



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL

**CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE INVESTIGACIÓN PARA EL
DESARROLLO INTEGRAL REGIONAL, UNIDAD OAXACA**

**MAESTRÍA EN CIENCIAS EN CONSERVACIÓN Y APROVECHAMIENTO DE
RECURSOS NATURALES (BIODIVERSIDAD DEL NEOTRÓPICO)**

**DINÁMICA POBLACIONAL DE *Mammillaria supertexta* Mart.
ex Pfeiff. EN EL VALLE DE CUICATLÁN, OAXACA, MÉXICO.**

T E S I S

**QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS**

P R E S E N T A:

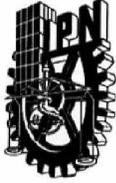
AVENDAÑO CALVO TERESA DE JESÚS

DIRECTOR:

M. EN C. ALEJANDRO FLORES MARTÍNEZ

SANTA CRUZ XOXOCOTLÁN, OAXACA, MÉXICO

OCTUBRE 2007



**INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL
SECRETARIA DE INVESTIGACION Y POSGRADO**

ACTA DE REVISION DE TESIS

En la Ciudad de Oaxaca de Juárez siendo las 13:00 horas del día 23 del mes de Octubre del 2007 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación del **Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca (CIIDIR-OAXACA)** para examinar la tesis de grado titulada:

Dinámica poblacional de *Mammillaria supertexta* Mart. ex Pfeiff. en el Valle de Cuicatlán, Oaxaca, México.

Presentado por la alumna:

Avendaño	Calvo	Teresa de Jesús								
<small>Apellido paterno</small>	<small>materno</small>	<small>nombre(s)</small>								
		Con registro:		B	0	5	1	3	0	7

aspirante al grado de: **MAESTRO EN CIENCIAS EN CONSERVACIÓN Y APROVECHAMIENTO DE RECURSOS NATURALES**

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron **SU APROBACION DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

LA COMISION REVISORA
Director de tesis

M. en C. Alejandro Flores Martínez

Dr. Rafael Felipe del Castillo Sánchez

M. en C. Gladys Isabel Manzanero Medina

Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez

Dr. Jordan Kyril Golubov Figueroa

LA PRESIDENTA DEL COLEGIO

Dra. María del Rosario Arnaud Vinas



INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL
CIIDIR-OAXACA



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESION DE DERECHOS

En la Ciudad de Oaxaca de Juárez el día 24 del mes Octubre del año 2007, el (la) que suscribe **AVENDAÑO CALVO TERESA DE JESÚS** alumno (a) del Programa de **MAESTRÍA EN CIENCIAS EN CONSERVACIÓN Y APROVECHAMIENTO DE RECURSOS NATURALES** con número de registro **B051307**, adscrito al Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca, manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de Tesis bajo la dirección del M. en C. Alejandro Flores Martínez y cede los derechos del trabajo titulado **“Dinámica poblacional de *Mammillaria supertexta* Mart. ex Pfeiff. en el Valle de Cuicatlán, Oaxaca, México”**, al Instituto Politécnico Nacional para su difusión, con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Este puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección **Calle Hornos 1003, Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca**, e-mail: posgrado@ipn.mx ó teresavendano@hotmail.com Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.



