cambios proporcionales a partir de los elementos de las matrices **A** y **S**. Los resultados se expresan en la matriz de elasticidad **E** = { e_{ij} }, donde cada elemento se calcula mediante la siguiente ecuación:

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

Donde a_{ij} representa cada elemento de la matriz de transición **A** y s_{ij} corresponde a cada uno de los elementos de la matriz de sensibilidad **S** (Caswell 2001). La suma de todos los elementos en la matriz de elasticidades es igual a la unidad, dicho de otra manera, cada valor de elasticidad (e_{ij}) corresponde a la contribución relativa a λ del valor (a_{ij}) de la matriz original y representa la contribución proporcional que hacen al valor de λ (de Kroon *et al.* 1986). Los análisis de sensibilidad y elasticidad fueron realizados mediante el programa R, con la paquetería popbio (Stubben y Milligan 2007, R Core Team 2016).

Contribución del crecimiento clonal en la dinámica poblacional

Los individuos de *Lophophora diffusa* pueden contribuir a la población mediante reproducción sexual y mediante reproducción clonal (Anderson 2001, Bravo-Hollis 1967). Durante los censos poblacionales de 2014 a 2018, además de registrar el reclutamiento de individuos provenientes de semillas, se registró la reproducción clonal, es decir, la separación de tallos (*ramets*) a partir

de individuos producto de una semilla (*genet*). Díaz-Segura (2013) reporta que una distancia entre tallos mayor de > 0.5 cm indica que se trata de individuos ramificados que se han separado en dos o más, y presentan un sistema de raíz independiente. Debido a que no es posible desenterrar a los individuos para corroborar si presentan independencia, en este trabajo se consideró una separación entre tallos mayor a 2 cm como indicativo de individuos con ramificación que se han separado; de esta manera, se buscó tener una mejor aproximación de la contribución por parte del crecimiento clonal en la formación de nuevos individuos para esta población. Para cada planta registrada como ramificada se reconoció si había separación entre los tallos, si la separación era mayor a 2 cm fue considerado como un nuevo individuo (*ramet*). Se registró el número de individuos que presentaron reproducción clonal, así como el número de *ramets* producidos por categoría de tamaño. De cada *ramet* se registró el número de tallos y se midieron los diámetros para conocer su cobertura y asignarlo a la categoría de tamaño correspondiente (CUADRO 2).

Para conocer el efecto de la reproducción clonal en la dinámica poblacional de *L. diffusa*, se eliminó la contribución clonal en el modelo matricial promedio (2014-2018). Se obtuvo la tasa de crecimiento poblacional (λ), la estructura estable de tamaños (w) y el valor reproductivo (v). También se realizaron análisis prospectivos de sensibilidad y elasticidad (de Kroon *et al.* 1986, Caswell 2001). De esta forma, se determinó si había diferencias en los parámetros demográficos, las categorías de tamaño más sensibles y los procesos demográficos que aportan en mayor proporción a λ , entre el modelo que toma en cuenta la contribución clonal en la formación de nuevos individuos y el modelo que no considera este proceso (Mandujano *et al.* 2007a, Carrillo-Angeles 2011).

Contribución de los eventos reproductivos en la dinámica poblacional

La fenología de los individuos reproductivos en la población de *Lophophora diffusa* fue registrada mediante censos mensuales de septiembre de 2014 a diciembre de 2018, en cada censo se reconoció la presencia de botones, flores y frutos. Se generaron diagramas circulares para observar el comportamiento de los eventos de floración y fructificación en el tiempo. Además, se realizó una correlación de Pearson entre el número de flores y la proporción de frutos formados para evaluar el éxito reproductivo asociado a cada fase de floración. Los datos climáticos de temperatura media y precipitación acumulada fueron consultados en Weather Underground® (WU, 2019), se tomó en cuenta la información disponible para la estación meteorológica CEA-COLON IQUERETA16, ubicada a 40 km del sitio de estudio. Se generaron fenogramas para describir los eventos reproductivos con relación a los datos climáticos y se utilizó una correlación de Spearman para vincular las variables climáticas con el número de flores producidas (Ollerton y Lack 1998, Matías-Palafox *et al.* 2017).

Matrices periódicas

Dada la extensa temporada reproductiva en la población de *Lophophora diffusa*, cada uno de los años de estudio se dividió de acuerdo con el número de picos de floración. Cada pico de floración (fase reproductiva) se nombró de acuerdo con el mes en que ocurrió, así, por ejemplo, para el 2015 se tienen cuatro fases reproductivas (marzo, abril, mayo y agosto), donde marzo contiene la información de los frutos que se formaron producto del primer pico de floración.

Durante los censos mensuales de fenología, además de registrar el número de estructuras reproductivas, también se registraba la presencia de plántulas y la muerte de los individuos en la población. Se construyeron un total de 18 matrices, para cada una se calculó la fecundidad por categoría de tamaño, las probabilidades de reclutamiento y de muerte. Las probabilidades de

crecimientos, achicamientos y permanencias quedaron representadas en la última fase de cada periodo anual. Para analizar los datos se utilizó un modelo de matriz periódica (Caswell 1989, Caswell y Trevisan 1994, Caswell 2001). En el modelo periódico, la dinámica poblacional de un periodo anual está compuesto por m fases, en este estudio corresponden a las fases reproductivas (2014-2015, $m = 4$ fases; 2015-2016, $m = 5$ fases; 2016-2017, $m = 6$ fases; 2017-2018, $m = 4$ fases). Los modelos periódicos fueron obtenidos al multiplicar las matrices de cada fase de manera secuencial, la dinámica poblacional es descrita por la matriz periódica producto (Caswell y Trevisan 1994), como se muestra a continuación:

$$\mathbf{n}(t + m) = [\mathbf{B}^{(m)}\mathbf{B}^{(m+1)} \dots \mathbf{B}^{(1)}]\mathbf{n}(t) = \mathbf{A}^{(h)}\mathbf{n}(t)$$

Dónde \mathbf{B} corresponde a una fase del ciclo conformado por m fases, y $\mathbf{A}^{(h)}$ es la matriz producto que proyecta la dinámica poblacional de todo el periodo anual, iniciando la proyección en la fase h ($h = 1, 2, \dots, m$). A pesar de que las matrices para un periodo anual difieren por comenzar con distintas fases, todas deben coincidir en el valor de lambda (Caswell 1989, Caswell y Trevisan 1994, Caswell 2001). Se estimó la tasa finita de crecimiento poblacional para cada fase, además de realizar análisis prospectivos de sensibilidad y elasticidad (de Kroon *et al.* 1986, Caswell 2001) para conocer la contribución relativa de los periodos de floración en la fecundidad y en la dinámica poblacional de la especie (Mandujano *et al.* 2007a, Carrillo-Angeles 2011). La sensibilidad de lambda a los cambios en las entradas periódicas de la matriz en un periodo h está dada por:

$$\mathbf{S}_B^{(h)} = [\mathbf{B}^{(h-1)}\mathbf{B}^{(h-2)} \dots \mathbf{B}^{(1)}\mathbf{B}^{(m)}\mathbf{B}^{(m-1)} \dots \mathbf{B}^{(h+1)}]^\top \mathbf{S}_A^{(h)}$$

Donde $\mathbf{S}_B^{(h)}$ es la matriz de sensibilidad de la matriz periódica $\mathbf{B}^{(h)}$ y $\mathbf{S}_A^{(h)}$ es la matriz de sensibilidad de la matriz anual, ambos evaluados en el periodo h , el superíndice $^\top$ indica la matriz

de transposición. La matriz de elasticidad $\mathbf{E}_B^{(h)}$, de la matriz periódica \mathbf{B} en el periodo h es obtenido como:

$$\mathbf{E}_B^{(h)} = 1/\lambda \mathbf{B}^{(h)} * \mathbf{S}_B^{(h)}$$

Donde el símbolo * indica una matriz producto, elemento por elemento. La matriz de elasticidades suma uno y es una medida de la contribución relativa de un elemento de la matriz a lambda (de Kroon *et al.* 1986). Todos los análisis se realizaron mediante la paquetería popbio en el programa R (Stubben y Milligan 2007, R Core Team 2016).

Éxito reproductivo asociado al color de las flores

Con la finalidad de saber el efecto que tiene el color de las flores sobre el éxito reproductivo de los individuos en la población, durante el periodo reproductivo de 2016-2018 fue registrado el color de las flores categorizando de manera observacional si los individuos presentaban flores blancas o rosas durante los censos de fenología. Se obtuvo el porcentaje de individuos que presentan cada morfo floral. El éxito reproductivo para cada morfo se calculó a partir de la formación de frutos: Morfo blanco $n = 206$ flores, 37 plantas para el 2017 y $n = 48$ flores, 14 plantas para el 2018, Morfo rosa $n = 105$ flores, 28 plantas para el 2017 y $n = 50$ flores, 15 plantas para el 2018; el número promedio de semillas (Morfo blanco $n = 52$ frutos, 38 plantas y Morfo rosa $n = 31$ frutos, 18 individuos). Adicionalmente, se registró la producción de néctar para saber si la inversión de recompensa difería entre morfos florales (Morfo blanco $n = 52$ flores, 40 plantas y Morfo rosa $n = 12$ flores, 9 individuos). Las diferencias entre la formación de frutos, el promedio de semillas y la producción de néctar entre morfos florales se evaluaron mediante una prueba de χ^2 . Los resultados obtenidos para la formación de frutos (*fruit set*) se

compararon mediante un modelo lineal generalizado, con distribución binomial y función de ligamiento logit, analizando las diferencias entre tratamientos y entre años con pruebas de contraste tipo t, además. El análisis de datos se realizó mediante el paquete estadístico JMP 5.0.1 (SAS 2001).

Para evaluar la germinación asociada a la formación de semillas para cada morfo floral, se realizó un experimento de germinación en condiciones de laboratorio. Las semillas utilizadas se obtuvieron de frutos colectados en el 2017 y 2018 en la localidad Agua de Ángel, municipio Peñamiller, Querétaro, almacenadas en bolsas de papel hasta el momento de sembrarlas (Morfo blanco $n = 52$ frutos, 38 individuos y Morfo rosa $n = 31$ frutos, 18 individuos). Las semillas fueron sembradas en cajas Petri con agar al 1 % (10 semillas por caja). Se colocaron 10 repeticiones para cada morfo floral para el 2017, con 10 repeticiones para cada morfo floral para el 2018. Las unidades experimentales fueron ubicadas en la cámara ambiental Lab-Line Instruments, que se encuentra en el Instituto de Ecología, UNAM, a una temperatura de 25 °C y fotoperiodo de 12 horas. Se registró la germinación cada tercer día, considerando como germinación exitosa si se observaba la emergencia de la radícula. Las diferencias en los porcentajes de germinación fueron analizadas mediante una prueba de χ^2 (Everitt 1983).

RESULTADOS

Dinámica poblacional

Estructura poblacional

El número de individuos censados inicialmente fue de 467 e incremento paulatinamente (2015 = 471 individuos, 2018 = 480 individuos) la densidad promedio fue de 0.79 ind/m². La estructura poblacional durante los cinco años muestra un alto porcentaje de juveniles y de adultos para las categorías Adultos 1 y Adultos 2. Las categorías menos representadas corresponden a Adultos 3, Adultos 4 y la categoría de Plántulas. (FIGURA 3). Las estructuras poblacionales no difirieron significativamente entre años: 2014-2015 ($\chi^2 = 2.20$, $P = 0.82$, g.l. = 5); 2015-2016 ($\chi^2 = 1.73$, $P = 0.88$, g.l. = 5); 2016-2017 ($\chi^2 = 1.87$, $P = 0.866$, g.l. = 5); 2017-2018 ($\chi^2 = 2.32$, $P = 0.802$, g.l. = 5). Sin embargo, al comparar el número de individuos por categoría entre el 2014 y 2018 sí se observan diferencias significativas ($\chi^2 = 15.35$, $P = < 0.05$, g.l. = 5). El cambio más grande corresponde al incremento en la categoría de Plántulas, que pasó de 11 % en el 2014 a 19 % en el 2018.

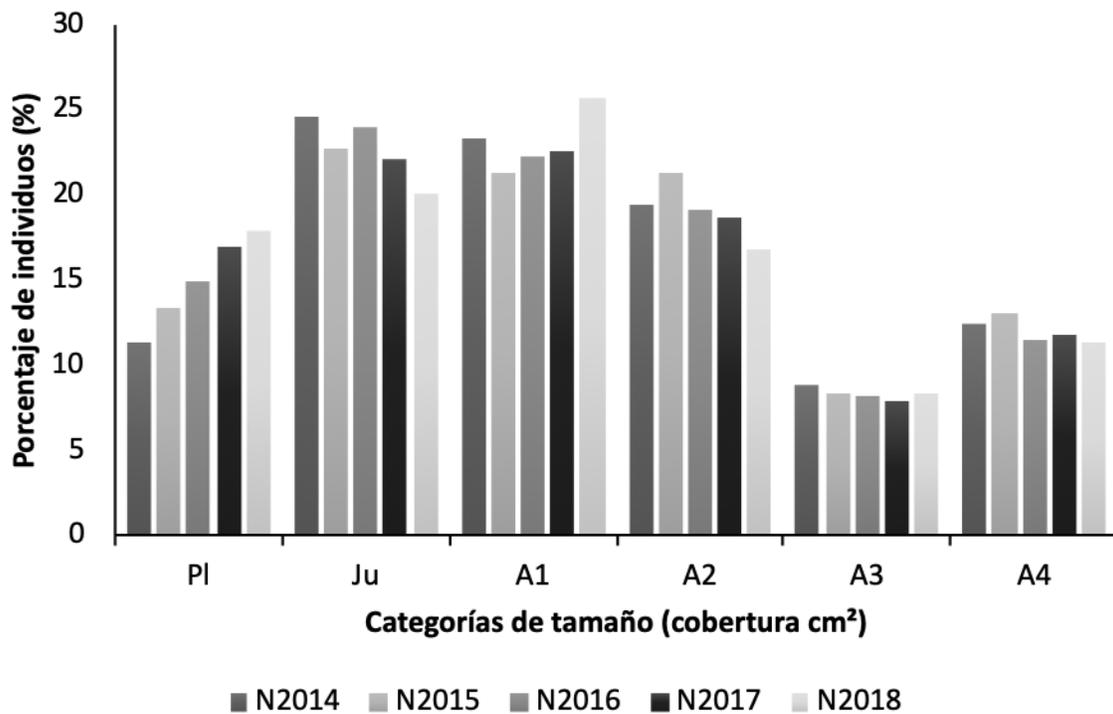


FIGURA 3. Estructura poblacional (% de individuos, $N = 480$) de *Lophophora diffusa* en la localidad Agua de Ángel, municipio Peñamiller, Querétaro. Plántulas (Pl) = 0.1 - 3.0 cm², Juveniles (Ju) = > 3.0 - 10.0 cm², Adultos1 (A1) = >10.0 - 23.0 cm², Adultos2 (A2) = >23.0 - 38.0 cm², Adultos3 (A3) = >38.0 - 55 cm², Adultos 4 (A4) = > 55 cm².

Matrices anuales y promedio

A continuación se presentan los parámetros demográficos estimados a partir de las matrices de transición de tipo Lefkovitch (CUADRO 3) para la población de *L. diffusa*. Los valores de fecundidad aparecen en color café en todas las matrices, estos valores, a diferencia del resto de las casillas, no representan probabilidades, sino el número de semillas promedio producidas por individuo para cada categoría. Por su parte, los valores de probabilidad más altos fueron marcados en negritas en todas las matrices y corresponden a las probabilidades de permanencia. La tasa finita de crecimiento poblacional correspondiente al 2014-2015 fue de $\lambda = 1.00$, lo que

indica que la población se encuentra estable. El periodo de 2015-2016 mostró una $\lambda = 0.97$, que denota una disminución anual del 3% bajo las condiciones presentes en ese periodo. La matriz 2016-2017 señala crecimiento poblacional del 2 % con una $\lambda = 1.02$, mientras que la última transición correspondiente al 2017-2018 muestra una pérdida del 3 % anual con una $\lambda = 0.97$. El valor de lambda estimado a partir de la matriz promedio muestra que la población disminuye 1% al año ($\lambda = 0.99$). Sin embargo, el valor se encuentra muy cerca de la unidad, y sugiere que esta población está cerca del equilibrio numérico (intervalo de confianza 95 % $\lambda = 0.935-1.051$).

CUADRO 3. Matrices de proyección anual para la población de *Lophophora diffusa*, localidad Agua de Ángel, municipio Peñamiller, Querétaro. a) Matriz 2014-2015, b) Matriz 2015-2016, c) Matriz 2016-2017, d) Matriz 2017-2018 y e) Matriz promedio. Lambda (λ), estructura estable (w), valor reproductivo (v). Número de individuos por categoría (nx), y probabilidad de muerte para cada categoría (qx). Categorías: S = Semillas, Plántulas (Pl) = 0.1 - 3.0 cm², Juveniles (Ju) = > 3.0 - 10.0 cm², Adultos1 (A1) = >10.0 - 23.0 cm², Adultos2 (A2) = >23.0 -38.0 cm², Adultos3 (A3) = >38.0 - 55 cm², Adultos 4 (A4) = > 55 cm². En café se indican los valores de fecundidad y en negritas se resaltan las probabilidades de permanencia del tiempo t al tiempo $t+1$.