INSTITUTO POLITÉCNICO
NACIONAL
CDIR-UNIDAD-OAXACA

AVENDAÑO CALVO TERESA DE JESÚS

RESUMEN

Mammillaria supertexta es una planta globosa perteneciente a la familia Cactaceae, endémica al Valle de Cuicatlán en México. En este trabajo se estudiaron aspectos de densidad, patrón de distribución espacial, asociación con otras especies botánicas, germinación, sobrevivencia de plántulas, y dinámica de una población ubicada en Santiago Quiotepec, Cuicatlán, Oaxaca. El patrón de distribución espacial, la densidad poblacional, el análisis de asociación y la cobertura de las especies botánicas acompañantes se realizaron con el análisis espacial en tres parcelas permanentes de muestreo. Las pruebas de germinación se hicieron para determinar si existe diferencia entre tratamientos con diferente luz y/o sustrato, por medio de un análisis de varianza de una vía. Los experimentos de sobrevivencia de las plántulas se realizaron para evaluar diferencias ante diferentes condiciones de luz (luz solar directa, luz difusa bajo especie nodriza, luz difusa bajo techo de vivero) y sustrato (arena y suelo), y fueron comparados con un modelo lineal general. Para analizar la dinámica poblacional se usó un modelo matricial de proyección poblacional de tipo Lefkovich. La matriz de transiciones se elaboró con datos de sobrevivencia, crecimiento y reproducción de un periodo anual (2006-2007). Esta población tiene un patrón de distribución espacial de tipo agregado, con una densidad de 6 429.9 individuos/ha y no muestra asociación con plantas nodriza. La cantidad de semillas por fruto fluctúa de una a sesenta y nueve ($\bar{X} = 36.88 \pm 4.7397$; $\alpha 0.05$); se obtuvo nula germinación bajo luz solar directa y de 50 a 89.3% de germinación bajo luz difusa. Los porcentajes finales de sobrevivencia de plántulas fluctúan de 25 a 95%; sólo el tratamiento bajo luz directa con suelo proveniente del sitio de estudio presenta una curva de sobrevivencia bien definida (Tipo I). La fecundidad se incrementa con la altura de los individuos. La tasa de crecimiento poblacional (λ) es 1.0888 (± 0.2752), sugiriendo que la población se encuentra en equilibrio con tendencia al crecimiento. El análisis de elasticidad muestra que la permanencia de los individuos en su misma categoría es la fase demográfica que contribuye en mayor medida a λ . En las simulaciones numéricas el valor de λ fue menor a la unidad cuando disminuyeron al menos en un 50% los valores de las entradas de fecundidad y sobrevivencia de plántulas (escenarios muy parecidos a las condiciones naturales). Los resultados obtenidos sugieren que una medida adecuada para proteger a esta especie sería la protección de los individuos juveniles y adultos a través de la conservación del área donde habitan, así como la necesidad de efectuar estudios complementarios que nos permitan tener mayores bases para un buen plan de manejo.

Palabras clave: Germinación; Sobrevivencia; Demografía; Dinámica poblacional; Modelos matriciales; Simulaciones numéricas; Cactaceae; Conservación.

ABSTRACT

Mammillaria supertexta is an endemic cactus to Cuicatlán Valley, in Mexico. I carried out a study to determine some ecological aspects (density, spatial distribution pattern, association with other botanical species) and demographic parameters (germination, seedling survival, and demographic dates) of a population established in Santiago Quiotepec, Cuicatlán, Oaxaca. The spatial distribution pattern, density, and association with other botanical species were made by spatial analyses. The statistical difference among treatments in germination percentages was determined with a one-way ANOVA test. The seedling survival experiments, which were made for assess differences among light and substrate levels, were explored by generalized linear models. The population dynamic of this species was analyzed through a Lefkovich size-based matrix model. I built a one year size-based population transition matrix. The spatial distribution pattern was clumped, with 6 429. 9 individuals/ha. No association with other botanical species was showed. The fruits had 69 seeds ($\bar{X}=36.88 \pm 4.7397$; α 0.05). Seed germination was absent under direct sunlight, with 50 to 89.3 germination percentages under diffuse light. The seedling survival percentages were from 25 to 95. The higher fecundity was in the tallest individuals. Population growth rate (λ) was 1.0888 (\pm 0.2752) suggesting a equilibrium with trends to increases population. The elasticity values were highest for matrix entries corresponding to plants remaining in the same category (longevity). Numerical simulations revealed that λ would lost the equilibrium value when fecundity and seedling establishment values decreased 50% (as natural conditions). This work suggests the protection of juvenile and adult individuals for preserve this population. Population studies provide adequate parameters to help in the conservation of species

Keywords: Survival; Demography; Population dynamics; Matrix models; Numerical simulation; Cactaceae; Conservation.

AGRADECIMIENTOS

Al Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional Unidad Oaxaca del Instituto Politécnico Nacional por el apoyo económico y logístico para la realización de esta tesis, como parte del proyecto de investigación "Dinámica poblacional de cactáceas endémicas de Oaxaca y protegidas por las leyes mexicanas" con claves de registro de la CGPI 20050225, 20060581 y 20070431.

A las autoridades de Santiago Quotepec, Cuicatlán, Oaxaca por el permiso otorgado para llevar a cabo el trabajo de campo.

Al M. en C. Alejandro Flores Martínez por haber aceptado dirigir este trabajo.

A la M. en C. Gladys Isabel Manzanero Medina por la asesoría y revisión de la tesis.

Al Dr. Rafael Felipe del Castillo Sánchez por la revisión del trabajo, por sus valiosas sugerencias para la mejoría de la tesis y de mi formación académica.

A la Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez y al Dr. Jordan Golubov Figueroa por haber aceptado formar parte de mi Comité Tutorial.

A Ana Laura Ramos López por su ayuda durante la fase de experimentación y en el campo; así como por brindarme su amistad y apoyo.

A Eugenio Padilla y Miguel Antonio Cervantes por ayudarme en la toma de datos en campo.

A Víctor Adrián Pérez Crespo por su ayuda para conseguir artículos.

A Guadalupe Jeanet Escobedo Sarti por brindarme su amistad, por la confianza depositada en mí y el apoyo que me dio durante todo este tiempo.

A Nayeli Martínez Sánchez y Sadot Vásquez Mendoza por su amistad.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) y al Programa Institucional de Formación de Investigadores (PIFI) por proporcionarme las becas respectivas durante los estudios de Maestría.

DEDICATORIA

A Dios porque tengo la vida y por darme la oportunidad de hacer lo que más me gusta.

Con cariño y admiración a mí mamá María Asunción Calvo Naranjo y a mis hermanas Gabriela y María Luisa.

A mis hermanitos Paco y Mariana.

A mis sobrinos Ruby, Edder, Diana, Jesús y Keyla.

A Oscar por apoyarme, aunque sea a larga distancia.

ÍNDICE

	Pag.
ÍNDICE DE CUADROS.....	iii
ÍNDICE DE FIGURAS.....	iv
CAPITULO I INTRODUCCIÓN.....	1
1. 1. Objetivos.....	4
1. 1. 1. Objetivo general.....	4
1. 1. 2. Objetivos específicos.....	4
CAPITULO II ANTECEDENTES.....	5
2. 1. Dinámica de las poblaciones.....	5
2. 2. Modelación de la viabilidad poblacional.....	5
2. 2. 1. Modelos estructurados en estados.....	6
2. 2. 1. 1. Desarrollo de un modelo matricial.....	7
2. 2. 1. 2. Análisis de sensibilidad y elasticidad.....	10
2. 3. <i>Mammillaria supertexta</i> (Cactaceae).....	11
CAPITULO III METODOLOGÍA.....	13
3. 1. Zona de estudio.....	13
3. 2. Muestreo poblacional.....	16
3. 3. Patrón de distribución espacial y densidad poblacional de <i>Mammillaria supertexta</i>	16
3. 4. Cobertura de las especies vegetales acompañantes y análisis de asociación.....	17
3. 5. Pruebas de germinación.....	18
3. 6. Sobrevivencia.....	20
3. 7. Análisis demográfico.....	23
3. 7. 1. Subdivisión de la población en categorías de tamaño.....	23
3. 7. 2. Probabilidades de transición.....	24
3. 7. 3. Estimación de la fecundidad y transición del estadio de plántula a juvenil.....	24
3. 7. 4. Análisis matricial.....	25
3. 7. 5. Análisis de sensibilidad y elasticidad.....	26
3. 7. 6. Simulaciones numéricas del comportamiento de λ a cambios en los parámetros poblacionales.....	27
3. 7. 6. 1. Fecundidad.....	27
3. 7. 6. 2. Sobrevivencia de plántulas.....	27
3. 7. 6. 3. Permanencia de individuos juveniles y adultos.....	29
3. 7. 6. 4. Crecimiento de individuos juveniles y adultos.....	30