Matriz a) 2014-2015
 λ (intervalo de confianza 95 %)
1.0003 (0.953-1.053)

Categoría	S	Pl	Ju	A1	A2	A3	A4	w	v
S	0.3	0	1.619	4.354	16.911	21.244	40.46	---	1
Pl	0.002	0.867	0.017	0	0	0	0	0.335	272.9
Ju	0	0.056	0.85	0.055	0	0	0	0.164	654.08
A1	0	0	0.078	0.752	0.065	0.024	0.017	0.110	1184.8
A2	0	0	0	0.137	0.836	0.17	0	0.157	1738.7
A3	0	0	0	0.009	0.097	0.658	0.034	0.064	1999.2
A4	0	0	0	0	0	0.146	0.948	0.170	2343.4
nx		53	114	109	92	41	58		
qx		0.075	0.052	0.045	0	0	0		

CUADRO 3. Continuación.
 Matriz b) 2015-2016
 λ (intervalo de confianza 95 %)
0.977 (0.921-1.033)

Categoría	S	Pl	Ju	A1	A2	A3	A4	W	ν
S	0.3	0	0	0.846	11.57	12.9	25.659	----	1
Pl	0.005	0.806	0.028	0	0	0	0	0.174	131.5
Ju	0	0.129	0.858	0.121	0.01	0	0	0.440	174.2
A1	0	0	0.066	0.767	0.202	0.025	0.016	0.238	257.6
A2	0	0	0	0.08	0.707	0.282	0.016	0.099	396.8
A3	0	0	0	0	0.06	0.564	0.18	0.025	477.3
A4	0	0	0	0	0.02	0.102	0.786	0.024	642.3
<i>nx</i>		62	106	99	99	39	61		
<i>qx</i>		0.064	0.037	0.03	0	0.025	0		

Matriz c) 2016-2017
 λ (intervalo de confianza 95 %)
1.025 (0.975 – 1.076)

Categoría	S	Pl	Ju	A1	A2	A3	A4	w	ν
S	0.3	0	0	3.77	15.10	21.79	52.98	----	1
Pl	0.005	0.771	0.03	0	0	0	0	0.28	143.4
Ju	0	0.114	0.84	0.038	0	0	0	0.22	319.5
A1	0	0	0.12	0.838	0.077	0	0	0.20	438
A2	0	0	0	0.085	0.833	0.153	0	0.13	570.9
A3	0	0	0	0.019	0.066	0.692	0.055	0.055	912.7
A4	0	0	0	0	0	0.153	0.944	0.1	1266.7
<i>nx</i>		70	113	105	90	39	54		
<i>qx</i>		0.114	0.035	0.019	0.022	0	0		

CUADRO 3. Continuación.
 Matriz d) 2017-2018
 λ (intervalo de confianza 95 %)
0.97 (0.908 – 1.038)

Categoría	S	PI	J u	A1	A2	A3	A4	W	ν
S	0.3	0	1.34	6.88	33.05	43.32	88.66	---	1
PI	0.002	0.658	0.056	0	0.011	0	0.017	0.21	238.7
Ju	0	0.085	0.738	0.036	0.044	0.131	0.07	0.2	880.12
A1	0	0	0.158	0.798	0.111	0.052	0.21	0.33	1209.1
A2	0	0	0	0.128	0.655	0.157	0.105	0.17	1344.4
A3	0	0	0	0	0.155	0.447	0.21	0.058	1304.6
A4	0	0	0	0	0.011	0.184	0.368	0.02	1364.2
<i>nx</i>		82	107	109	90	38	57		
<i>qx</i>		0.256	0.046	0.036	0.011	0.026	00.017		

Matriz e) Promedio 2014-2018
 λ (intervalo de confianza 95 %)
0.99 (0.935 – 1.051)

Categorías	S	PI	Ju	A1	A2	A3	A4	W	ν
S	0.300	0	0.742	3.96	19.15	24.8	51.94	----	1
PI	0.0039	0.776	0.034	0	0.002	0	0.004	0.24	177.4
Ju	0	0.096	0.822	0.062	0.001	0.032	0.017	0.25	399.07
A1	0	0	0.106	0.788	0.112	0.025	0.061	0.24	573.09
A2	0	0	0	0.108	0.75	0.191	0.03	0.16	756.42
A3	0	0	0	0.007	0.095	0.59	0.12	0.05	835.36
A4	0	0	0	0	0.007	0.146	0.761	0.04	945.14

Estructura estable y valor reproductivo

La estructura estable (w) resultante de la matriz promedio (2014-2018) indica que a largo plazo la población estará conformada principalmente por semillas latentes, ahora bien, sin tomar en cuenta la categoría de Semillas, indica que estará conformada en una mayor proporción por plántulas, juveniles y por individuos en la categoría de Adultos 1. Las categorías menos representadas corresponden a Adultos 3 y Adultos 4 (FIGURA 4). A pesar de que el porcentaje de plántulas observado es menor (14.8%) en comparación con lo proyectado en la estructura estable (24%), no se observaron diferencias significativas al comparar ambas estructuras poblacionales ($\chi^2 = 7.59$, $P = 0.1801$, g.l. = 5), (FIGURA 4). Las estructuras estables proyectadas para las matrices anuales también muestran una mayor proporción de plántulas, juveniles y adultos en la primera categoría (CUADRO 3). Se obtuvieron diferencias significativas al comparar la estructura poblacional observada contra la estructura estable estimada para la mayoría de las matrices anuales: matriz 2014-2015 ($\chi^2 = 15.22$, $P = < 0.05$, g.l. = 5); matriz 2015-2016 ($\chi^2 = 17.66$, $P = < 0.05$, g.l. = 5); matriz 2016-2017 ($\chi^2 = 4.56$, $P = 0.47$, g.l. = 5), matriz 2017-2018 ($\chi^2 = 11.2$, $P = < 0.05$, g.l. = 5). En todos los casos, la estructura estable proyecta que, a largo plazo, la población estará conformada por una mayor proporción de plántulas de lo reportado para el periodo de estudio.

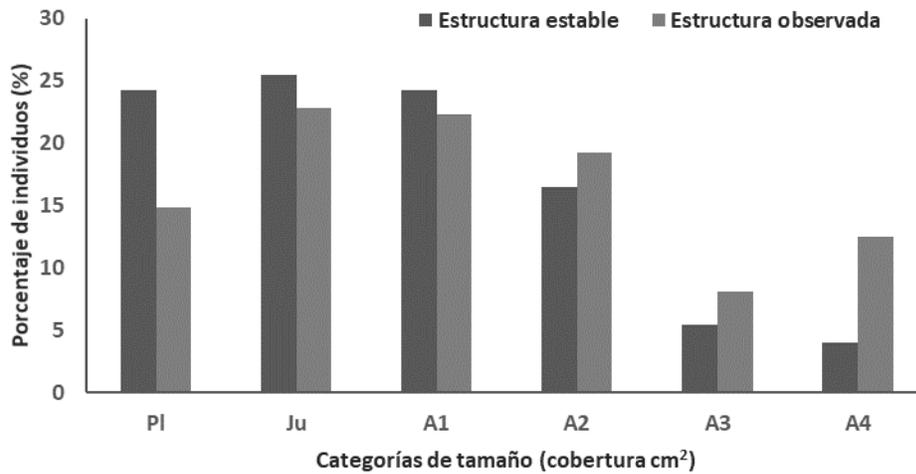


FIGURA 4. Estructura poblacional observada y estructura estable estimada a partir de la matriz promedio para *Lophophora diffusa*, localidad Agua de Ángel, municipio Peñamiller, Querétaro. Plántulas (PI) = 0.1-3.0 cm², Juveniles (Ju) = 3.1-10.0 cm², Adultos1 (A1) = 10.1-23.0 cm², Adultos2 (A2) = 23.1-38.0 cm², Adultos3 (A3) = 38.1-55 cm², Adultos4 (A4) > 55 cm².

El valor reproductivo indica en qué medida los individuos de cada categoría de tamaño, en promedio, contribuirán a la descendencia de las generaciones futuras (Caswell 2001), en número de hijos, (por ejemplo, semillas o vástagos clonales, Mandujano *et al.* 2001). El valor reproductivo en la población de *L. diffusa* para las cuatro matrices de proyección muestra un incremento en las últimas categorías de tamaño, siendo la categoría de Adultos 4 la que mantiene una contribución mayor para todos los periodos. (FIGURA 5).

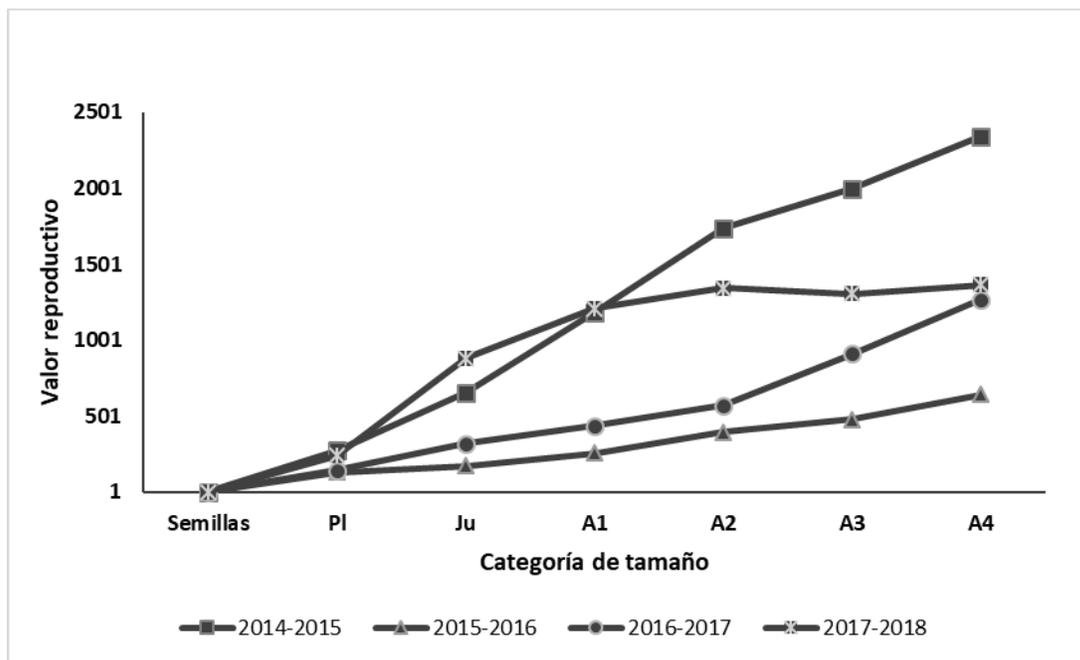


FIGURA 5. Valores reproductivos por categoría de tamaño para *Lophophora diffusa*, localidad Agua de Ángel, municipio Peñamiller, Querétaro. Se muestran los valores para los cuatro periodos de estudio. 2014-2015 (Semillas por fruto, $\bar{x} \pm e.e = 26.37 \pm 0.95$, Semillas totales = 5326); 2015-2016 (Semillas por fruto, $\bar{x} \pm e.e = 27.95 \pm 2.55$; Semillas totales: 3186); 2016-2017 (Semillas por fruto, $\bar{x} \pm e.e = 28.33 \pm 2.31$; Semillas totales: 5637) y 2017-2018 (Semillas por fruto, $\bar{x} \pm e.e = 28.88 \pm 2.38$; Semillas totales: 10627). Categorías de tamaño: Plántulas (Pl) = 0.1 - 3.0 cm², Juveniles (Ju) = > 3.0 - 10.0 cm², Adultos1 (A1) = >10.0 - 23.0 cm², Adultos2 (A2) = >23.0 - 38.0 cm², Adultos3 (A3) = >38.0 - 55 cm², Adultos 4 (A4) = > 55 cm².

Ciclo de vida

La matriz promedio se utilizó para construir el ciclo de vida de *L. diffusa*. El diagrama muestra un ciclo de vida de una especie compleja (FIGURA 6). Hay probabilidades de permanencia en todas las categorías de tamaño, crecimientos, transiciones a categorías superiores no continuas y regresiones de una categoría mayor a una de menor tamaño. Los valores más altos corresponden a la permanencia en la misma categoría de un periodo al siguiente, y los valores de fecundidad aumentan en las últimas categorías de tamaño.

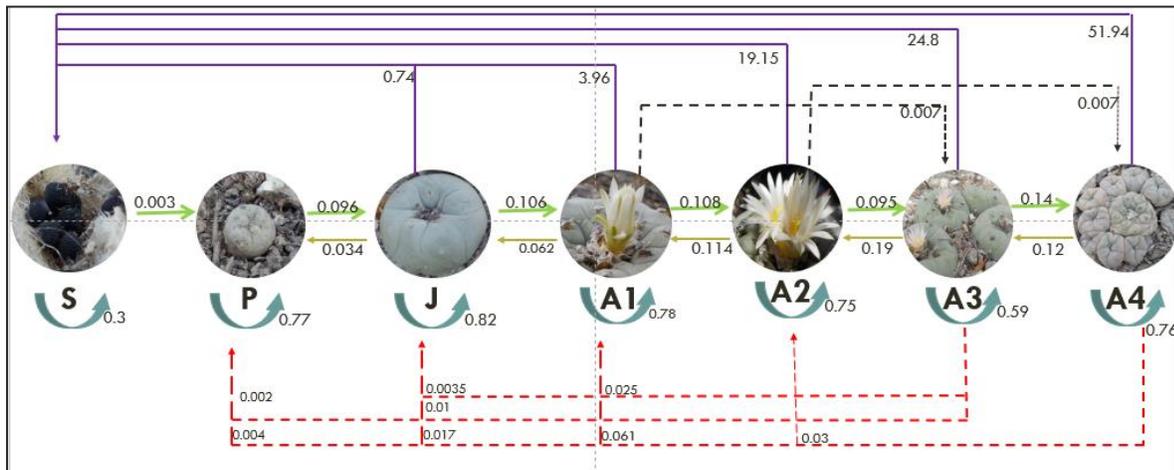


FIGURA 6. Ciclo de vida de *Lophophora diffusa*, localidad Agua de Ángel, municipio Peñamiller, Querétaro. Construido a partir de la matriz promedio (2014-2018). Se representan las categorías de tamaño en los círculos (nodos): S = Semillas, Plántulas (P) = 0.1 - 3.0 cm², Juveniles (J) = > 3.0 - 10.0 cm², Adultos1 (A1) = >10.0 - 23.0 cm², Adultos2 (A2) = >23.0 - 38.0 cm², Adultos3 (A3) = >38.0 - 55 cm², Adultos 4 (A4) = > 55 cm². Las flechas verdes indican la probabilidad de sobrevivir y pasar a la categoría siguiente. Las flechas discontinuas negras indican la probabilidad de sobrevivir y pasar a categorías superiores no inmediatas. La flecha curva en el mismo nodo indica la probabilidad de sobrevivir y permanecer en la misma categoría. La fecundidad (número promedio de descendientes), está representada por las flechas moradas que van hacia el nodo de semillas. Las regresiones de una categoría mayor a una menor están señaladas con las flechas cafés, y las flechas rojas discontinuas marcan una regresión a una categoría inferior no inmediata. Los números indican la probabilidad de ocurrencia para cada proceso.

Análisis de Sensibilidad y Elasticidad

Los patrones observados en los análisis de sensibilidad y elasticidad para los periodos anuales son similares a los obtenidos para la matriz promedio. A continuación se presentan los análisis prospectivos para la matriz promedio con la finalidad de resumir las condiciones presentes a lo largo del estudio (los resultados de cada periodo se encuentran en el anexo para su consulta, ANEXO, CUADRO A). Para estos análisis sólo se tomaron en cuenta las casillas que presentaron valores en las matrices de transición. El valor de sensibilidad más alto se encontró en la casilla s_{21} , que corresponde a la transición de semilla a plántula. Este resultado indica que la tasa finita de crecimiento poblacional es muy sensible a este proceso ($s_{21} = 3.93$), las presiones de selección son más fuertes en el reclutamiento y establecimiento de nuevos individuos en la población. La categoría con el valor de sensibilidad más alto fue la de Semillas (CUADRO 4), mientras que el crecimiento fue el proceso con el valor máximo (FIGURA 7).

CUADRO 4. Matriz de sensibilidad para la población de *Lophophora diffusa*, localidad Agua de Ángel, municipio Peñamiller, Querétaro. Calculada a partir de la matriz promedio (2014-2018). En negritas se destacan los valores de sensibilidad más altos. Categorías: S = Semillas, Plántulas (Pl) = 0.1 - 3.0 cm², Juveniles (Ju) = > 3.0 - 10.0 cm², Adultos1 (A1) = >10.0 - 23.0 cm², Adultos2 (A2) = >23.0 -38.0 cm², Adultos3 (A3) = >38.0 - 55 cm², Adultos 4 (A4) = > 55 cm².

Categorías	S	Pl	Ju	A1	A2	A3	A4
S	0.0022		0.0005	0.0004	0.0003	0.0001	0.0001
Pl	3.93	0.086	0.09		0.057		0.01
Ju		0.19	0.202	0.19	0.12	0.043	0.03
A1			0.29	0.27	0.18	0.062	0.05
A2				0.36	0.24	0.082	0.06
A3				0.405	0.26	0.09	0.07
A4					0.305	0.102	0.08

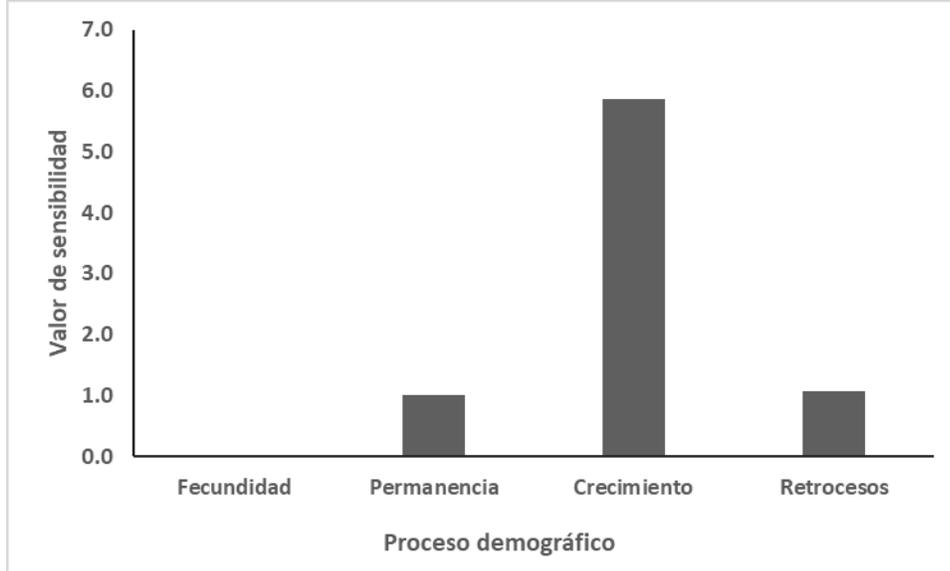


FIGURA 7. Valores de sensibilidad por proceso demográfico para la población de *Lophophora diffusa*, localidad Agua de Ángel, municipio Peñamiller, Querétaro. Calculados a partir de la matriz promedio (2014-2018).

Por otra parte, el análisis de elasticidad muestra el valor más alto para la casilla e_{44} (CUADRO 5), este resultado indica que la permanencia de los individuos en la categoría de Adultos 1 ($e_{44} = 0.22$) contribuye en mayor proporción al valor de λ . La permanencia de los individuos en las categorías de Juveniles, Adultos 1 y Adultos 4 también presentaron valores altos para alguno de los periodos de estudio (ANEXO, CUADRO A). Estos resultados indican que la permanencia es el proceso demográfico que contribuye en mayor proporción a la tasa finita de crecimiento poblacional con valores por arriba del 50 % (FIGURA 8).

CUADRO 5. Matriz de elasticidad para la población de *Lophophora diffusa*, localidad Agua de Ángel, municipio Peñamiller, Querétaro. Calculada a partir de la matriz promedio (2014-2018). En negritas se destacan los valores de elasticidad más altos. Categorías: S = Semillas, Plántulas (Pl) = 0.1 - 3.0 cm², Juveniles (Ju) = > 3.0 - 10.0 cm², Adultos1 (A1) = >10.0 - 23.0 cm², Adultos2 (A2) = >23.0 -38.0 cm², Adultos3 (A3) = >38.0 - 55 cm², Adultos 4 (A4) = > 55 cm².

Categorías	Semillas	Pl	Ju	A1	A2	A3	A4
Semillas	0.006		0.0003	0.0019	0.006	0.002	0.004
Pl	0.015	0.067	0.003		0.0001		0.0001
Ju		0.18	0.167	0.012	0.001	0.001	0.0006
A1			0.031	0.221	0.021	0.001	0.0028
A2				0.0399	0.186	0.01	0.0019
A3				0.0028	0.025	0.05	0.0081
A4					0.002	0.01	0.058

■ Fecundidad ■ Permanencia ■ Crecimiento ■ Retrocesos

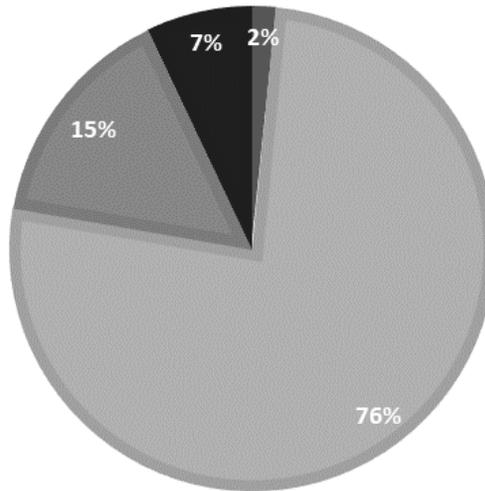


FIGURA 8. Valores de elasticidad por proceso demográfico: Fecundidad, Permanencia Crecimiento y retrocesos, para la población de *Lophophora diffusa*, localidad Agua de Ángel, municipio Peñamiller, Querétaro. Calculados a partir de la matriz promedio (2014-2018)

Contribución del crecimiento clonal en la dinámica poblacional

La mayoría de los individuos en la población son solitarios, y sólo el 25 % presenta crecimiento ramificado. Durante el periodo de estudio se registraron 36 individuos con reproducción clonal, con un total de 41 vástagos que se consideraron como *ramets* independientes. Los *ramets* son resultado de la separación de tallos en individuos ramificados de las últimas categorías de tamaño (A4 = 76 %, A3 = 12% y A2 = 12%). Estos vástagos presentaron valores de cobertura correspondientes a distintas categorías, desde Plántulas hasta Adultos 3. Se obtuvo un mayor número de *ramets* producidos considerados como individuos de la categoría Adultos 1, seguido de *ramets* considerados como juveniles (FIGURA 9).

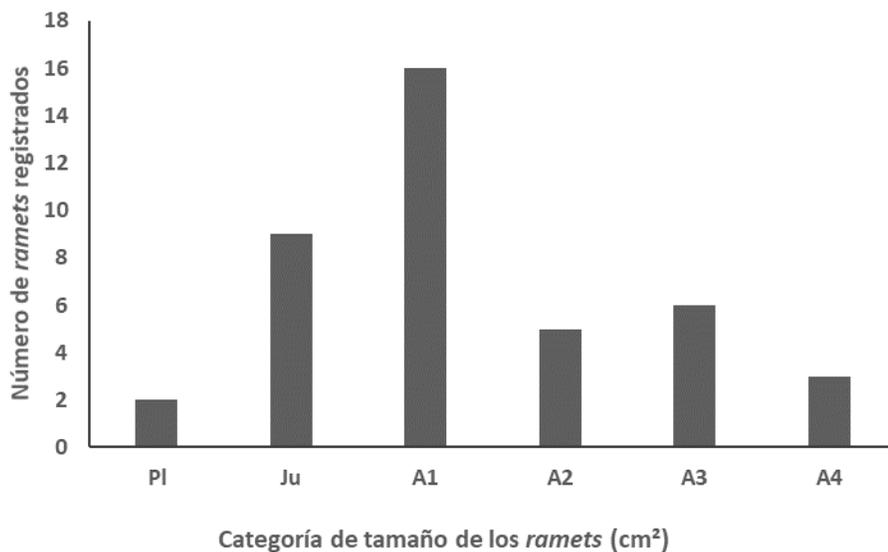


FIGURA 9. Número de ramets producidos de acuerdo con su categoría de tamaño, población de *Lophophora diffusa*, localidad Agua de Ángel, municipio Peñamiller, Querétaro. Plántulas (PI) = 0.1-3.0 cm², Juveniles (Ju) = 3.1-10.0 cm², Adultos1 (A1) = 10.1-23.0 cm², Adultos2 (A2) = 23.1-38.0 cm², Adultos3 (A3) = 38.1-55 cm², Adultos4 (A4) > 55 cm².

El modelo matricial promedio (periodo 2014-2018) para el que se excluyó la contribución del crecimiento clonal, muestra una disminución del 1% en el valor de lambda ($\lambda = 0.982$), en comparación con el modelo matricial que si lo considera ($\lambda = 0.992$). Este resultado indica que existen cambios en la dinámica poblacional como resultado del crecimiento clonal y la tasa de crecimiento poblacional se ve favorecida por este proceso. Los valores de fecundidad para las categorías A3 y A4 también disminuyeron en el modelo que excluye la contribución clonal (CUADRO 6). La estructura estable de tamaños (w) no presenta diferencias, se estima que a largo plazo (excluyendo las semillas), la población estará representada en su mayoría por plántulas, juveniles e individuos adultos de la primera categoría. Sin embargo, el valor reproductivo si presentó diferencias al no considerar la contribución clonal, se observa una disminución del valor reproductivo para las últimas categorías de tamaño (A3 y A4). El aporte de *ramets* independientes es resultado de la separación de tallos en individuos ramificados en las últimas categorías de tamaño, y estos *ramets* también aportan frutos a la población, por lo que, al no considerarlos, el valor reproductivo se ve afectado (CUADRO 6).

CUADRO 6. Matriz de proyección promedio (periodo 2014-2018) para la población de *Lophophora diffusa*, localidad Agua de Ángel, municipio Peñamiller, Querétaro. En este modelo se excluyó la contribución del crecimiento clonal. Lambda (λ), estructura estable (w), valor reproductivo (v). Categorías: S = Semillas, Plántulas (Pl) = 0.1 - 3.0 cm², Juveniles (Ju) = > 3.0 - 10.0 cm², Adultos1 (A1) = >10.0 - 23.0 cm², Adultos2 (A2) = >23.0 -38.0 cm², Adultos3 (A3) = >38.0 - 55 cm², Adultos 4 (A4) = > 55 cm². En café se señalan los valores de fecundidad y en negritas se indican los valores de probabilidad más altos.

Matriz Promedio 2014-2018
 λ (intervalo de confianza 95 %)
0.982 (0.925 – 1.039)

Categorías	S	Pl	Ju	A1	A2	A3	A4	w	v
S	0.3	0	0.742	3.966	19.15	24.42	50.69	----	1
Pl	0.0039	0.776	0.034	0		0		0.251	174.82
Ju	0	0.0962	0.822	0.0627	0.0053	0.0065		0.253	374.11
A1	0	0	0.106	0.7889	0.1112	0.019	0.0083	0.241	497.6
A2	0	0	0	0.108	0.758	0.191	0.0084	0.163	598.27
A3	0	0	0	0.007	0.095	0.59	0.0938	1.053	566.13
A4	0	0	0	0	0.0078	0.146	0.7486	0.038	484.15

En cuanto a los análisis prospectivos, la matriz de sensibilidad señala un valor máximo para la transición de semilla a plántula. Sin embargo, si se considera sólo la contribución sexual, el valor de sensibilidad para el reclutamiento (casilla a_{11}) incrementa de 3.93 a 4.64. Esto quiere decir que las presiones de selección son más fuertes sobre el reclutamiento sexual cuando se excluye la contribución clonal (CUADRO 7). Por su parte, el análisis de elasticidad presenta los valores más altos para la permanencia de Adultos 1 y de los individuos en la categoría de Juveniles, siendo el proceso de permanencia el que aporta en mayor proporción al valor de lambda. La ausencia de reproducción clonal da como resultado un incremento en el valor de elasticidad para la permanencia de los individuos en la categoría de Plántulas (a_{22}), este valor pasa de 0.067 a 0.083 al no considerar la contribución clonal (CUADRO 7).

CUADRO 7. Matriz de sensibilidad y elasticidad (periodo 2014-2018) para la población de *Lophophora diffusa*, localidad Agua de Ángel, municipio Peñamiller, Querétaro. En este modelo se excluyó la contribución del crecimiento clonal. En negritas se destacan los valores más altos. Categorías: S = Semillas, Plántulas (Pl) = 0.1 - 3.0 cm², Juveniles (Ju) = > 3.0 - 10.0 cm², Adultos1 (A1) = >10.0 - 23.0 cm², Adultos2 (A2) = >23.0 -38.0 cm², Adultos3 (A3) = >38.0 - 55 cm², Adultos 4 (A4) = > 55 cm².

a) Matriz de sensibilidad

Categorías	S	Pl	Ju	A1	A2	A3	A4
S	0.026	0	0.0006	0.0005	0.0003	0.00012	0.0001
Pl	4.644	0.1055	0.106				
Ju		0.225	0.227	0.2166	0.1466	0.0478	
A1			0.302	0.288	0.195	0.0636	0.0465
A2				0.346	0.234	0.0765	0.0559
A3				0.3278	0.221	0.0724	0.0529
A4					0.189	0.0619	0.0453

Categorías	S	Pl	Ju	A1	A2	A3	A4
S	0.008	0	0.0004	0.002	0.007	0.003	0.004
Pl	0.018	0.0833	0.003				
Ju		0.0221	0.1904	0.0138	0.0007	0.0003	
A1			0.0329	0.2314	0.022	0.0012	0.00039
A2				0.0381	0.181	0.0148	0.00048
A3				0.00234	0.0214	0.0435	0.00505
A4					0.00151	0.00924	0.03451

Contribución de los eventos reproductivos en la dinámica poblacional

La población de *Lophophora diffusa* presentó una temporada reproductiva prolongada, tanto la formación de flores como de frutos ocurrió en varios momentos durante el periodo de estudio. Los gráficos circulares muestran la intensidad de los eventos reproductivos así como la separación entre las fenofases para cada año (FIGURA 10A Y 10B). La floración de *L. diffusa* en esta población por lo general comienza en marzo, aunque en el último periodo reproductivo (2018) se registraron flores a partir de febrero. Por su parte, la fructificación comienza comúnmente en mayo y puede extenderse hasta finales de año. Después de un evento de floración, puede pasar uno o varios meses para que ocurra el siguiente evento floral. Además, es común encontrar intersección de las feno-fases reproductivas en la población.

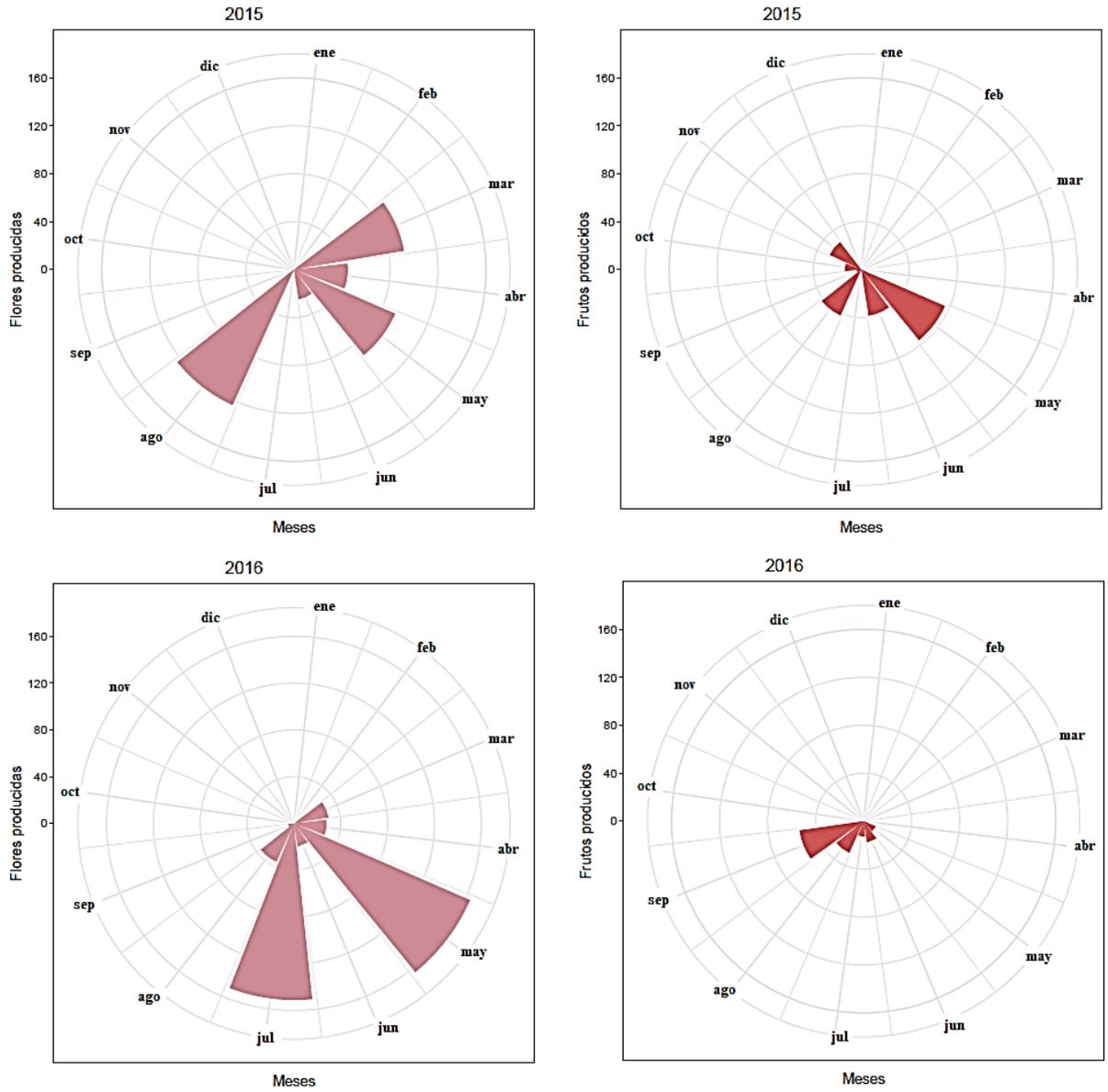


FIGURA 10A. Fenología reproductiva de *Lophophora diffusa* en la localidad El Agua de Ángel, municipio Peñamiller, Querétaro. Se muestra en rosa el número de flores producidas y en rojo el número de frutos producidos para los años 2015 y 2016.

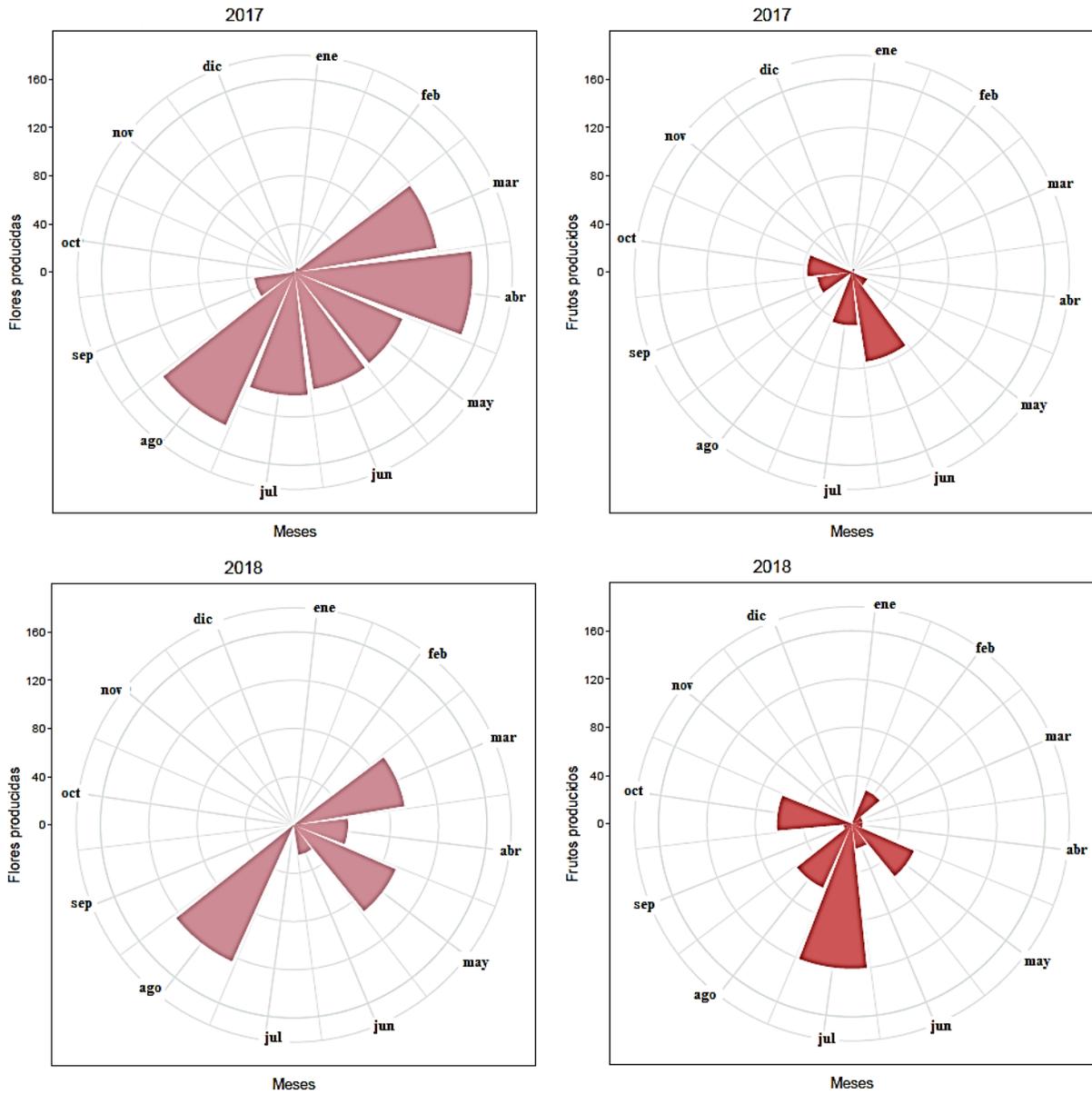


FIGURA 10B. Fenología reproductiva de *Lophophora diffusa* en la localidad El Agua de Ángel, municipio Peñamiller, Querétaro. Se representa en rosa el número de flores producidas y en rojo el número de frutos producidos para los años 2017 y 2018.

No existe una relación significativa entre el número de flores y la proporción de frutos formados (Correlación de Pearson $r = -0.075$, $P = 0.76$ g.l = 17). Este resultado indica que los eventos de floración donde se produjeron una mayor cantidad de flores, no se relacionaron con un mayor éxito en la formación de frutos. El evento floral en el que se generaron más flores (marzo 2018 = 179 flores) tuvo como resultado una proporción de frutos formados de 0.6, mientras que una producción de flores menor para el mismo año (abril 2018 = 95 flores) dio como resultado una proporción de frutos formados mayor (0.8). Proporción de frutos formados por temporada reproductiva ($\bar{x} = 0.429$, $n = 18$), valor mínimo (0.033), valor máximo (0.8).

La floración en la población se ve favorecida por el aumento de las temperaturas y la presencia de precipitación. Se encontró una relación significativa entre la temperatura promedio y el número de flores ($\rho = 0.699$ $P = < 0.05$) y entre la precipitación acumulada y el número de flores ($\rho = 0.3667$ $P = < 0.05$). Los fenogramas muestran la relación entre las feno-fases y las variables climáticas (FIGURA 11). Para todos los años, el primer pico de floración coincide cuando aparecen las primeras lluvias y con el aumento de la temperatura promedio. Las temperaturas más altas se mantienen durante todo el periodo reproductivo, mientras que las lluvias pueden presentar varios picos durante el año, las precipitaciones máximas por lo general aparecen a partir de junio y comúnmente preceden al evento máximo de floración.