	Pag.
CAPITULO IV	RESULTADOS..... 31
4. 1.	Patrón de distribución espacial, análisis de asociación y densidad poblacional de <i>Mammillaria supertexta</i> 31
4. 2.	Estadios tempranos del desarrollo de <i>Mammillaria supertexta</i> ... 38
4. 2. 1.	Germinación..... 38
4. 2. 2.	Sobrevivencia de plántulas..... 42
4. 3.	Análisis demográfico..... 46
4. 3. 1.	Estructura poblacional..... 46
4. 3. 2.	Mortalidad..... 47
4. 3. 3.	Fecundidad..... 48
4. 3. 4.	Probabilidades de transición y tasa de crecimiento poblacional.. 50
4. 3. 5.	Estructura estable de tamaños..... 51
4. 3. 6.	Valor reproductivo..... 52
4. 3. 7.	Elasticidades..... 53
4. 3. 8.	Simulaciones numéricas del comportamiento de λ a cambios en los parámetros poblacionales..... 55
4. 3. 8. 1	Fecundidad..... 55
4. 3. 8. 2.	Sobrevivencia de plántulas..... 55
4. 3. 8. 3.	Permanencia en individuos juveniles y reproductivos..... 57
4. 3. 8. 4.	Crecimiento en individuos juveniles y reproductivos..... 59
CAPITULO V	DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES..... 62
5. 1.	Patrón de distribución espacial, densidad poblacional y etapas iniciales del establecimiento de <i>Mammillaria supertexta</i> 62
5. 2.	Análisis matricial..... 66
5. 3.	Simulaciones numéricas del comportamiento poblacional y análisis de viabilidad poblacional..... 69
	BIBLIOGRAFÍA..... 71

Índice de cuadros

Cuadro	Pag.
1 Tratamientos de germinación llevados a cabo con semillas de <i>Mammillaria supertexta</i> colectadas en el año 2006.	19
2 Tratamientos de sobrevivencia llevados a cabo con plántulas de <i>Mammillaria supertexta</i>	21
3 Categorías de tamaño utilizadas para el análisis de la dinámica poblacional de <i>Mammillaria supertexta</i>	23
4 Índice de agregación (ID) registrado para los individuos de <i>Mammillaria supertexta</i> en el área de estudio de manera general (tomando en cuenta a todos los individuos) y considerando dos categorías de tamaño.....	33
5 Valores de cobertura relativa, X^2 y coeficientes de asociación (C.A) para cada una de las especies botánicas que acompañan a <i>Mammillaria supertexta</i> en el área de estudio.	37
6 Valores estimados del coeficiente a (número inicial de plántulas), b (tasa de mortalidad) y c (comportamiento de la tasa de mortalidad con el tiempo).....	44
7 Tabla de frecuencias que muestra el destino demográfico de los individuos monitoreados en campo de <i>Mammillaria supertexta</i> en el año 2006 a 2007.....	47
8 Fecundidad de los individuos de <i>Mammillaria supertexta</i> en la población de Santiago Quiotepec, Cuicatlán, Oaxaca. 2006-2007.....	49
9 Matriz de transiciones de la población de <i>Mammillaria supertexta</i> correspondiente al año 2006-2007.....	51
10 Matriz de elasticidades para el año 2006-2007.....	53
11 Modificaciones realizadas en las entradas de fecundidad y en la entrada de la transición 1 a 2 (establecimiento de plántulas).....	56
12 Variación en el valor de λ al realizar modificaciones en las entradas de fecundidad de las categorías 3, 4 y 5 (-5% a -95%), en la entrada de la transición 1 a 2 (-95% a +35%) y de manera conjunta en ambos parámetros.....	56
13 Modificaciones realizadas en las entradas de permanencia de individuos juveniles y reproductivos, a través del incremento de la mortalidad.....	58
14 Variación en el valor de λ al realizar modificaciones en las entradas de permanencia de los individuos juveniles y adultos (-1% a -50%) y con la disminución en las entradas de fecundidad y de la transición 1 a 2 (-25% a -90%).....	58
15 Modificación de las entradas de crecimiento y permanencia de individuos juveniles y reproductivos.....	60
16 Variación en el valor de λ al realizar modificaciones a las entradas de crecimiento de las categorías 2, 3 y 4 (+1% a +30%), que implicó la modificación de las entradas de permanencia de los individuos de las categorías 2, 3 y 4 (-1% a -30%), y con la disminución en las entradas de fecundidad (categorías 3, 4 y 5) y de la transición 1 a 2 (50 % y 90%).....	60
17 Especies del género <i>Mammillaria</i> , con distribución cercana al área de estudio, para las cuales ha sido reportada si están o no asociadas a nodrizas.....	64