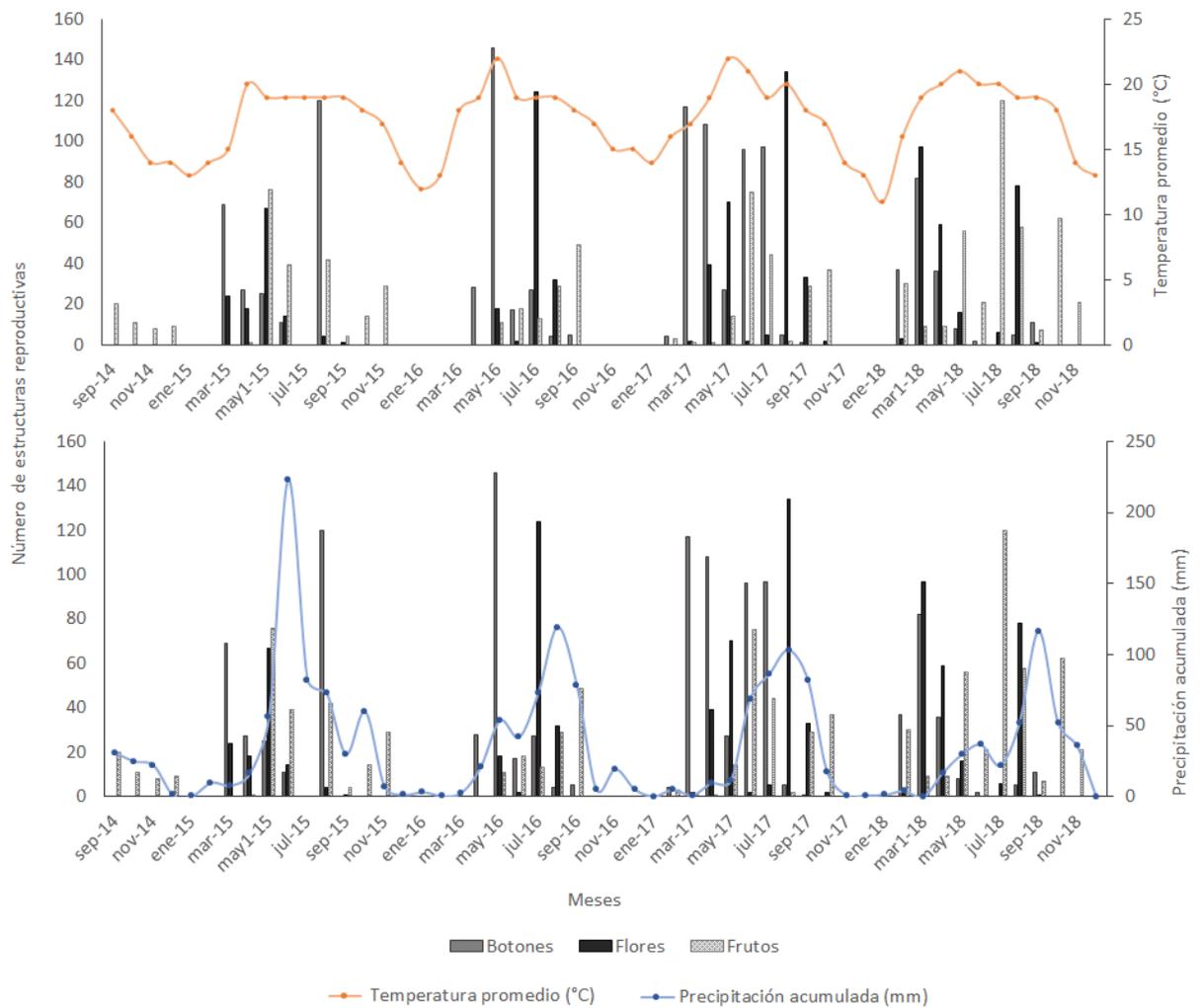


FIGURA 11. Fenograma de *Lophophora diffusa* en la población de El Agua de Ángel, municipio Peñamiller, Querétaro. Se presenta el número de estructuras reproductivas, los valores de temperatura promedio y de precipitación acumulada de septiembre de 2014 a diciembre de 2018).

Matrices periódicas

La dinámica poblacional de *Lophophora diffusa* mostró ser muy variable tanto intra como interanual. El inicio de la floración en esta población por lo general comenzó en marzo, a excepción de 2018 donde el inicio de la floración ocurrió en febrero. Se exhibieron de cuatro a cinco picos de floración durante el año, el reclutamiento se presentó durante el 50% de los eventos reproductivos para el 2015, mientras que para el 2016 se registró reclutamiento posterior a todos los picos de floración (ANEXO, CUADRO B). Las tasas de crecimiento poblacional fueron heterogéneas para las temporadas reproductivas, con un valor mínimo de $\lambda = 0.81$ y un valor máximo de $\lambda = 0.98$. Los valores de fecundidad más grandes no se presentaron en la misma temporada reproductiva entre años, a diferencia de los procesos de crecimiento y achicamiento que sí mostraron los valores más altos después del último periodo de floración para todos los años. Los valores más altos de reclutamiento ocurrieron por lo general después del primer pico de floración (Periodos 2016, 2017 y 2018) y después del último periodo de floración para el periodo de 2015, pero jamás durante los periodos de floración intermedios (ANEXO, CUADRO B).

Las sensibilidades periódicas indican que las presiones de selección son mayores en el reclutamiento de nuevos individuos, en al menos una de las temporadas reproductivas al año. Además, la permanencia de adultos también presentó valores altos de sensibilidad, aunque la categoría no es la misma para todos los años. Las elasticidades periódicas señalan que la permanencia es el proceso que contribuye en mayor proporción al valor de lambda (CUADRO 8).

CUADRO 8. Matrices periódicas. Valores de lambda y Sensibilidades mayores para cada periodo indicando el proceso demográfico y la categoría de tamaño en la que se observan. Categorías de tamaño: Plántulas (Pl) = 0.1 - 3.0 cm², Juveniles (Ju) = > 3.0 - 10.0 cm², Adultos1 (A1) = >10.0 - 23.0 cm², Adultos2 (A2) = >23.0 -38.0 cm², Adultos3 (A3) = >38.0 - 55 cm², Adultos 4 (A4) = > 55 cm².

Periodo	Temporada reproductiva (mes de inicio de la floración)	Lambda (λ)	Valores de sensibilidad más altos	Valores de elasticidad más altos
2015	Marzo	0.94	Permanencia A4	Permanencia A4
	Abril	0.94	Permanencia A4 Reclutamiento	
	Mayo	0.94	Permanencia A4	
	Agosto	0.98	Permanencia A4	
2016	Marzo	0.87	Permanencia Ju	Permanencia Ju y A1
	Abril	0.85	Permanencia Ju	
	Mayo	0.85	Permanencia Ju	
	Julio	0.85	Permanencia Ju Reclutamiento Pl	
	Agosto	0.97	Permanencia Ju	
2017	Marzo	0.94	Permanencia A4 Reclutamiento Pl	Permanencia A4
	Abril	0.94	Permanencia A4	
	Mayo	0.94	Permanencia A4	
	Junio	0.94	Permanencia A4	
	Agosto	0.98	Permanencia A4	
2018	Febrero	0.90	Reclutamiento Pl	Permanencia A1
	Marzo	0.89	Reclutamiento Pl	
	Abril	0.81	Permanencia A1	
	Agosto	0.96	Reclutamiento	

La fecundidad tiene poco efecto sobre el valor de λ y no mostró los valores de elasticidad ni sensibilidad más altos. Sin embargo, se compararon las temporadas reproductivas tanto intra como interanual considerando solamente los valores de elasticidad para la fecundidad de las distintas categorías de tamaño. Para los periodos anuales de 2015 y 2017, la categoría de Adultos 4 presentó los valores de fecundidad y elasticidad más altos, esto indica que, las categorías que aportan un mayor número de semillas en promedio también contribuyen en mayor proporción a la dinámica poblacional. Sin embargo, para los periodos anuales de 2016 y 2018 ocurrió lo contrario, los valores de elasticidad más altos no coinciden con las categorías de tamaño con los valores más altos de fecundidad. Los valores de elasticidad mayores corresponden a la fecundidad de los individuos adultos de las categorías A1 y A2, esto sugiere, que no siempre las categorías de tamaño con valores de fecundidad pequeños también pueden contribuir a la dinámica de esta población (CUADRO 9). Las categorías de tamaño que presentaron las elasticidades más grandes para los valores de fecundidad también son las categorías que aportan en mayor proporción a la tasa finita de crecimiento poblacional (CUADRO 8). Las elasticidades periódicas mostraron que a pesar de tener un valor para el banco de semillas constante a lo largo de todas las temporadas reproductivas, este no presenta un mismo valor de elasticidad dentro de un periodo anual, la presencia del banco de semillas aporta en mayor proporción a la dinámica poblacional en la última temporada reproductiva (Agosto), con excepción del periodo 2017, donde el banco de semillas presentó un valor de elasticidad más alto para el primer periodo reproductivo (Marzo).

CUADRO 9. Análisis de elasticidad para los valores de fecundidad. *Lophophora diffusa*, población de El Agua de Ángel, municipio Peñamiller, Querétaro. En negritas se señalan los valores más altos de fecundidad por periodo anual, los valores de elasticidad más altos se indican en anaranjado y en azul están señalados los valores más grandes de elasticidad para el banco de semillas. Cada periodo anual está dividido en temporadas reproductivas, éstas indican las matrices periódicas con la abreviación del mes en el que iniciaron y el año correspondiente. Categorías de tamaño: Plántulas (Pl) = 0.1 - 3.0 cm², Juveniles (Ju) = > 3.0 - 10.0 cm², Adultos1 (A1) = >10.0 - 23.0 cm², Adultos2 (A2) = >23.0 -38.0 cm², Adultos3 (A3) = >38.0 - 55 cm², Adultos 4 (A4) = > 55 cm².

a) Periodos anuales 2015 y 2016

	Valores de Fecundidad por categoría de tamaño						
	Sem	Pl	Ju	A1	A2	A3	A4
MAR15	<u>0.3</u>	0	0.693	0.967	8.312	5.145	13.63
Elasticidades	1.65E-07		3.721E-07	1.29E-07	2.54E-07	2.74E-07	1.53E-05
ABR15	<u>0.3</u>	0	0.231	0.72	1.14	2.572	7.729
Elasticidades	8.81E-07		2.33E-06	8.44E-07	1.15E-06	8.69E-07	8.00E-05
MAY15	<u>0.3</u>	0	0.231	0.483	5.159	4.502	11.366
Elasticidades	4.26E-07		9.38E-07	3.21E-07	3.19E-07	3.2E-07	4.01E-05
AGO15	<u>0.3</u>	0	0.231	0.725	4.586	7.07	5.455
Elasticidades	1.57E-06		2.20E-06	9.14E-07	1.26E-06	8.90E-07	1.50E-04
MAR16	<u>0.3</u>	0	0	0	0	1.433	2.749
Elasticidades	3.26E-06					6.82E-06	5.52E-05
ABR16	<u>0.3</u>	0	0	0.282	1.411	2.15	1.832
Elasticidades	8.94E-07			0.00011	5.45E-05	2.86E-06	1.22E-05
MAY16	<u>0.3</u>	0	0	0.564	1.129	3.583	4.581
Elasticidades	4.78E-06			0.00056	1.42E-04	4.63E-06	1.56E-05
JUL16	<u>0.3</u>	0	0	0.846	4.517	7.883	15.578
Elasticidades	1.51E-05			0.00174	2.62E-04	9.28E-06	4.05E-05
AGO16	<u>0.3</u>	0	0	0	0.564	0	1.832
Elasticidades	6.97E-05				1.58E-03		2.94E-04

b) Periodos anuales 2017 y 2018

		Valores de Fecundidad por categoría de tamaño					
	Sem	Pl	Ju	A1	A2	A3	A4
MAR17	<u>0.3</u>	0	0	0	0.629	0	1.049
Elasticidades	3.61E-07				7.54E-07		1.09E-04
ABR17	<u>0.3</u>	0	0	1.349	3.147	3.632	13.115
Elasticidades	1.36E-08			1.96E-08	2.75E-08	5.24E-08	4.41E-06
MAY17	<u>0.3</u>	0	0	1.6188	4.721	9.443	17.411
Elasticidades	3.24E-08			5.53E-08	3.11E-08	5.95E-08	9.82E-06
JUNIO17	<u>0.3</u>	0	0	0.539	1.573	1.452	4.197
Elasticidades	1.66E-07			2.4E-07	1.37E-07	3.02E-07	5.06E-05
AGO17	<u>0.3</u>	0	0	0.809	5.351	7.264	9.443
Elasticidades	1.77E-07			2.79E-07	1.56E-07	3.06E-07	5.38E-05
FEB18	<u>0.3</u>	0	0.269	0.264	1.283	0	2.026
Elasticidades	0.0003428		0.00111	1.73E-02	2.68E-03		2.58E-05
MAR18	<u>0.3</u>	0	1.349	10.068	6.417	10.64	16.213
Elasticidades	4.008E-05		0.00021	1.88E-03	3.26E-04	3.23E-05	2.36E-06
ABR18	<u>0.3</u>	0	0.539	4.504	3.529	13.68	14.186
Elasticidades	0.0002377		0.00187	1.17E-02	9.28E-04	6.13E-05	5.61E-06
AGO18	<u>0.3</u>	0	0.269	3.179	5.134	13.68	9.626
Elasticidades	0.0005071		0.00394	0.0248	2.20E-03	1.15E-04	1.01E-05

Éxito reproductivo asociado al color de las flores

La población de *L. diffusa* presenta dos morfos florales por el color de la flor (FIGURAS 12 y 13). El porcentaje de individuos que desarrollan flores blancas (81.3 %) es más alto en comparación con los individuos que producen flores rosas (18.7 %) (CUADRO 10). A pesar de que la proporción de frutos formados y el promedio de semillas por fruto es mayor en las flores rosas, mientras que la producción de néctar es mayor para las flores blancas (ver CUADRO 10), no se encontraron diferencias significativas al evaluar estos rasgos: Promedio de semillas por fruto ($\chi^2 = 0.38$, $P = 0.53$, g.l. = 1); Producción de néctar ($\chi^2 = 0.62$, $P = 0.42$, g.l. = 1) y Porcentaje de germinación (FIGURA 11) (2017, $\chi^2 = 0.13$, $P = 0.71$, g.l. = 1 y 2018, $\chi^2 = 0.18$, $P = 0.66$, g.l. = 1).

Por otro lado, el análisis GLM indica diferencias significativas en la cantidad de frutos que se forman en respuesta al morfo floral y el año ($\chi^2 = 28.95$, $P = < 0.0001$, g.l. = 3). No se observa un efecto al considerar la identidad de la planta como factor. Los resultados indican que el éxito de las flores en la formación de frutos puede variar entre morfos e inclusive para el mismo morfo entre temporadas reproductivas. El éxito reproductivo en el 2018 señala un mayor *fruit set* o asentamiento de frutos para el morfo rosa que para el morfo blanco ($\chi^2 = 4.57$, $P = < 0.05$, g.l. = 1). No se observan diferencias significativas entre morfos para el 2017 ($\chi^2 = 0.43$, $P = < 0.5$, g.l. = 2). La formación de frutos difiere entre años para los dos morfos: Flores blancas 2017 vs Flores blancas 2018 ($\chi^2 = 5.74$, $P = < 0.05$, g.l. = 2) y Flores rosas 2017 vs Flores rosas 2018 ($\chi^2 = 17.68$, $P = < 0.0001$, g.l. = 2).

CUADRO 10. Diferencias entre características asociadas al color de la flor en los individuos de *Lophophora diffusa*, población de Agua de Ángel, municipio Peñamiller, Querétaro.

Color de la flor	Porcentaje en la población (%)	Proporción de frutos formados (<i>fruit set</i>)	Semillas por fruto ($\bar{x} \pm e.e.$)	Producción de néctar (mm) ($\bar{x} \pm e.e.$)	Germinación (%)
Blanca	81.3	2017 = 0.3	27.14 \pm 1.68 (<i>n</i> = 64 frutos, 38 individuos)	2.43 \pm 0.26 (<i>n</i> = 52 flores, 40 individuos)	2017 = 46
		2018 = 0.48			2018 = 27
Rosa	18.7	2017 = 0.34	28.32 \pm 2.12 (<i>n</i> = 31 frutos, 18 individuos)	1.74 \pm 0.54 (<i>n</i> = 12 flores, 9 individuos)	2017 = 38
		2018 = 0.7			2018 = 36

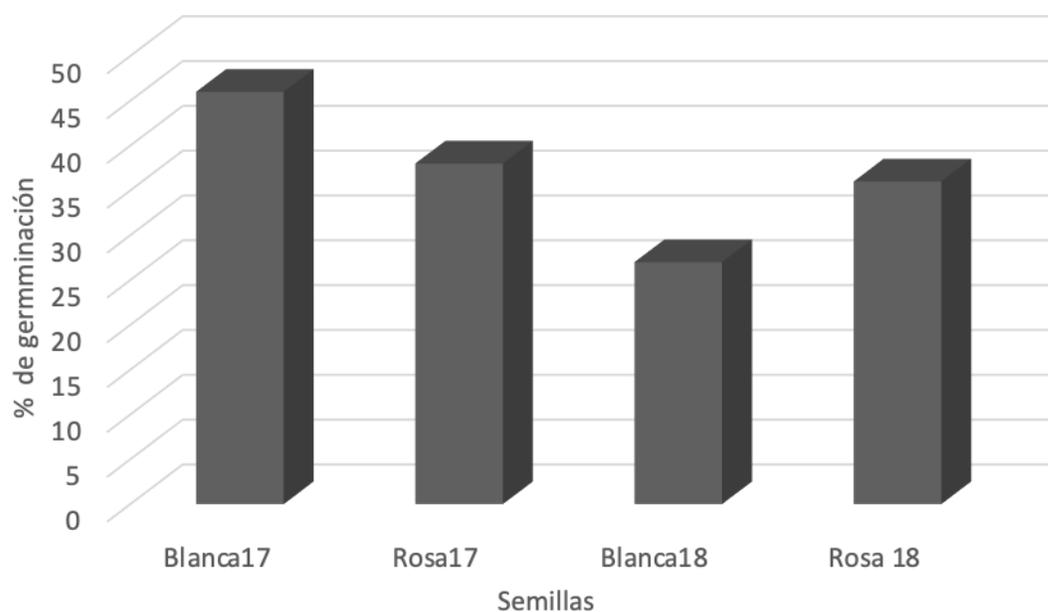


FIGURA 11. Porcentaje de germinación para semillas de *Lophophora diffusa* en respuesta al color de la flor (morfo blanco y morfo rosa), y al año de colecta (2017 y 2018). Localidad El Agua de Ángel, Municipio de Peñamiller, Querétaro.



FIGURA 12. Variación en el color de la flor en los individuos de *L. diffusa* para la población de Agua de Ángel, municipio Peñamiller, Querétaro. Fotos: Isabel Briseño-Sánchez.