Índice de figuras

Figura	Pag.
1 Ejemplo de un gráfico de ciclo vital de una planta.....	8
2 Localización de la zona de estudio.....	14
3 Promedio mensual de precipitación, temperatura máxima y mínima durante el periodo de 1995 al 2005.....	15
4 Tipos de curvas de sobrevivencia propuestos por Pearl (1928).....	22
5 Ejemplo de las diferentes modificaciones realizadas al simular cambios en las entradas de fecundidad y transición 1 a 2 (sobrevivencia de plántulas).....	28
6 Ejemplo de las diferentes modificaciones realizadas al simular cambios en las entradas de permanencia en individuos juveniles y reproductivos.....	29
7 Ejemplo de las diferentes modificaciones realizadas al simular cambios en las entradas de crecimiento en las categorías 2, 3 y 4.....	30
8 Índice de agregación de los individuos de <i>Mammillaria supertexta</i> de acuerdo con el tamaño del cuadro de muestra.....	32
9 Localización de <i>M. supertexta</i> y especies botánicas acompañantes con su cobertura en la parcela de muestreo número 1.....	34
10 Localización de <i>M. supertexta</i> y especies botánicas acompañantes con su cobertura en la parcela de muestreo número 2.....	35
11 Localización de <i>M. supertexta</i> y especies botánicas acompañantes con su cobertura en la parcela de muestreo número 3.....	36
12 Cobertura total de las especies botánicas que acompañan a <i>M. supertexta</i> en el área de estudio.....	37
13 Porcentaje de germinación acumulado por tratamiento.....	39
14 Porcentaje y tasa de germinación registrados para cada uno de los tratamientos de germinación de <i>Mammillaria supertexta</i>	40
15 Medias obtenidas en el ANOVA de una vía.....	41
16 Sobrevivencia de plántulas de <i>M. supertexta</i> bajo dos condiciones de luz (difusa y directa) y sobre dos sustratos diferentes (arena y suelo proveniente del área de estudio).....	44
17 Valores estimados del coeficiente a (número inicial de plántulas), b (tasa de mortalidad) y c (comportamiento de la tasa de mortalidad con el tiempo) en los tratamientos bajo luz difusa en el vivero, bajo nodriza y a luz solar directa.....	45
18 Estructuras poblacionales de <i>M. supertexta</i> observadas en el campo durante la temporada 2006-2007.....	46
19 Porcentaje de mortalidad de los individuos de <i>M. supertexta</i> de acuerdo a su categoría de tamaño.....	48
20 Número promedio de semillas producidas por fruto de los individuos reproductivos de <i>M. supertexta</i> durante el ciclo 2006-2007.....	49
21 Gráfico del ciclo de vida de <i>M. supertexta</i>	50
22 Comparación de patrones de la estructura poblacional observada y la estructura estable de tamaños de <i>M. supertexta</i>	52
23 Valores reproductivos esperados para <i>M. supertexta</i>	52

Figura

Pag.

24	Valores de elasticidad para las diferentes categorías del ciclo de vida de <i>M. supertexta</i> . 2006-2007.....	54
25	Valores de elasticidad para las diferentes fases demográficas de <i>M. supertexta</i> 2006-2007.....	54
26	Respuesta del valor de λ a cambios en las entradas de fecundidad para las categorías reproductivas (categorías 3, 4 y 5) y a la perturbación de la transición 1 a 2 (sobrevivencia de plántulas).....	57
27	Respuesta del valor de λ a cambios en las entradas de permanencia (-1% a -50%) de las categorías de juveniles y adultos (categorías 2, 3, 4 y 5) y con la combinación de la disminución de la fecundidad de las categorías 3, 4 y 5 (-25%, -50% y -90%) y de la disminución de sobrevivencia de plántulas (transición 1 a 2 de -25%, -50% y -90%).....	59
28	Respuesta del valor de λ a cambios en las entradas de crecimiento para las categorías de juveniles y adultos y con la combinación de la disminución al 50% de fecundidad y sobrevivencia de plántulas.....	61

I. INTRODUCCIÓN

Las cactáceas son un grupo de plantas con características biológicas y ecológicas particulares que las hacen vulnerables a diversos factores de perturbación naturales y humanos, se presentan en áreas de distribución restringida o bien limitadas a ambientes muy específicos, formando poblaciones pequeñas y de baja densidad (Hernández y Godínez, 1994). Esto determina que en la actualidad esta familia de plantas se encuentre representada con el mayor número de especies en peligro de extinción de acuerdo a reportes de la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Flora y Fauna Silvestre (Nobel, 1998; Hunt, 1999).

De manera general se conoce que las cactáceas son plantas de crecimiento muy lento, con ciclos de vida largos. Siendo el establecimiento de las plántulas uno de los periodos más críticos de su ciclo de vida, se ha observado que las plántulas se desarrollan preferentemente bajo la sombra de árboles o arbustos, donde al parecer encuentran un microhabitat para protegerse de la intensa radiación y de maneja implícita mantener niveles hídricos adecuados; denominándose a este fenómeno como nodricismo (Valiente-Banuet *et al.*, 1991a; Cody, 1993).

Con respecto al género *Mammillaria* en la región específicamente del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, se presentan más del 10% de las especies existentes para el mundo. Trece de ellas se consideran endémicas y aun cuando la mayoría están enlistadas en la NOM-059-SEMARNAT-2001 (Peters y Martorell, 2000), basándose en observaciones aisladas y recomendaciones intuitivas, no se cuenta con el soporte de investigación ecológica y demográfica de todas las especies (Valverde *et al.*, 1999).

La dificultad que existe para evaluar el estado de conservación de muchas especies de cactáceas y clasificarlas según los lineamientos de la norma oficial vigente en México se debe sobretodo a esta ausencia de estudios demográficos o poblacionales (Valverde *et al.*, 1999). El tamaño y el crecimiento de una población están determinados por sus procesos demográficos básicos: nacimiento, crecimiento y muerte. La estimación de estos procesos a través de estudios demográficos permite conocer el grado de estabilidad de la población en estudio. Sin embargo, las predicciones del comportamiento demográfico basadas solamente en las tasas poblacionales

de nacimientos y muertes pueden estimar la trayectoria de la población, pero no las posibles causas de su declinación. Cuando también se estudian los estadios del ciclo de vida que tienen mayor impacto en el crecimiento poblacional se tienen mejores herramientas para implementar los planes de manejo y conservación de la población en estudio (Durán y Franco, 1995). Esto involucra el uso de los modelos matriciales de proyección poblacional (Caswell, 1986), y considerando que los procesos demográficos en las plantas están determinados más por el estadio del ciclo de vida o por el tamaño que por la edad, el modelo adecuado es el de Lefkovich (Mandujano *et al.*, 2001; Rosas y Mandujano, 2002). Estos modelos también nos permiten calcular el efecto que en el crecimiento poblacional implicarían ciertos cambios en los procesos demográficos poblacionales que simulen perturbaciones o acciones de reintroducción de individuos (De Kroon *et al.*, 1986; Benton y Grant, 1999), lo cual permite una mejor eficiencia en la aplicación de los planes de manejo.