FIGURA 13. Variación en el color de la flor y ejemplos de visitantes florales y posibles polinizadores en los individuos de *Lophophora diffusa* para la población de Agua de Ángel, municipio Peñamiller, Querétaro. Izquierda: abeja solitaria del género *Macrotera* ., derecha: escarabajo del género *Acmaeodera* . Fotos: Isabel Briseño-Sánchez.

DISCUSIÓN

Dinámica poblacional

La población de *Lophophora diffusa* mostró un alto porcentaje de individuos en las categorías de Juveniles y Adultos, además del incremento de plántulas durante el periodo de estudio, lo que sugiere la presencia de sitios seguros y adecuados para la germinación de las semillas y la sobrevivencia de las plántulas. La representación desigual de las clases de tamaño es reportada comúnmente en los estudios de demografía para cactáceas (Reid *et al.* 1983, Mandujano *et al.* 2001, Portilla 2007, Matías-Palafox 2007, Peters *et al.* 2008, Martínez-Ramos *et al.* 2016, Zepeda *et al.* 2017), mientras que, la falta de dominancia por una categoría en particular es común para cactáceas con crecimiento globoso (p. ej. *Ariocarpus trigonus*, Martínez-Ávalos *et al.* 1993; *Coryphantha werdermannii*, Portilla 2007; *Mammillaria pectinifera*, Peters *et al.* 2008; *Turbinicarpus pseudomacrolele*, Álvarez *et al.* 2004; *M. humboldtii*, Martínez-Ramos *et al.* 2016), y ya ha sido reportada para la especie de estudio (Díaz-Segura 2013). La distribución de tamaños en las poblaciones está influida por diversos factores, entre los que se encuentran, la forma de reproducción, la producción de semillas, la presencia de un banco de semillas y la tasa de germinación y crecimiento, además del momento en que los individuos comienzan a ser reproductivos (Esparza-Olguín *et al.* 2002, Godínez-Álvarez *et al.* 2003). Aunado a las características del medio donde se desarrollan, como la disponibilidad de sitios seguros para la germinación y las presiones ejercidas por los herbívoros (Jordan y Nobel 1981, Godínez-Álvarez *et al.* 2003). Una distribución desigual sugiere que el reclutamiento es un evento poco común y que la germinación puede estar vinculada con la ocurrencia irregular de lluvias abundantes

(Esparza-Olguín *et al.* 2002, Godínez-Álvarez *et al.* 2003), el hecho de que ninguna categoría de tamaño se distinga como la más abundante en *L. diffusa* puede ser resultado del reclutamiento de pocos individuos que se da de manera constante en la población.

Las estimaciones de la tasa finita de crecimiento para la población de estudio indican que *L. diffusa* se encuentra cerca de la estabilidad numérica, tanto para la matriz promedio como para las matrices anuales. Al igual que esta población, una gran proporción de cactáceas se encuentran en equilibrio con lambdas cercanas a uno (Godínez-Álvarez *et al.* 2003, Valverde *et al.* 2004, Mandujano *et al.* 2007b), e incluso se han reportado algunas poblaciones con valores de lambda por arriba de la unidad, para el género *Mammillaria* (p. ej. *M. magnimamma* $\lambda = 1.33$, Valverde *et al.* 2004; *M. mystax* $\lambda = 1.5$, Saldívar 2011). Las poblaciones con probabilidades de crecimiento no reflejan disturbios severos (Godínez-Álvarez *et al.* 1999, Mandujano *et al.* 2001, Mandujano *et al.* 2007b), además de presentar reclutamiento de nuevos individuos que les permite equilibrar los valores de mortalidad que presentan las categorías de adultos. A diferencia de poblaciones con tendencia a decrecer para las que no se ha documentado germinación *in situ* (p. ej. *A. trigonus*, Martínez-Ávalos *et al.* 1993, *M. pectinifera*, Peters *et al.* 2008, *T. pseudomacrochele*, Álvarez *et al.* 2004, *A. ornatum*, Zepeda-Martínez *et al.* 2013).

Se sabe que las cactáceas son plantas de lento crecimiento, que necesitan de sitios con características específicas para que sus semillas puedan germinar y sobrevivir (Valiente-Banuet y Ezcurra 1991, Mandujano *et al.* 1996). Además de desarrollarse en ambientes con temperaturas contrastantes y precipitaciones escasas (Godínez-Álvarez *et al.* 2003, Holland y Molina-Freaner 2013). El análisis de sensibilidad para la población de *L. diffusa* indica una presión de selección en la transición de semilla a plántula. La mayor mortalidad en las poblaciones de cactáceas generalmente se concentra en las plántulas y juveniles, por esta razón se ha sugerido al

reclutamiento como uno de los principales cuellos de botella para este grupo (Frye 1996, Mandujano *et al.* 2001, 2007b, Flores-Martínez *et al.* 2010). Por su parte, el análisis de elasticidad señala a la permanencia como el proceso demográfico que contribuye en mayor proporción a λ . Esto indica que el proceso de sobrevivencia es parte importante de la historia de vida en especies perennes que ocurren en ambientes áridos (Rosas-Barrera y Mandujano 2002, Godínez- Álvarez *et al.* 2003, Mandujano *et al.* 2007b, Zepeda-Hernández *et al.* 2013).

Los estudios de dinámica poblacional que se han realizado para varias especies de la familia Cactaceae, permiten reconocer algunas constantes que aparecen como puntos críticos en el mantenimiento y conservación de las poblaciones de este grupo (Godínez-Álvarez *et al.* 2003). Muchas especies se reconocen como plantas amenazadas, relacionado con sus características biológicas y ecológicas, como tasas de crecimiento lentas, densidades poblacionales reducidas y áreas de distribución restringidos (Valverde *et al.* 2004). Estas características pueden ser una limitante para reestablecerse después de una perturbación (Hernández y Godínez-Álvarez 1994). Adicional a estas características se suman las amenazas como el cambio de uso de suelo, el pastoreo extensivo y la extracción selectiva de ejemplares que afecta a los procesos de reclutamiento y crecimiento de los individuos. En este estudio, las categorías de mayor tamaño presentaron los valores más altos tanto de fecundidad como de valor reproductivo, por lo que, la fragmentación del hábitat podría ocasionar una reducción en los valores de fecundidad si los individuos más grandes se ven afectados. Se ha reportado que el éxito reproductivo de los individuos puede disminuir en poblaciones pequeñas asociado a la estructura demográfica (Brys *et al.* 2003). Por otro lado, la estructura estable proyecta que a largo plazo, la población de *L. diffusa* estará conformada en su mayoría por plántulas si las condiciones permanecen estables, en

este sentido, es necesario evitar la fragmentación del hábitat para que esto ocurra. La dinámica poblacional de *L. diffusa* sugiere que esta población se encuentra estable, la sobrevivencia de individuos adultos y el reclutamiento de nuevas plantas son eventos muy importantes dentro del ciclo de vida de esta población como se ha reportado para otras plantas perennes de vida larga (Steenbergh y Lowe 1969, Franco y Silvertown 1990, Hutchings 1997, Gómez-Aparicio *et al.* 2005).

Contribución del crecimiento clonal en la dinámica poblacional

Al igual que muchas plantas perennes, *Lophophora diffusa* presenta reclutamiento por vía sexual y por reproducción clonal. Los resultados muestran que la presencia de reclutamiento sexual contribuye a la regeneración poblacional, mientras que la propagación clonal aumenta el número de individuos juveniles y adultos de la primera categoría. La eliminación de la contribución clonal redujo la tasa de crecimiento poblacional un 1 %, este efecto se ha documentado para otras especies (Bierzychudek 1982, Mandujano *et al.* 2007a, Carrillo-Angeles 2011). La dinámica poblacional de *L. diffusa* coincide con la reportada para otras especies clonales, con tasas de crecimiento cercanas a la unidad y con probabilidades de generar descendientes clonales a partir de individuos que se encuentran en las últimas categorías de tamaño (de Steven 1989, Mandujano *et al.* 2001).

La mayoría de los individuos en la población de estudio solitarios, se esperaba que un incremento en la proporción de los individuos clonales en *L. diffusa* tenga un efecto mayor en la dinámica poblacional de esta especie, incrementando su efecto en la tasa de crecimiento poblacional. La mayoría de los ramets que se consideraron como independientes corresponden al tamaño de Juveniles y Adultos¹, y sólo una baja proporción correspondió a Plántulas. Esta población muestra una interacción entre la reproducción sexual y la reproducción clonal, de

acuerdo con el modelo de costo-beneficio, la interacción entre estrategias reproductivas puede ser una respuesta a señales ambientales (Mandujano 2007). Es poco frecuente que un ramet de un diámetro menor a los 3.5 cm pueda independizarse de la planta madre en la población de *L. diffusa*. En este sentido, es más frecuente la presencia de plántulas de origen sexual en la población, lo que aporta variabilidad genética y permite la regeneración poblacional (Ellstrand y Antonovics 1985).

Mandujano *et al.* (2007a) reporta que no hay un efecto considerable en el valor de lambda como respuesta a las diferentes formas de producir descendientes en *Opuntia macrocentra*. Sin embargo, la formación de ramets de descendencia clonal muestra una reducción del tamaño a la primera reproducción y un incremento en el valor reproductivo. En *L. diffusa* no se observó una reducción de tamaño a la primera reproducción para los ramets, sin embargo, la descendencia clonal presenta una tasa de crecimiento mayor que los descendientes sexuales y se observa un incremento en la fecundidad. En poblaciones fragmentadas o vulnerables, la clonalidad puede ser crucial en el mantenimiento y regeneración de las poblaciones (Clark-Tapia y Molina-Freaner 2004, Godínez-Alvarez *et al.* 2008). El reclutamiento clonal en *Lophophora diffusa* que ocurre en las tallas de Plántulas y Juveniles reduce los riesgos de la mortalidad respecto a la categoría de plántulas de origen sexual. Los individuos dentro de cada etapa se caracterizan por su probabilidad de sobrevivir y permanecer en esa etapa o en la transición a otra, y sus contribuciones a las etapas de reclutamiento sexual o clonal (Caswell 2001). El porcentaje de individuos que presenta reproducción clonal aporta nuevos ramets independientes, que en su mayoría ya son capaces de producir flores y frutos, lo que incrementa las posibilidades de permanencia poblacional (Parkery y Hamrick 1992; Mandujano *et al.* 2001).

El banco de semillas presente en la población sugiere la posibilidad de presentar una estrategia de reclutamiento donde se combina el establecimiento de plántulas de forma regular

con la presencia de nuevos ramets como un mecanismo de regeneración alternativo. Este tipo de estrategia ha sido importante para la sobrevivencia de especies que se desarrollan en zonas áridas, con temperaturas altas y precipitaciones irregulares donde la presencia de plántulas de origen sexual depende de condiciones ambientales e interacciones bióticas (Silander 1984, Parker y Hamrick 1992, Mandujano 1996, Eriksson 1997). El reclutamiento sexual es importante ya que influye en el mantenimiento de la diversidad genotípica, debido a que el reclutamiento sexual es el principal medio de regeneración en esta población, se esperaría *L. diffusa* mantuviera niveles relativamente altos de variación genotípica que es esencial en la formación de nuevas combinaciones genéticas que podrían ser ventajosas en un ambiente peculiar (Eguiarte *et al.* 1999), se han documentado especies en donde incluso las bajas tasas de reclutamiento sexual pueden mantener altos niveles de diversidad genotípica (Soane y Watkinson 1979, Clark-Tapia *et al.* 2005). Sin embargo, sería importante complementar este estudio con análisis genéticos para determinar la similitud entre *ramets*, así como la diversidad genotípica de esta población.

Contribución de los eventos reproductivos en la dinámica poblacional

Las matrices periódicas permiten tener una representación más detallada de la dinámica poblacional de *Lophophora diffusa* y conocer la contribución de los eventos de floración en esta dinámica. La especie de estudio muestra un periodo prolongado de floración, que inclusive puede durar más de seis meses mientras que todo el periodo reproductivo tiene una duración de hasta diez meses. Las etapas de floración largas, con uno o varios picos ha sido reportado para otras especies de Cactaceae (p. ej. *F. histrix*, del Castillo 1994; *Mammillaria grahamii*, Bowers 2002; *Melocactus curvispinus*, Nassar y Ramírez 2004, *A. ornatum*, Matías-Palafox *et al.* 2017). El tiempo de floración está asociado con los recursos que invierten las plantas en la producción de flores, las características reproductivas de la especie, la longevidad floral, la disponibilidad de

polinizadores, entre otras (Wilson 1979; Primack 1995; Pimienta-Barrios y del Castillo 2002). Los eventos fenológicos pueden verse fomentados por la temperatura y los periodos de lluvia (Loomis y Connor 1992). La relación entre los periodos de floración y los eventos de lluvia es un patrón conocido en la familia Cactaceae (Nóbrega *et al.* 219), incluyendo reportes para el género *Lophophora* (Trujillo-Hernández 2002) con un periodo de floración que inicia en el mes de mayo con las primeras lluvias y permanece hasta agosto. Específicamente para *L. diffusa* (Díaz-Segura *et al.* 2017) reporta dos picos de floración correspondientes a marzo-abril y julio-octubre que coinciden con las temperaturas más altas y con las precipitaciones más bajas. Es importante insistir que la floración no sólo responde a las condiciones ambientales presentes, sino también a las condiciones de lluvia y temperatura que tuvieron lugar periodos anteriores. En este estudio, se encontró una relación de la floración de *L. diffusa* con la temperatura y la precipitación, al parecer, las lluvias fomentan el comienzo de la floración y están presentes durante el periodo de fructificación, mientras que las temperaturas más altas coinciden con los picos de floración. En las cactáceas, la floración puede presentarse por varios meses con uno o más picos de floración (Valiente-Banuet *et al.* 1997, Ruiz *et al.* 2000, Matías-Palafox *et al.* 2017) o por el contrario, ser un evento conciso y presentarse por pocos días (Martínez-Peralta y Mandujano 2011). Algunas cactáceas florecen y fructifican durante la época seca, lo que les permite liberar las semillas en el periodo de lluvias (Valiente-Banuet *et al.* 1996, Fleming *et al.* 2001). La estacionalidad de la floración en cactáceas suele estar determinada por la precipitación, que se considera el principal estímulo fenológico en ambientes estacionales (Morelato *et al.* 2013).

Como se ha reportado para especies que no florecen en el mismo tiempo dentro de una comunidad, la presencia de un periodo prolongado de floración ha sido explicada como una forma de aumentar las probabilidades de éxito reproductivo, reduciendo la probabilidad de

producir flores en condiciones adversas (Pimienta-Barrios y Nobel 1995). Además de conducir a un uso más eficiente de los polinizadores como recursos a lo largo del año, lo que podría aumentar la posibilidad de cruzamiento (Waser 1978, Bawa 1983, Dafni 1992). Contar con estructuras reproductivas en varios momentos minimiza el riesgo al no tener concentrada la reproducción en una temporada, lo que se conoce como *bet-hedging*, así se disminuye la competencia intraespecífica por los polinizadores, evitando a los depredadores de semillas y algo importante es que se promueve la entrecruza al generar mayor movimiento de los polinizadores entre las plantas (Ollerton y Lack 1998).

Muchas especies de plantas existen en ambientes que no varían aleatoriamente, sino que varían de forma cíclica. La diferencia en los eventos fenológicos en *L. diffusa* representa diferencias en las contribuciones de la fecundidad en relación con las diferentes etapas reproductivas. Las matrices periódicas representan una herramienta útil para conocer la contribución de este tipo de variación temporal en la dinámica poblacional como se ha integrado y explicado en otros estudios (Golubov *et al.* 1999; Mandujano *et al.* 2001, Hernández-Pedrero y Valverde 2017). Las tasas de crecimiento poblacional por temporada reproductiva variaron de un mínimo de 0.81 a un máximo de 0.98. La fecundidad tiene poco efecto sobre el valor de lambda, sin embargo, las elasticidades periódicas muestran que su contribución difiere entre las temporadas reproductivas. Las contribuciones más altas no siempre coinciden con las fecundidades más altas, lo que apoya la hipótesis de que un periodo de floración prolongado puede compensar una falla reproductiva en algún momento del periodo reproductivo. Los resultados de este estudio sugieren una sucesión en cuanto a la categoría de tamaño que muestra los valores más altos de elasticidad para el proceso de fecundidad. De manera alterna, las categorías de tamaño A4 y A1 muestran las elasticidades más altas para este proceso entre los periodos anuales. A

pesar de que los costos a largo plazo de la reproducción son difíciles de detectar en plantas con un ciclo de vida largo (Reznick 1985, Houle 2001), el patrón observado en *L. diffusa* podría indicar un efecto de los costos reproductivos de una temporada a la siguiente, es decir, los recursos ahorrados por no invertir en la reproducción pueden contribuir a los costos reproductivos a largo plazo. Reznick (1985) reporta que una inversión alta en la reproducción puede reducir la fecundidad de la siguiente temporada reproductiva, lo que podría estar ocurriendo a nivel de cobertura en *L. diffusa*, donde las plantas que contribuyen en mayor proporción en la proceso de fecundidad en una temporada no contribuyen de la misma forma la siguiente temporada reproductiva, es decir, la reproducción de un individuo en un momento puede comprometer su fecundidad futura (Ágren 1988).

La permanencia como proceso que contribuye en mayor proporción por encima de la fecundidad corresponde a una de las características presentes en especies de vida larga (Silvertown *et al.* 1993, Golubov *et al.* 1999, Hernández-Pedrero y Valverde 2017). Los valores de fecundidad en las matrices periódicas permiten reconocer la posibilidad de las distintas categorías de tamaño de contribuir con nuevos individuos a la población. Además de la correlación entre los eventos de lluvia y el éxito en la germinación (Esparza-Olguín *et al.* 2002, Godínez-Álvarez *et al.* 2003). Se sugiere que la presencia de plántulas en la población de *L. diffusa* podría está relacionada con los largos periodos de floración y fructificación que presenta. Sin embargo, los patrones observados sugieren una dinámica compleja, en donde la disponibilidad y cantidad de semillas pueden ser quienes determinan el momento en el que se observa reclutamiento. En los picos con baja producción de flores pueden ser insuficientes las semillas disponibles para el reclutamiento, dado que no se observan plántulas después de todos los picos de floración.

Éxito reproductivo asociado al color de las flores

De manera general, las flores de *L. diffusa* presentan valores bajos en cuanto a formación de frutos independientemente del color de la flor, con porcentajes que por lo regular están por debajo del 50%. Los rasgos evaluados en la especie de estudio no presentaron diferencias que indiquen mayor éxito reproductivo en uno de los morfos para la mayoría de los atributos (promedio de semillas por fruto y porcentaje de semillas germinadas) y las tendencias varían entre morfos florales (mayor producción de néctar, etc.). Sin embargo, sí se observó una diferencia en la cantidad de frutos que se forman en respuesta al número de flores disponibles para cada morfo floral. A diferencia de lo que se esperaba, el morfo floral menos frecuente (de color rosa) presentó valores más altos para el último año de estudio, mientras que el mismo morfo presenta diferencias entre temporadas reproductivas. Estos resultados sugieren la presencia de selección dependiente de la frecuencia negativa, en donde el éxito reproductivo del morfo menos común aumenta conforme disminuye su frecuencia relativa. A pesar de que no se observaron diferencias significativas en la cantidad de recompensas (néctar), parece que las flores con el morfo más común producen más néctar que las flores del morfo raro, la baja proporción de flores poco gratificantes puede permitir su permanencia como se ha reportado en especies con polinización por engaño (Gigord *et al.* 2001). Se establece que la diferencia de recompensas en los morfos florales de *L. diffusa* pueden jugar un papel importante en el mantenimiento del polimorfismo. Sin embargo, estos resultados deben tomarse con precaución y son necesarios estudios posteriores para descartar la posibilidad de que el polimorfismo observado sea consecuencia del equilibrio entre mutación y selección (Waser y Price 1981).