De manera ideal se buscaría que los esfuerzos de conservación se dirigieran a preservar todos los lugares que dan refugio a especies raras, amenazadas o en peligro. Sin embargo en la realidad enfrentamos consideraciones financieras que hacen de esta una estrategia imposible, especialmente por la cantidad de especies que se encuentran en la actualidad dentro de alguno de estos estatus. De ahí la necesidad de estudios que permitan determinar la probabilidad de que una población conocida de una especie de interés para la conservación pueda persistir por un intervalo de tiempo dado. El uso de métodos que ayuden a dar respuesta cuantitativa a este cuestionamiento es lo que se conoce como análisis de viabilidad poblacional. Para ampliar su definición, el término análisis de viabilidad poblacional (PVA por sus siglas en inglés) se refiere al uso de métodos cuantitativos para predecir la situación en el futuro de una población o conjunto de poblaciones de una especie de interés (Morris *et al.*, 1999; Akcakaya, 2000; Schwartz and Brigham, 2003).

Entre los componentes necesarios para determinar la viabilidad de una población de plantas se encuentran conocer los factores que afectan la abundancia y densidad de la especie (Schemske *et al.*, 1994), incluyendo aspectos de germinación y establecimiento de plántulas (Del Castillo, 1988; Godínez, 1991; Ruedas *et al.*, 2000) y la distribución espacial de las poblaciones (Aguar y Sala, 1999). Esta información debe permitir un análisis detallado de las causas que amenazan la

persistencia de una especie, así como la planeación de estrategias para su conservación a largo plazo (Valverde *et al*, 1999).

En la presente tesis se analizó la dinámica poblacional de *Mammillaria supertexta* Mart. ex Pfeiff. Esta especie se distribuye únicamente en cinco localidades de la región de Tehuacán-Cuicatlán, dos dentro del estado de Oaxaca y tres en la porción poblana del Valle (Peters y Martorell, 2000). Es utilizada principalmente con fines ornamentales y hay evidencia de su cultivo a partir de semillas en Estados Unidos y Europa, donde tiene una gran aceptación, sin embargo no existe registro de permiso de colecta de frutos o semillas con ese fin (Nobel, 1998). Hasta la fecha no se han hecho estudios ecológicos detallados en ninguna de las poblaciones dentro del área de distribución, siendo quizá la razón por la cual no aparece aún en la norma oficial vigente (SEMARNAT, 2002), a pesar de que es una especie con alta susceptibilidad considerando una declinación continua en el número de individuos (Peters y Martorell, 2000), situación que muestra la necesidad de tomar medidas que conduzcan a la protección de la especie, para lo cual es fundamental el conocimiento de su dinámica poblacional así como los factores que afectan sus procesos demográficos.

1.1. Objetivos

1.1.1. Objetivo general

Analizar la dinámica poblacional de *Mammillaria supertexta*, especie endémica al Valle de Tehuacán-Cuicatlán.

1.1.2. Objetivos específicos

- 1) Determinar el patrón de distribución espacial y la densidad poblacional de *Mammillaria supertexta* en el área de estudio.
- 2) Evaluar la cobertura de las especies vegetales que acompañan a *Mammillaria supertexta* en el área de estudio.
- 3) Determinar si existe asociación positiva de *Mammillaria supertexta* con alguna especie vegetal presente en el área de estudio.
- 4) Evaluar la germinación y sobrevivencia de plántulas de *Mammillaria supertexta* bajo dos condiciones de luz (sombra y luz solar directa).
- 5) Describir las principales características demográficas de *Mammillaria supertexta* en la población bajo estudio.
- 6) Realizar un análisis de la viabilidad poblacional.

II. ANTECEDENTES

2.1. Dinámica de las poblaciones

La Ecología de Poblaciones se enfoca en el estudio de las causas que determinan la abundancia de una especie en una o varias localidades, lo que implica saber cómo y por qué el número de individuos cambia con respecto al tiempo. La población como un nivel de organización de los individuos raramente permanece estable, ya que tiende a cambiar constantemente sus propiedades, como el aumento o disminución de la densidad poblacional, natalidad, sobrevivencia, estructura de edades, tasa de crecimiento, etc. La proporción de estos cambios está en función de la medida que los organismos se ajustan a las estaciones del año, al medio físico, a la relación con otras poblaciones y entre ellos mismos (Franco, 1990).