Se ha reportado que además de diferencias en el éxito reproductivo, cuestiones como la depredación de semillas puede influir en el mantenimiento de polimorfismo floral (Carlson y Holsinger 2013). El mantenimiento de diferentes morfos florales puede darse en una población

por selección por parte de los polinizadores y depredadores (Kay 1976, Levin y Waltkins 1984, Eckhart *et al.* 2006, Frey 2004, Johnson *et al.* 2008, Leins y Erbar 2010). El bajo éxito reproductivo se asocia con la cantidad de recompensas florales y el tamaño de la flor para otras plantas, con polinizadores que visitan flores de un morfo, pasando por alto flores que también ofrecen recursos pero con un morfo distinto (Grant 1950, Waser 1983). En este trabajo no se analizó el efecto de los visitantes florales en el mantenimiento del polimorfismo en el color de las flores, sin embargo, se sabe que las abejas solitarias son los principales visitantes florales de esta especie. Las abejas se reconocen como polinizadores para las cactáceas globosas y para cactáceas con flores de apertura diurna (Mandujano *et al.* 1996, Pimienta-Barrios y del Castillo 2002, Mandujano *et al.* 2010). Las abejas son polinizadores constantes, y un rasgo como el color en ocasiones es suficiente para inducir la constancia en el forrajeo (Wells y Wells 1985), este grupo de polinizadores puede asociar el color con la recompensa (Mezel 1979), si una flor no es visitada por un grupo de polinizadores que está forrajeando en esa área por un tiempo prolongado, la probabilidad de que ocurra una visita para ese tipo de flor disminuye durante el día. Es importante la evaluación el efecto de los polinizadores en el mantenimiento del polimorfismo en el color de la flores de *L. diffusa*, así como otros rasgos que podrían indicar selección dependiente de la frecuencia como la depredación de semillas y la viabilidad del polen.

CONCLUSIONES

- *Lophophora diffusa* es una especie perenne de vida larga con una tasa de crecimiento cercana al equilibrio.
- La permanencia y el crecimiento son los procesos demográficos que determinan la dinámica de esta población.
- A largo plazo se espera que la estructura poblacional muestre una mayor proporción de plántulas y juveniles, lo que caracteriza a las poblaciones viables con posibilidades de crecimiento.
- El crecimiento clonal aporta nuevos vástagos con tasas de sobrevivencia y crecimiento mayores en comparación a los vástagos generados por reproducción sexual.
- La eliminación de la contribución clonal da como resultado una disminución en la tasa de crecimiento poblacional.
- La fecundidad tiene poco efecto sobre el valor de lambda, las elasticidades periódicas muestran que las contribuciones más altas no siempre coinciden con las fecundidades más altas.
- El patrón extendido de floración y fructificación parece ser una estrategia para garantizar el éxito reproductivo ya que reduce el riesgo de reproducirse bajo condiciones adversas.
- El éxito reproductivo en relación con color de la flor sugiere selección dependiente de la frecuencia negativa.

LITERATURA CITADA

ACKERMAN, J.D. 1981. Pollination biology of *Calypso bulbosa* var. *occidentalis* (Orchidaceae): a food-deception system. *Madroño* **28**:101–110.

ÁLVAREZ-HIDALGO, S., C. GONZÁLEZ-SALVATIERRA, K. JUÁREZ-ARRIAGA, M.Y. PAZARAN-NAVARO Y H. SUZÁN. 1999. Análisis poblacional de *Lophophora diffusa* en la zona de Higuierillas-Peña blanca, Querétaro. En cactáceas y otras plantas suculentas. Memorias del II Congreso mexicano, I congreso latinoamericano y del caribe. Sociedad Mexicana de Cactología. Oaxaca, México.

ÁLVAREZ, R., H. GODÍNEZ-ÁLVAREZ, U. GUZMÁN Y P. DÁVILA. 2004. Aspectos ecológicos de dos cactáceas mexicanas amenazadas: implicaciones para su conservación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **75**:7–16.

ANDERSON, E.F. 1969. The biogeography, ecology and taxonomy of *Lophophora* (Cactaceae). *Brittonia* **21**:299–310.

ANDERSON, E.F. 2001. *The cactus family*. Timber, Portland, OR.

ANDERSON, E.F. 2007. *Peyote el Cactus Divino*. Ed. Laertes. Barcelona.

ÁGREN, J. 1988. Between-year variation in flowering and fruit set in frost-prone and frost-sheltered populations of dioecious *Rubus chamaemorus*. *Oecologia* **76**:175–183

ARREGUÍN, M.L., G. CABRERA, R. FERNÁNDEZ, C. OROZCO, B. RODRÍGUEZ Y M. YÉPEZ. 1997. Introducción a la Flora del Estado de Querétaro. Talleres gráficos del Gobierno del estado de Querétaro. México.

ASHMAN, T.L. 1994. A dynamic perspective on the physiological cost of reproduction in plants. *American Naturalist* **144**:300–316.

AONO, Y. Y K. KAZUI. 2008. Phenological data series of cherry tree flowering in Kyoto, Japan, and its application to reconstruction of springtime temperatures since the 9th century. *International Journal of Climatology* **28**:905–914.

AUGSPURGER, C.K. 1981. Reproductive synchrony of a tropical shrub: experimental studies on effects of pollinator and seed predators on *Hybanthus prunifolius* (Violaceae). *Ecology* **62**:775–788.

AYALA, F.J. Y C.A. CAMPBELL. 1974. Frequency-dependent selection. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **5**:115–138.

BAKER, H.G. 1976. "Mistake" pollination as a reprocluctive system with special reference to the Caricaceae. En: J. Burley y B.T. Styles (eds.) *Tropical Trees*. Academic Press, New York, pp. 161–169.

BARRETT, S.C.H. 1980. Sexual reproduction in *Eichhornia crassipes* (Water Hyacinth). 1. Fertility of clones from diverse regions. *Journal of Applied Ecology* **17**:101–112.

BARRETT, J.A. 1988. Frequency-dependent selection in plant-fungal interactions. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **319**:473–483.

BAWA, K.S. 1983. Patterns of flowering in tropical plants. En: C.E. Jones, R.J. Little (eds.) *Handbook of Experimental Pollination Biology*. Van Nostrand Reinhold, New York, USA, pp. 394–410.

BENTON, T.G. Y A. GRANT. 1999. Elasticity analysis as an important tool in evolutionary and population ecology. *Trends in Ecology and Evolution* **14**:467–471.

BIERZYCHUDEK, P. 1982. The demography of Jack-in-the-Pulpit, a forest perennial that changes sex. *Ecological Monographs* **52**:335–351.

BRAVO-HOLLIS, H. 1967. Una revisión del género *Lophophora*. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **1**:8–17.

BRISEÑO-SÁNCHEZ, M.I. 2016. Estructura poblacional y biología de la reproducción de *Lophophora diffusa* (Cactaceae) en Querétaro, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México.

BRYS, R., H. JACQUEMYN, P. ENDELS, M. HERMY Y G. DE BLUST. 2003. The relationship between reproductive success and demographic structure in remnant populations of *Primula veris*. *Acta Oecologica* **24**:247–253.

BORCHERT, R., S.S. RENNER, Z. CALLE, D. NAVARRETE, A. TYE, L. GAUTIER, R. SPICHIGER Y P. HILDEBRAND. 2005. Photoperiodic induction of synchronous flowering near the Equator. *Nature* **433**:627–629.

BOWERS, J.E. 2002. Flowering patterns and reproductive ecology of *Mammillaria grahamii* (Cactaceae), a common, small cactus in the Sonoran Desert. *Madroño* **49**:201–206.

BUSTAMANTE, E. Y A. BÚRQUEZ. 2008. Effects of plant size and weather on the flowering phenology of the organ pipe cactus (*Stenocereus thurberi*). *Annals of Botany* **102**:119–1030.

CAMPBELL, L.G. Y B.C. HUSBAND. 2005. Impacto f clonal growth on effective population size in *Hymenoxys herbácea* (Asteraceae). *Heredity* **94**:526–532.

CARLSON, E.J. Y K.E. HOLSINGER. 2013. Direct and indirect selection on floral pigmentation by pollinators and seed predators in a color polymorphic South African shrub. *Oecologia* **171**:905–919.

CARRILLO-ANGELES, I.G. 2006. Distribución espacial de clones de *Ferocactus robustus*: efectos sobre la reproducción sexual. Tesis de Maestría. Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Ecología-UNAM.

CARRILLO-ANGELES, I.G. 2011. Efecto de la estructura clonal sobre la dinámica poblacional de *Opuntia microdasys*. Tesis de Doctorado. Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Ecología-UNAM.

CARRILLO-ANGELES, I.G. Y M.C. MANDUJANO. 2011. Patrones de distribución espacial en plantas clonales. *Boletín de la Sociedad Botánica Mexicana* **89**:1–18.

CARUSO, C.M. S.L. SCOTT, J.C. Y C.A. WALSH. 2010. Pollinators, herbivores, and the maintenance of flower color variation: a case study with *Lobelia siphilitica*. *International Journal of Plant Sciences* **171**:1020–1028.

CASTILLO, R.A., C. CORDERO Y C.A. DOMÍNGUEZ. 1999. Ecología y evolución de la polinización por engaño. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **64**:57–64.

CASWELL, H. 1978. A general formula for the sensitivity of population growth rate to changes in life history parameters. *Theoretical Population Biology* **14**:215–230.

CASWELL, H. 1985. The evolutionary demography of clonal reproduction. En: J.B.C. Jackson, L.W. Buss y R.E. Cook (eds.) *Population Biology and Evolution of Clonal Organisms*. Yale University Press, New Haven, Conn, pp.187–224.

CASWELL, H. 1989. *Matrix population models. Construction, analysis and interpretation*. Sinauer Associates, Inc, Massachusetts.

CASWELL, H. 2001. *Matrix population models: construction, analysis, and interpretation*. Sinauer Associates Inc., Massachusetts.

CASWELL, H. 2010. Reproductive value, the stable stage distribution, and the sensitivity of the population, and the sensitivity of the population growth rate to change in vital rates. *Demographic Research* **19**:531–548.

CASWELL, H. Y M.C. TREVISAN. 1994. Sensitivity analysis of periodic matrix models. *Ecology* **75**:1299–1303.

CHEN, X.Q. Y J.W. HAN. 2008. Seasonal aspection stage of plant communities and its spatial-temporal variation in temperate Eastern China. *Journal Plant of Ecology (Chinese Version)* **32**:336–346.

CHITTKA, L. Y J.D. THOMSON. 2001. *Cognitive Ecology of Pollination: Animal Behavior and Floral Evolution*. Cambridge University Press, Cambridge.

CHIU-VALDERRAMA, J.I. 2017. Demografía de *Lophophora diffusa* en el municipio de Peñamiller en la Reserva de la Biósfera de la Sierra Gorda en Querétaro. Tesis de Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM.

CLARK-TAPIA, R. 2004. Estructura clonal, demografía y Biología reproductiva de *Stenocereus eruca* (Cactaceae) en las planicies de Magdalena, B.C.S. Tesis de Doctorado. Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM.

CLARK-TAPIA, R. Y F. MOLINA-FREANER. 2004. Reproductive ecology of the rare clonal cactus *Stenocereus eruca* in the Sonoran Desert. *Plant. Systematic and Evolution* **247**:155–164.

CLARK-TAPIA R., C. ALFONSO-CORRADO, L.E. EGUIARTE Y F. MOLINA-FREANER. 2005. Clonal diversity and distribution in *Stenocereus eruca* (Cactaceae), a narrow endemic cactus of the Sonoran Desert. *American Journal of Botany* **92**:272–278.

CONDIT, R., R. SUKUMAR, S.P. HUBBELL Y R.B. FOSTER. 1998. Predicting population trends from size distributions: a direct test in a tropical tree community. *The American Naturalist* **152**:495–509.

CRONE, E.E., E.S. MENGES, M.M, ELLIS, T. BELL, P. BIERZYCHUDEK, J. EHRLÉN, T.N. KAYE, T.M. KNIGHT, P. LESICA, W.F. MORRIS, G. OOSTERMEIJER, P.F. QUINTANA-ASCENCIO, A. STANLEY, T. TICKTIN, T. VALVERDE Y J.L. WILLIAMS. 2011. How do plant ecologists use matrix population models? *Ecology Letters* **14**:1–8.

COOK, R.E. 1985. Growth and development in clonal plant populations. En: J.B.C. Jackson, L.W. Buss, R.E. Cook (eds.). *Population biology and evolution of clonal organisms*. New Haven, CT: Yale University Press, pp. 259–296.

DE STEVEN, D. 1989. Genet and ramet demography of *Oenocarpus mapora* ssp. *mapora*, a clonal palm of panamanian tropical moist forest. *Journal of Ecology* 77:579–596.

DE KROON, H., A. PLAISIER, J. VAN GROENENDAEL Y H. CASWELL. 1986. Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology* 67:1427–1431.

DEL CASTILLO, R. 1994. Polinización y otros aspectos de la biología floral de *Ferocactus histrix*. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 39:36–42.

DELPH, L.F., Y. LU Y L.D. JAYNE. 1993. Patterns of resource allocation in a dioecious *Carex* (Cyperaceae). *American Journal of Botany* 80:607–615.

DÍAZ-SEGURA, O.S. 2013. Dinámica poblacional de *Lophophora diffusa* “peyote” (Cactaceae) en una localidad del estado de Querétaro. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Iztapalapa. México.

DÍAZ-SEGURA, O., C.L. JIMÉNEZ-SIERRA, L. MATÍAS-PALAFIX Y E. VÁZQUEZ-DÍAZ. 2012. Evaluación del estado de conservación del peyote queretano *Lophophora diffusa* Croizat (Bravo), cactácea endémica del desierto Querétaro-Hidalguense, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 57:68-85.

DÍAZ-SEGURA, O., C.L. JIMÉNEZ-SIERRA Y L. MATÍAS-PALAFIX. 2017. Algunas características de la biología reproductiva del peyote queretano *Lophophora diffusa* (Croizat) Bravo, (Cactaceae). *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 62:116-127.

DIERINGER, G. 1991. Variation in individual flowering time and reproductive success of *Agalinis strictifolia* (Scrophulariaceae). *American Journal of Botany* 78:497–503.

DOMÍNGUEZ, C.A. Y R. DIRZO. 1995. Rainfall and flowering synchrony in a tropical shrub-variable selection on the flowering time of *Erythroxylum havanense*. *Evolutionary Ecology* 9:204–216

DORKEN, E. Y C.G. ECKERT. 2001. Severely reduced sexual reproduction in northern populations of a clonal plant, *Decodon verticillatus* (Lythraceae). *Journal of Ecology* 89:339–350.

EGUIARTE, L.E., J. NUÑEZ-FARFÁN, C. DOMÍNGUEZ Y C. CORDERO. 1992. Biología evolutiva de la reproducción en plantas. *Ciencias* 6:69–86.

EGUIARTE, L.E., F.J. NUÑEZ, C.A. DOMÍNGUEZ Y C. CORDERO. 1999. Biología evolutiva de la reproducción de las plantas. En: J. Nuñez Farfán y L.E. Eguiarte (comp.). *La evolución biológica*. UNAM, CONABIO, México.

ECKHART, V.M., N.S. RUSHING, G.M. HART Y J.D. HANSEN. 2006. Frequency-dependent pollinator foraging in polymorphic *Clarkia xantiana* ssp. *xantiana* populations: implications for flower colour evolution and pollinator interactions. *Oikos* 112:412–421.

ELLSTRAND N.C. Y J. ANTONOVICS. 1985. Experimental studies of the evolutionary significance of sexual reproduction. II. A test of the density dependent hypothesis. *Evolution* 39: 657–66.

ELLSTRAND, N.C. Y M.L. ROOSE. 1987. Patterns of genotypic diversity in clonal plant species. *American Journal of Botany* 74:123–131.

ELZINGA, C.L., D.W. SALZER, J.W. WILLOUGHBY Y J.P. GIBBS. 2001. *Monitoring plant and animal populations*. Blackwell Science, Inc., Great Britain.

ELZINGA, J.A., A. ATLAN, B. ARJEN, L. GIORD, A.E. WEIS Y G. BERNASCONI. 2007. Time after time: flowering phenology and biotic interactions. *Trends Ecology and Evolution* **22**:432–439.

ERIKSSON, O. 1997. Clonal life histories and the evolution of seed recruitment. En: H. de Kroon y J. van Groenendael (eds.) *The ecology and evolution of clonal plants*, Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands pp. 211–226.

ESPARZA-OLGUÍN, L. 1998. Estudio poblacional de *Neobuxbaumia macrocephala*: análisis matricial. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.

ESPARZA-OLGUÍN, L., T. VALVERDE Y E. VILCHIS-ANAYA. 2002. Demographic analysis of a rare columnar cactus (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Vallely, Mexico. *Biological Conservation* **103**:249–359.

EVERITT, J.H. 1983. Seed germination characteristics of two woody legumes (retama and twisted acacia) from south Texas. *Journal of Range Management* **36**:411–414.

FENNER, M. 1985. *Seed ecology. Outline studies in ecology*. London: Chapman y Hall.

FIEBERG, J. Y S. P. ELLNER. 2001. Stochastic matrix models for conservation biology: a comparative review of methods. *Ecology Letters* **4**:244–266.

FLEMING, T.H., C.T. SAHLEY, J.N. HOLLAND, J.D. NASON Y J.L. HAMRICK. 2001. Sonoran Desert columnar cacti and the evolution of generalized pollination systems. *Ecological Monographs* **71**:511–530.

FLORES-MARTÍNEZ, A., G.I. MANZANERO, G. JOLUBOV, C. MONTAÑA, M.C. MANDUJANO. 2010. Demography of an endangered endemic rupicolous cactus. *Plant of Ecology* **210**:53–66.

FRANCO, M. Y J. SILVERTOWN. 1990. Plant demography: what do we know? *Evolutionary Trends in Plants* **4**:74–76.

FREY, F.M. 2004. Opposing natural selection from herbivores and pathogens may maintain floral-color variation in *Claytonia virginica* (Portulacaceae). *Evolution* **58**:2426–2437.

FRYE, R.J. 1996. Environmental variability and population viability of a rare cactus. *Bulletin of the Ecological Society of America* **77**:151.

GEBER, M.A. 1990. The cost of meristem limitation in *Polygonum arenastrum*: negative genetic correlations between fecundity and growth. *Evolution* **44**:799–819.

GENTRY, A.H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica* **6**:64–68.

GIGORD, L.D., M.R. MACNAIR Y A. SMITHSON. 2001. Negative frequency-dependent selection maintains a dramatic flower color polymorphism in the rewardless orchid *Dactylorhiza sambucina* (L.) *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* **98**:6253–6255.

GRANT, V. 1950. The flower constancy of bees. *The Botanical Review* **16**:379–398.

GRIFFITH, A.B. Y I. FORSETH. 2003. Establishment and reproduction of *Aeschynomene virginica* (L.) (Fabaceae) a rare, annual, wetland species in relation to vegetation removal and water level. *Plant Ecology* **167**:117–125.

GODÍNEZ-ALVAREZ, H., A. VALIENTE-BANUET Y L. VALIENTE. 1999. Biotic interactions and the population dynamics of the longlived columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo* in the Tehuacfin Valley, Mexico. *Canadian Journal of Botany* **77**:203–208.

GODÍNEZ-ÁLVAREZ, H., T. VALVERDE Y P. ORTEGA-BAES. 2003. Demographic trends in the Cactaceae. *The Botanical Review* **69**:173-203.

GODÍNEZ-ALVAREZ, H., M. JIMÉNEZ, M. MENDOZA, F. PÉREZ, P. ROLDAN, L. RÍOS-CASANOVA Y R. LIRA. 2008. Densidad, estructura poblacional, reproducción y sobrevivencia de cuatro especies de plantas útiles en el Valle de Tehuacán, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **79**:393–403.

GOLUBOV, J., M.C. MANDUJANO, M. FRANCO, C. MONTAÑA, L.E. EGUIARTE Y J. LÓPEZ-PORTILLO. 1999. Demography of the invasive woody perennial *Prosopis glandulosa* (honey mesquite). *Journal of Ecology* **87**:955–962.

NÓBREGA, N.V.G., A. VALIENTE-BANUET Y A.C. ARAUJO. 2019. Reproductive phenology of cacti species in the Brazilian Chaco. *Journal of Arid Environments* **161**:85–93.

GÓMEZ-APARICIO, L., R. ZAMORA Y J.M. GÓMEZ. 2005. The regeneration status of the endangered *Acer opalus* subsp. *granatense* throughout its geographical distribution in the Iberian Peninsula. *Biological Conservation* **121**:195-206.

GOTELLI, N.J. 1995. *A Primer of Ecology*. Sinauer Associates, Inc; Sunderland, MA.

GOTELLI, N.J. 1998 *A primer of ecology*. “2da edición. Sinauer Associates, Inc. Sunderland Massachusetts.

GUZMÁN, U., S. ARIAS Y P. DAVILA. 2003. *Catálogo de Cactáceas Mexicanas*. Universidad Nacional Autónoma de México y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D.F

HANDEL, S.N. 1985. The intrusion of clonal growth patterns on plant breeding system. *American Naturalist* **125**:367–384.

HADRYS, H., BALICK, M. Y SCHERWATER, B. 1992. Applications of random amplified polymorphic DNA (RAPD) in molecular ecology. *Molecular Ecology* **1**:55–63.

HAMRICK, J.L., Y M.J. GODT 1989. Allozyme diversity in plant species. En: A.H.D. Brown, M. T. Clegg, A. L. Kahler y B.S. Weir (eds.) *Plant population genetics, breeding, and genetic resources*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.

HARPER, J.L. 1967. A Darwinian approach to plant ecology. *Journal of Ecology* **55**:247–290.

HARPER, J.L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press, New York, USA.

HARPER, J.L. Y J. WHITE. 1974. The demography of plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* **5**:419–463.

HEDRICK, P.W. 2006. Genetic polymorphism in heterogeneous environments: the age of genomics. *Annual Review of Ecology and Systematics* **37**:67–93.

HEINRICH, B., P.R. MUDGE Y P.G. DERINGIS. 1977. Laboratory analysis of flower constancy in foraging bumblebees: *Bombus ternarius* and *B. terricola*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **2**:247–265.

HERNÁNDEZ, H.M. Y H. GODÍNEZ. 1994. Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. *Acta Botánica Mexicana* **26**:33–52.

HERNÁNDEZ-ORIA, J.G., R. CHÁVEZ, E. SÁNCHEZ Y E. SÁNCHEZ-MARTÍNEZ. 2007. Factores de riesgo en las cactáceas amenazadas de una región semiárida en el sur del desierto chihuahuense, México *Interciencia* **32**:728–734.

HERNÁNDEZ-PEDRERO, R. Y T. VALVERDE. 2017. The use of periodic matrices to model the population dynamics of the long-lived semelparous *Furcraea parmentieri* (Asparagaceae) in a temperate forest in central Mexico. *The Society of Population Ecology* **59**:3–16.

HISCOCK, S.J. Y S.M. MCINNIS. 2003. The diversity of self-incompatibility systems in flowering plants. *Plant Biology* **5**:23–32.

HUTCHINGS, M.J. 1997. The structure of plant populations. En: M.J. Crawley (ed.) *Plant Ecology*, Blackwell Publishing Ltd, Oxford. pp.325–358.

HOLLAND, J.N. Y F. MOLINA-FREANER. 2013. Hierarchical effects of rainfall, nurse, plants, granivory and seed banks on cactus recruitment. *Journal of Vegetation Science* **24**:1053–1061.

HOULE G. 2001. Reproductive costs are associated with both the male and female functions in *Alnus viridis* ssp *crispa*. *Écoscience* **8**:220–229.

WRIGHT, S. 1943. Isolation by distance. *Genetics* **28**:114–138.

Instituto Nacional de Ecología-SEMARNAP. 1999. Programa de Manejo Reserva de la Biósfera Sierra Gorda, México. SEMARNAT. México.

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

JANZEN, D.H. 1971. Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. **2**:465–492.

JOHNSON, E.T., M.A. BERHOW Y P.F. DOWD. 2008. Colored and white sectors from star-patterned petunia flowers display differential resistance to corn earworm and cabbage looper larvae. *Journal of Chemical Ecology* **34**:757–765.

JORDAN, P.W. Y P.S. NOBEL. 1981. Seedling establishment of *Ferocactus acanthodes* in relation to drought. *Ecology* **62**:901–906.

KREBS, CH. J. 1985. *Ecología. Estudio de la distribución y la abundancia*. 2da. Ed. Español. Editorial Harla Latinoamericana, México.

KAY, Q.Q.N. 1976. Preferential pollination of yellow-flowered morphs of *Raphanus raphanistrum* by *Pieris* and *Eristalis* spp. *Nature* **261**:230–232.

KAY, Q.Q.N. 1978. The role of preferential and assortative pollination in the maintenance of flower color polymorphisms. En: A.J. Richards (ed.) *The pollination of flowers by insects*. Academic Press, London. pp.175–190.

LEINS, P. Y ERBAR, C. 2010. *Flower and fruit. Morphology, ontogeny, phylogeny, function and ecology*. Schweizerbart Science Publisher.

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

LESLIE P.H. 1945. On the uses of matrices in certain population mathematics. *Biometrika* **33**:183–212.

LEVIN, D. A. Y L. WATKINS. 1984. Assortative mating in phlox (*Phlox drummondii*). *Heredity* **53**:595–602.

LEVINS, R. 1969. *Evolution in changing environments*. Princeton University Press, Princeton.

LEVENE, H. 1953. Genetic equilibrium when more than one ecological niche is available. *American Naturalist* **87**:331–333.

LIETH, H. (ed.) 1974. *Phenology and seasonality modeling. Ecological studies*, vol 8. Springer, New York.

LOOMIS, R.S. Y D.J. CONNOR. 1992. *Crop Ecology: Productivity and Management in Agricultural Systems*. Cambridge University Press, UK.

MANDUJANO, M.C., C. MONTAÑA Y L. EGUIARTE. 1996. Reproductive ecology and inbreeding depression in *Opuntia rastrera* (Cactaceae) in the Chihuahuan desert: why are sexually derived recruitments so rare. *American Journal of Botany* **83**:63–70.

MANDUJANO, M.C., C. MONTAÑA, M FRANCO, J. GOLUBOV Y A. FLORES-MARTÍNEZ. 2001. Integration of demographic annual variability in a clonal desert cactus. *Ecology* **82**:344–359.

MANDUJANO, M.C. 2007. La clonalidad y sus efectos en biología de poblaciones. En: L.E. Eguiarte, V. Souza y X. Aguirre. (Comps.) *Ecología Molecular*. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales–Instituto de Ecología–Universidad Nacional Autónoma de México–Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D.F. pp.217–250.

MANDUJANO, M.C., J. GOLUBOV Y L.F. HUENNEKE. 2007a. Effect of reproductive modes and environmental heterogeneity in the population dynamics of a geographically widespread clonal desert cactus. *Population Ecology* **49**:141–153.

MANDUJANO, M.C., J.A. VERHULST, I.G. CARRILLO-ANGELES Y J. GOLUBOV. 2007b. Population dynamics of *Ariocarpus scaphirostris* Bödeker (Cactaceae): Evaluating the status of a threatened species. *International Journal of Plant Sciences* **168**:1035–1044.

MANDUJANO, M.C., I. CARRILLO-ANGELES., C. MARTÍNEZ-PERALTA Y J. GOLUBOV. 2010. Reproductive biology of Cactaceae. En: K.G. Ramawat (ed.) *Desert Plants: Biology and Biotechnology*, Springer-Verlag, Berlín. pp.197–230.

MARTÍNEZ-ÁVALOS, J.C., H.A. SUZAN Y C.A.O. SALAZAR. 1993. Aspectos ecológicos y demográficos de *Ariocarpus trigonus* (Weber) Schumann. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **38**:30–38.

MARTÍNEZ-RAMOS, M., G. ARROYO-COSULTCHI, M. MANDUJANO Y J. GOLUBOV. 2016. Dinámica poblacional de *Mammillaria humboldtii* una cactácea endémica de Hidalgo, México. *Botanical Sciences* **94**:199–208.

MATÍAS-PALAFox, L. 2007. Estructura poblacional y biología reproductiva de *Turbincarpus horripilus* (Le.) Vác. Jhon y Rhia (Cactaceae). Tesis de Maestría. Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa. México.

MATÍAS-PALAFox, M.L., C.L. JIMÉNEZ-SIERRA, J. GOLUVOB Y M.C. MANDUJANO. 2017. Reproductive ecology of the threatened "star cactus" *Astrophytum ornatum* (Cactaceae): a strategy of continuous reproduction with low success. *Botanical Sciences* **95**:245–258.

MARTÍNEZ-PERALTA, C. Y M.C. MANDUJANO. 2007. Biología floral de *Ariocarpus fissuratus* (Engelmann) Schumann (Cactaceae) en Cuatro Ciénegas, Coahuila, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F.

MARTÍNEZ-PERALTA, C. Y M.C. MANDUJANO. 2011. Reproductive ecology of the endangered living rock cactus, *Ariocarpus fissuratus* (Cactaceae). *The Journal of the Torrey Botanical Society* **138**:145–155

MENDEZ, M. Y J.R. OBESO. 1993. Size-dependent reproductive and vegetative allocation in *Arum italicum* (Araceae). *Canadian Journal of Botany* **71**:309–314.

METCALF, C.J.E. Y S. PAVARD. 2007. All paths to fitness lead through demography. *Trends in Ecology and Evolution* **22**:563–564.

MENZEL, R. 1979. Behavioral access to short-term memory in bees. *Nature* **281**:368–369.

MYNENI, R.B., C.D. KEELING, C.J. TUCKER, G. ASRAR Y R.R. NEMANI. 1997. Increased plant growth in the northern high latitudes from 1981 to 1991. *Nature* **386**:698–702

MUIR, A.M. 1995. The cost of reproduction to the clonal herb *Asarum canadense* (wild ginger). *Canadian Journal of Botany* **73**:1683–1686.

MUNSON, S.M. Y A.A. SHER. 2015. Long-term shifts in the phenology of rare and endemic Rocky Mountain plants. *American Journal of Botany* **102**:1268–1276.

MORELLATO, L.P.C., M.G.G. CAMARGO Y E. GRESSLER. 2013. A review of plant phenology in South and Central America. En: M.D. Schwartz (ed.) *Phenology: an Integrative Environmental Science*. Springer, Berlin, Germany pp. 91–113.

MORRIS, W.F. Y D.F. DOAK. 2002. *Quantitative Conservation Biology: Theory and Practice of Population Viability Analysis*. Sinauer Associates, Sunderland, MA, USA.

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**:208–212.

NASSAR, J.M. Y N. RAMÍREZ. 2004. Reproductive biology of the melon cactus, *Melocactus curvispinus* (Cactaceae). *Plant Systematic and Evolution* **248**:31–44.

NAVA-OSORIO, J., M.I. BRISEÑO-SÁNCHEZ, M.R. ARÉCHIGA Y M.C. MANDUJANO. 2018. Efecto de la edad de las semillas sobre la germinación y sobrevivencia de plántulas de *Lophophora diffusa* (Cactaceae). Trabajo que fue presentado como parte del programa " Jóvenes hacia la investigación" Estancias cortas 2018. Dirección General de Divulgación de la Ciencia, el 3 de agosto del 2018 en la Preparatoria 2 "Erasmus Castellanos Quinto" UNAM.

Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT. 2010. Protección ambiental-especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio. Lista de especies en riesgo.

OBESO, J.R. 2002. The costs of reproduction in plants. *New Phytologist* **155**:321–348.

OLLERTON, J. Y A. LACK. 1998. Relationships between flowering phenology, plant size reproductive success in *Lotus corniculatus* (Fabaceae). *Plant Ecology* **139**:35–47.

PARMESAN, C. Y G. YOHE. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* **421**:37–42.

PARKER, K. C., Y J. L. HAMRICK. 1992. Genetic diversity and clonal structure in a columnar cactus, *Lophocereus schottii*. *American Journal of Botany* **79**:86–96.

PEEL, J.R., J. GOLUBOV, M.C. MANDUJANO Y J. LÓPEZ-PORTILLO. 2019. Phenology and floral synchrony of *Rizophora mangle* along a natural salinity gradient. *Biotropica* **51**:355–363.

PEÑUELAS, J., I. FILELLA, X. ZHANG, L. LLORENS, R. OGAYA, F. LLORET, P. COMAS, M. ESTIARTE Y J. TERRADAS. 2004. Complex spatio-temporal phenological shifts as a response to rainfall changes. *New Phytologist* **161**:837–846.

PETERS, E. Y C. MARTORELL. 2001. Conocimiento y conservación de las mamilarias endémicas del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Universidad Nacional Autónoma de México Instituto de Ecología. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. R166. México D.F. (Para las secciones de exploración y descripción de localidades).

PETERS, E. M., C. MARTORELL Y E. EZCURRA. 2008. Nurse rocks are more important than nurse plants in determining the distribution and establishment of globose cacti (*Mammillaria*) in the Tehuacan Valley, Mexico. *Journal of Arid Environments* **72**:593–601.

PFEIFER, M., W. HEINRICH Y G. JETSCHKE. 2006. Climate, size and flowering history determine flowering pattern of an orchid. *Botanical Journal of the Linnean Society* **151**:511–526.

PICÓ, F.X., H. DE KROON Y J. RETANA. 2002. An extended flowering and fruiting season has few demographic effects in a Mediterranean perennial herb. *Ecology* **83**:1991–2004.

PIMIENTA-BARRIOS, E. Y R.F. DEL CASTILLO. 2002. Reproductive biology. En: P.S. Nobel (ed.) *Cacti: biology and uses*. University of California Press, Berkeley. pp. 75–90.

PIMIENTA-BARRIOS, E. Y P. S. NOBEL. 1995. Reproductive characteristics of pitayo (*Stenocereus queretaroensis*) and their relationships with soluble sugars and irrigation. *Journal of the American Society of Horticultural Science* **120**:1082–1086.

PIÑA, H.H. 2007. Biología reproductiva de *Opuntia microdasys* (Lehm.) Pfeiffer en el Desierto Chihuahuense. Tesis de Doctorado, Instituto de Ecología A.C., México.

PIÑA, H. Y A. FLORES-MARTÍNEZ. 2012. Demografía floral de *Ferocactus robustus*. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **57**:36–46.

PORTILLA, R.M. 2007 Estudio de tres poblaciones de *Coryphantha werdermanii* (Cactaceae) en condiciones contrastantes de disturbio. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, México.

- PRIMACK, R.B. 1995. *A primer of conservation biology*. Sinauer Associates, Sunderland.
- RATHCKE, B. Y E.P. LACEY. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **16**:179–214.
- RIDLEY, M. 1993. *Evolution*. Blackwell Scientific Publications, New York.
- REID, W., R. LOZANO Y R. ODOM. 1983. Non-equilibrium population structure in three Chihuahuan Desert cacti *Southwestern Naturalist* **28**:115–117.
- REZNICK, D. 1992. Measuring the costs of reproduction. *Trends in Ecology and Evolution* **7**:42–49.
- RZEDOWSKI, J., G. CALDERÓN DE RZEDOWSKI Y S. ZAMUDIO. 2012. La flora vascular endémica en el estado de Querétaro. I. Análisis numéricos preliminares y definición de áreas de concentración de las especies de distribución restringida. *Acta Botánica Mexicana* **99**:91–104.
- REVERTÉ, S., J. RETANA, J.M. GÓMEZ Y J. BOSCH. 2016. Pollinators show flower colour preferences but flowers with similar colours do not attract similar pollinators. *Annals of Botany* **118**:249–257.
- RUIZ, A., M. SANTOS, J. CAVELIER Y P.J. SORIANO. 2000. Phenological study of Cactaceae in the dry enclave of Tatacoa, Colombia. *Biotropica* **32**:397–407.
- ROJAS-ARÉCHIGA, M., M.C. MANDUJANO Y J. GOLUBOV. 2013. Seed size and photoblastism in species belonging to tribe Cactaeae. *Journal of Plant Research* **126**:373–386
- ROSAS-BARRERA, M.D. Y M.C. MANDUJANO. 2002. La diversidad de historias de vida de cactáceas, aproximación por el triángulo demográfico. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **47**:33–41.
- ROSENZWEIG, C., D. KAROLY, M. VICARELLI, P. NEOFOTIS, Q. WU, G. CASASSA, A. MENZEL, T.L. ROOT, N. ESTRELLA, B. SEGUIN, P. TRYJANOWSKI, C. LIU, S. RAWLINS Y A. IMESON. 2008. Attributing physical and biological impacts to anthropogenic climate change. *Nature* **453**:353–357.
- SALGUERO-GÓMEZ, R. Y H. DE KROON. 2010. Matrix projection models meet variation in the real world. *Journal of Ecology* **98**:250–254.
- SALGUERO-GÓMEZ, R. *et al.* 2015. The COMPADRE Plant Matrix Database: an open online repository for plant demography. *Journal of Ecology* **103**:202–218.
- SÁNCHEZ-MEJORADA, H. 1982 Informe sobre la reunión de Tucson para analizar el comercio de cactáceas. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*.
- SÁNCHEZ, E. 2006. Ficha técnica de *Lophophora diffusa* subsp. *diffusa*. Apuntes técnicos para el conocimiento de la situación de conservación de especies de la familia Cactaceae en el estado de Querétaro. Jardín Botánico Regional de Cadereyta " Ing. Manuel González de Cosío" Consejo de Ciencia y Tecnología del Estado de Querétaro-(CONCyTEQ). Bases de datos SNIB-CONABIO. Proyecto No. CK016. México, D.F.
- SANTINI, N., H. FLORES-MORENO, M.E. ÁVILA, M. DÍAZ, F. GASTEAZORO Y C. MARTORELL. 2007. La cobertura de espinas de los cactus determinan que éstos se establezcan bajo nodrizas con distinta fenología. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **52**:33–45.
- SAS Institute Inc. 2001. JMP: A Business Unit of SAS. Version 5.0.1 by Statistical Analysis System, Institute Inc. Cary, NC, USA.

SCHEINVAR, L. 2004. *Flora cactológica del estado de Querétaro: diversidad y riqueza*. Fondo de Cultura Económica. México.

SCHWARTZ, M.D. 1999. Advancing to full bloom: planning phenological research for the 21st century. *International Journal of Biometeorology* **42**:113–118.

SCHWARTZ, M.D. 2003. (ed.) *Phenoclimatic measures*. In *Phenology: An Integrative Environmental Science*, Kluwer.

SCHEMSKE, D.W., B.C. HUSBAND, M.H. RUCKELSHAUS, C. GOODWILLIE, I.M. PARKER Y J.G. BISHOP. 1994. Evaluating Approaches to the Conservation of Rare and Endangered Plants. *Ecology* **75**:584–606.

SCHEMSKE, D.W. Y P. BIERZYCHUDEK. 2007. Spatial differentiation for flower color in the desert annual *Linanthus parryae*: was Wright right? *Evolution* **61**:2528–2543.

SEMARNAT. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. Publicada el 20 de junio de 2018 en el Diario Oficial de la Federación. Texto vigente.

SHARPE, F.R. Y J.A. LOTKA. 1911. A Problem in Age-Distribution. *Philosophical Magazine* **6**:435–438.

SILANDER, J.A. 1984. The genetic basis of the ecological amplitude of *Spartina patens*. III. Allozyme variation. *Botanical Gazette* **145**:569–577.

SILVERTOWN, J.W. 1987. *Introduction to plant population ecology*. Longman Scientific and Technical, Londres.

SILVERTOWN, J., M. FRANCO, I. PISANTY Y A. MENDOZA. 1993. Comparative plant demography—relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology* **81**:465–476.

SILVERTOWN, J., M. FRANCO Y E. MENGES. 1996. Interpretation of elasticity matrices as an aid to the management of plant populations for conservation. *Conservation Biology* **10**:591–597.

SILVERTOWN, J., Y LOVETT-DOUST. 1993. *Introduction to plant population biology*. Blackwell Scientific Publications, Cambridge.

SIMMS, E. L. Y M.A. BUCHER. 1996. Pleiotropic effect of flower color intensity on herbivore performance on *Ipomoea purpurea*. *Evolution* **50**: 957–963.

SMITHSON, A. 2001. Pollinator preference, frequency dependence, and floral evolution. En: L. Chittka y J.D. Thomson (eds.) *Cognitive ecology of pollination: animal behaviour and floral evolution*. Cambridge Univ. Press, pp.237–258.

SMITHSON, A. Y M.R. MACNAIR. 1997 Negative frequency dependent selection by pollinators on artificial flowers without rewards. *Evolution* **51**:715–723.

STAGGEMEIER, V.G, J.A.F. DINIZ, L.P.C. MORELLATO. 2010. The shared influence of phylogeny and ecology on the reproductive patterns of Myrteae (Myrtaceae). *Journal of Ecology* **98**:1409–1421.

STANTON, M.L. 1987. Reproductive biology of petal color variants in wild populations of *Raphanus sativus*. I. Pollinator response to color morphs. *American Journal of Botany* **74**:178–187.

STEARNS, S.C. 1992. The evolution of life histories. Oxford: Oxford University Press.

STEENBERGH, W. F. y C. H. LOWE. 1969. Critical factors during the first years of life of the saguaro (*Cereus giganteus*) at Saguaro National Monument, Arizona. *Ecology* **50**:825–834.

STRAUSS, S.Y. y R.E. IRWIN. 2004. Ecological and evolutionary consequences of multispecies plant–animal interactions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **35**:435–466.

STRAUSS, S.Y. y J.B. WHITTALL. 2006. Non-pollinating agents of selection on floral traits. En: L.D. Harder y S.C.H. Barrett (eds.) *Ecology and evolution of flowers*. Oxford University Press, Oxford.

STUBBEN, C.J. y MILLIGAN, B.G. 2007. Estimating and analyzing demographic models using the popbio Package in R. *Journal of Statistical Software* **22**:11.

SOANE, I. D., y A. R. WATKINSON. 1979. Clonal variation in populations of *Ranunculus repens*. *New Phytologist* **82**: 557–573.

SUBRAMANIAM, B. y M.D. RASUHER. 2000. Balancing selection on a floral polymorphism. *Evolution* **54**: 691–695.

TIFFNEY, B.H. y K.J. NIKLAS, 1985. Clonal growth in land plants: a paleobotanical perspective. En: J.B.C. Jackson, L.W. Buss y R.E. Cook (eds.) *Population biology and evolution of clonal organisms*, Yale University Press, New Haven. pp.35–66.

TRUJILLO-HERNÁNDEZ, A. 2002. Ecología fisiológica de la germinación de las cactáceas del género *Lophophora*. Tesis de maestría en Ciencias. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. D.F. México.

TULJAPURKAR, S. y H. CASWELL, H. 1996. *Structured-population models in marine, terrestrial and freshwater systems*. Chapman y Hall, New York, NY, USA.

WANG, W., R.Q. LI y D. CHEN. 2005. Systematic position of *Asteropyrum* (Ranunculaceae) inferred from chloroplast and nuclear sequences. *Plant Systematics and Evolution* **255**:41–54.

WASER, N.M. 1983. Competition for pollination and floral character differences among sympatric plant species: a review of evidence. En: *Handbook of Experimental Pollination Biology*. C.E. Jones y R.J. Little (eds.) Van Nostrand-Reinhold, New York, pp.277–293.

WASER, N.M. y M.V. PRICE. 1981. Pollinator choice and stabilizing selection for flower color in *Delphinium nelsonii*. *Evolution* **35**:376–390.

WASER, N.M. 2001 Pollinator behavior and plant speciation: looking beyond the “ethological isolation” paradigm. En: *Cognitive Ecology of Pollination*. L. Chittka y J.D. Thomson (eds.) pp. 318–335. Cambridge University Press, New York, NY.

WARREN, J. AND MACKENZIE, S. 2001. Why are all colour combinations not equally represented as flower-colour polymorphisms? *New Phytologist*. **151**: 237–241.

WERNER, P.A. 1975. Predictions of fate from rosette size in teasel (*Dipsacus fullonum* L). *Oecologia* **20**:197–201.

WELS, H., y P.H. WELS. 1983. Honey bee foraging ecology: Optimal diet, minimal uncertainty or individual constancy? *Journal of Animal Ecology* **52**:829–836.

WHITE, M.A., P.E. THORNTON, S.W. RUNNING. 1997. A continental phenology model for monitoring vegetation responses to interannual climatic variability. *Global Biogeochem Cycles* **11**:217–234.

WILSON, R.E. 1979. Resistance to *Septoria tritici* in two wheat cultivars determined by independent, single dominant genes. *Australian Plant Pathology* **8**:16–18.

WILLIAMS, R., B. MYERS, D. EAMUS Y G. DUFF. 1999. Reproductive phenology of woody species in a north Australian tropical savanna. *Biotropica* **31**:626–636.

WRIGHT, S.J., 1996. Phenological responses to seasonality in tropical forest plants. En: S.S. Mulkey, R.L. Chazdon, A.P. Smith. (eds.). *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Chapman & Hall, New York, USA, pp.440–459.

WOLFE, A.D., Q.Y. SIANG Y S. KEPHART. 1998. Assessing hybridization in natural populations of *Pentetemon* (Scrofulariaceae) using hypervariable intersimple sequence repeat (ISSR) bands. *Molecular Ecology* **7**:1107–1125.

WU, T.W.C. 2019. CEA-CONCYTEQ Weather. Website:
https://www.wunderground.com/weather/mx/laboveda/IQUERETA15?cm_ven=pwsdash_cityforecast (consultado el 15 de mayo de 2019).

VALIENTE-BANUET, A. Y E. EZCURRA. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacan Vallely, Mexico. *Journal of Ecology* **79**:961–971.

VALIENTE-BANUET, A., M.C. ARIZMENDI, A. ROJAS-MARTINEZ, L. DOMINGUEZ-CANSECO. 1996. Ecological relationships between columnar cacti and nectar feeding bats in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* **12**:103–119.

VALVERDE, T., S. QUIJAS, M. LÓPEZ-VILLAVICENCIO Y S. CASTILLO. 2004. Population dynamics of *Mammillaria magnimamma* Haworth (Cactaceae) in a lava-field in central Mexico. *Plant Ecology* **170**:167–184.

ZEPEDA, V., J. GOLUBOV Y M.C. MANDUJANO. 2017. Distribución especial, estructura de tamaños y reproducción de *Astrophytum ornatum* (Cactaceae). *Acta Botánica Mexicana* **119**:35–49.

ZEPEDA-MARTÍNEZ, V., M.C. MANDUJANO, F.J. MANDUJANO Y J. GOLUBOV. 2013. What can the demography of *Astrophytum ornatum* tell us of its endangered status? *Journal of Arid Environments* **88**:244–249.

ZUÑIGA, B., G. MALDA Y H. SUZÁN. 2005. Interacciones planta-nodriza en *Lophophora diffusa* (Cactaceae) en un desierto subtropical de México. *Biotropica* **37**:351–357.

ANEXO

CUADRO A. Análisis de sensibilidad y elasticidad para la población de *Lophophora diffusa*, localidad Agua de Ángel, municipio Peñamiller, Querétaro. Calculados a partir de las matrices anuales (2014-2015, 2015-2016, 2016-2017 y 2017-2018). Los valores en las matrices de sensibilidad muestran la sensibilidad de la tasa finita de crecimiento poblacional a cambios producidos en cada entrada de la matriz de transición (**A**). Mientras que, los valores en las matrices de elasticidad muestran la contribución proporcional de cada una de las entradas de la matriz de transición (**A**) sobre la tasa finita de crecimiento poblacional. En negritas se destacan los valores más altos. Categorías: S = Semillas, Pl = Plántulas, Ju = Juveniles, A1 = Adultos 1, A2 = Adultos 2, A3 = Adultos 3 y A4 = Adultos 4.

a) Matriz de sensibilidad (periodo 2014-2015)

Categorías	S	P	Ju	A1	A2	A3	A4
S	0.0144		0.0001	0.0001	0.0001	0.00006	0.0001
Pl	3.94	0.0799	0.0391				
Ju		0.1916	0.0937	0.0628			
A1			0.1697	0.1138	0.1621	0.066	0.1759
A2				0.167	0.2379	0.097	
A3				0.192	0.273	0.112	0.2968
A4						0.1315	0.3479

b) Matriz de elasticidad (periodo 2014-2015)

Categorías	S	Pl	Ju	A1	A2	A3	A4
S	0.0043		0.0002	0.0004	0.0023	0.0012	0.006
Pl	0.0101	0.069	0.0007				
Ju		0.01	0.079	0.003			
A1			0.013	0.085	0.01	0.0016	0.003
A2				0.0229	0.198	0.016	
A3				0.0017	0.026	0.0736	0.0102
A4						0.0192	0.328

c) Matriz de sensibilidad (periodo 2015-2016)

Categorías	S	Pl	Ju	A1	A2	A3	A4
S	0.014			0.001	0.0004	0.0001	0.0001
Pl	1.915	0.099	0.25				
Ju		0.131	0.332	0.18	0.074		
A1			0.491	0.266	0.11	0.027	0.026
A2				0.41	0.169	0.042	0.04
A3					0.2	0.051	0.049
A4					0.274	0.069	0.066

d) Matriz de elasticidad (Periodo 2015-2016)

Categorías	S	Pl	Ju	A1	A2	A3	A4
S	0.004			0.00089	0.005	0.0014	0.0027
Pl	0.001	0.081	0.007				
Ju		0.017	0.292	0.0223	0.0007		
A1			0.033	0.209	0.022	0.00072	0.0004
A2				0.033	0.122	0.0123	0.0006
A3					0.012	0.0296	0.009
A4					0.0056	0.0072	0.053

e) Matriz de Sensibilidad (periodo 2016-2017)

Categorías	S	Pl	Ju	A1	A2	A3	A4
S	0.027			0.0004	0.0002	0.0001	0.0002
Pl	3.98	0.088	0.0669				
Ju		0.196	0.1492	0.135			
A1			0.204	0.186	0.123		
A2				0.242	0.161	0.067	
A3				0.387	0.258	0.107	0.201
A4						0.148	0.279

f) Matriz de elasticidad (periodo 2016-2017)

Categorías	S	Pl	Ju	A1	A2	A3	A4
S	0.008			0.0015	0.0041	0.0024	0.0114
Pl	0.019	0.0066	0.0022				
Ju		0.0218	0.122	0.005			
A1			0.0246	0.152	0.009		
A2				0.020	0.131	0.011	
A3				0.007	0.016	0.072	0.013
A4						0.022	0.257

g) Matriz de sensibilidad (periodo 2017-2018)

Categorías	S	Pl	Ju	A1	A2	A3	A4
S	0.019		0.0002	0.0003	0.0001	0.00006	0.0002
Pl	4.55	0.051	0.048		0.041		0.005
Ju		0.188	0.179	0.298	0.152	0.052	0.0188
A1			0.246	0.409	0.21	0.072	0.0259
A2				0.455	0.233	0.08	0.0288
A3					0.226	0.078	0.0279
A4					0.237	0.081	0.0292

h) Matriz de elasticidad (periodo 2017-2018)

Categorías	S	Pl	Ju	A1	A2	A3	A4
S	0.0058		0.0002	0.0002	0.005	0.002	0.0019
Pl	0.0132	0.034	0.0027		0.0004		0.000092
Ju		0.016	0.1359	0.011	0.0069	0.0071	0.0013
A1			0.0401	0.3357	0.0239	0.0039	0.0056
A2				0.06	0.157	0.013	0.0031
A3					0.036	0.0359	0.006
A4					0.0027	0.0154	0.01

CUADRO B. Matrices de transición periódicas. a) Periodo 2015 y 2016, b) Periodo 2017 y 2018, para la población de *Lophophora diffusa*, localidad Agua de Ángel, municipio Peñamiller, Querétaro. Cada periodo anual está dividido de acuerdo con el número de eventos de floración. Categorías: S = Semillas, Pl = Plántulas, Ju = Juveniles, A1 = Adultos 1, A2 = Adultos 2, A3 = Adultos 3 y A4 = Adultos 4.

a) Matrices periódicas (2015 y 2016)

Tiempo $t + 1$	Probabilidades de transición por temporada reproductiva							Tiempo $t + 1$	Probabilidades de transición por temporada reproductiva						
	Sem	Pl	Ju	A1	A2	A3	A4		Sem	Pl	Ju	A1	A2	A3	A4
MAR15								MAR16							
Sem	0.3		0.693	0.967	8.312	5.145	13.63	Sem	0.3				1.433	2.749	
Pl		0.943						Pl	0.0089	0.87					
Ju			0.903					Ju			0.858				
A1				0.798				A1				0.787	0.01		
A2					0.836			A2					0.707		
A3						0.658		A3						0.589	
A4							0.948	A4							0.786
ABR15								ABR16							
Sem	0.3		0.231	0.72	1.14	2.572	7.729	Sem	0.3			0.282	1.411	2.15	1.832
Pl	0.003	0.943						Pl	0.0027	0.83					
Ju			0.903					Ju			0.858				
A1				0.779				A1				0.777			
A2					0.836			A2					0.707		
A3						0.658		A3						0.589	
A4							0.948	A4							0.786
MAY15								MAY16							
Sem	0.3		0.231	0.483	5.159	4.502	11.366	Sem	0.3			0.564	1.129	3.583	4.581
Pl		0.943						Pl	0.0051	0.83					
Ju			0.903					Ju			0.854				
A1				0.779				A1				0.777			
A2					0.836	0.048		A2					0.707		
A3					0.009	0.585		A3						0.589	
A4						0.024	0.948	A4							0.7868
AGO15								JUL16							
Sem	0.3		0.231	0.725	4.586	7.07	5.455	Sem	0.3			0.846	4.517	7.883	15.578
Pl	0.0097	0.867	0.017					Pl	0.0005	0.838					
Ju		0.056	0.85	0.055				Ju			0.858				
A1			0.078	0.752	0.065		0.0172	A1				0.777			
A2				0.137	0.836	0.121		A2					0.707		
A3					0.097	0.658	0.0344	A3						0.589	
A4						0.121	0.9482	A4							0.7868
								AGO16							
								Sem	0.3			0.564		5.455	
								Pl	0.089	0.806	0.028				
								Ju		0.129	0.858	0.121	0.01		
								A1			0.066	0.767	0.191	0.025	0.016
								A2				0.08	0.707	0.282	0.016
								A3					0.06	0.564	0.18
								A4					0.02	0.102	0.786

b)Matrices periódicas (2017 y 2018)

Tiempo $t + 1$	Probabilidades de transición por temporada reproductiva							Tiempo $t + 1$	Probabilidades de transición por temporada reproductiva							
	Sem	Pl	Ju	A1	A2	A3	A4		Sem	Pl	Ju	A1	A2	A3	A4	
MAR17								FEB18								
Sem	0.3				0.629		1.049	Sem	0.3		0.269	0.264	1.283		2.02	
Pl	0.0359	0.84						Pl	0.013	0.902						
Ju			0.867					Ju			0.775			0.0263		
A1				0.847	0.011			A1				0.834				
A2					0.855			A2					0.666			
A3						0.044	0.692	A3						0.473	0.017	
A4								A4							0.385	
ABR17								MAR18								
Sem	0.3			1.349	3.147	3.632	13.115	Sem	0.3		1.349	10.06	6.417	10.64	16.21	
Pl	0.0023	0.84						Pl	0.0019	0.89						
Ju			0.867					Ju			0.775					
A1				0.847				A1				0.834				
A2					0.855			A2					0.666			
A3						0.011	0.692	A3					0.011	0.473		
A4							0.025	0.944	A4						0.026	0.359
MAY17								ABR18								
Sem	0.3			1.618	4.721	9.443	19.411	Sem	0.3		0.539	4.504	3.529	13.68	14.18	
Pl		0.84						Pl		0.804						
Ju			0.867					Ju			0.757			0.026		
A1				0.847				A1				0.816		0.026		
A2					0.855			A2				0.009	0.655			
A3						0.692		A3						0.473	0.017	
A4							0.944	A4							0.385	
JUN17								AGO18								
Sem	0.3				1.573	1.452	4.197	Sem	0.3		0.269	3.17	5.134	13.68	9.686	
Pl	0.002	0.842						Pl	0.0104	0.658	0.056		0.011		0.017	
Ju			0.867					Ju		0.083	0.738	0.036	0.044	0.131	0.07	
A1				0.847				A1			0.158	0.798	0.111	0.052	0.21	
A2					0.855			A2				0.119	0.655	0.157	0.105	
A3						0.011	0.629	A3					0.144	0.447	0.192	
A4							0.944	A4					0.011	0.157	0.368	
AGO17																
Sem	0.3			0.809	5.351	7.264	9.443									
Pl	0.009	0.771														
Ju		0.114	0.84	0.038												
A1			0.123	0.838	0.066											
A2				0.085	0.833	0.153										
A3				0.019		0.692	0.055									
A4						0.128	0.944									