La familia de métodos que un investigador utiliza para el estudio de la dinámica de una población se conoce como demografía. Esta herramienta permite resumir estadísticamente parámetros como: sobrevivencia, fecundidad y el crecimiento de los individuos; que en conjunto determinan los cambios en el tamaño de las poblaciones. Por esta razón los ecólogos se inclinan por el uso de modelos demográficos, que proporcionan la posibilidad de llevar a cabo análisis de viabilidad poblacional (Franco, 1990).

2.2. Modelación de la viabilidad poblacional

La modelación poblacional y especialmente el concepto de análisis de viabilidad poblacional (PVA, por sus siglas en inglés) ha jugado un rol fundamental en el desarrollo de la Biología de la Conservación (Brigham and Thomson, 2003). Algunos autores han sugerido que el PVA debería ser concebido de manera primaria como una herramienta para responder preguntas acerca de la viabilidad relativa (e. g. rangos de probabilidades de extinción entre múltiples poblaciones) o la importancia de diferentes factores limitantes o alternativas de manejo para el crecimiento poblacional, en vez de una forma de predecir el destino de una población (Beissinger and Westphal, 1998; Groom and Pascual, 1998; Fieberg and Ellner, 2000; Coulson *et al.*, 2001).

Las primeras aplicaciones de PVA estuvieron enfocadas en el uso de modelos demográficos para identificar los tamaños mínimos para la viabilidad de una población, pero el término abarca un rango de posibilidades mayor (Beissinger and Westphal, 1998). Típicamente, el PVA involucra el desarrollo de modelos para responder a cuestionamientos acerca del riesgo de extinción que enfrenta una o más poblaciones o la exploración de factores que influyen la persistencia poblacional (Brigham and Thomson, 2003).

Los enfoques del PVA se han clasificado con base en una variedad de características, incluyendo si son analíticos o basados en simulaciones, determinísticos o estocásticos, y si se estructuran espacialmente o no (Beissinger and Westphal, 1998; Groom and Pascual, 1998). En primer término, los PVA más simples son los modelos no estructurados, que describen cambios en el tamaño total de una población o en una fracción de la población como podrían ser todas las hembras. Esta clase de modelos no toman en cuenta las diferencias en mortalidad o reproducción entre individuos de la población y frecuentemente se basan en datos que provienen de conteos poblacionales en una serie de tiempo. Posteriormente se encuentran los modelos estructurados en edad o estado que incorporan la variabilidad entre individuos de diferentes edades o en plantas más comúnmente en tamaños. Estos modelos usan información de la mortalidad y reproducción de los individuos en diferentes clases de edad o tamaño para predecir el crecimiento poblacional o su persistencia. Tanto los modelos no estructurados como los estructurados según el estado son típicamente aplicados en poblaciones simples (únicas). Una tercera variedad, la modelación estructurada espacialmente, ha sido usada para calcular la viabilidad en múltiples poblaciones o en habitats conectados (Brigham and Thomson, 2003).

2.2.1. Modelos estructurados en estados

Los modelos usados de manera común en PVA, especialmente en plantas, son los modelos matriciales estructurados en estado. Al contrario de los modelos no estructurados, los modelos matriciales contabilizan las diferencias en los índices de reproducción y mortalidad entre individuos de diferentes edades o tamaños (Menges, 2000; Brigham and Thomson, 2003).

Como resultado este tipo de modelos pueden incluir mayor realidad biológica, por ejemplo la presencia de individuos reproductivamente inmaduros en la población, o la menor mortalidad y mayor reproducción entre los individuos más grandes. Incluir esta realidad biológica requiere de una colecta de datos más intensiva: regularmente censos espaciados para la marcación de individuos, siguiendo su mortalidad y reproducción. Los índices vitales son usados para calcular las probabilidades de transición que pueden ser resumidas en forma matricial como el número de individuos en cada categoría que cambian de un año al siguiente (Brigham and Thomson, 2003).

Las herramientas del álgebra de matrices nos permite generar un rango predictivo del crecimiento y la estructura poblacional (Caswell, 2001). Los modelos matriciales predicen la tasa de crecimiento poblacional determinística a largo plazo, λ , la distribución estable de estados de la población y los valores reproductivos de los individuos en diferentes clases de estado. Los modelos matriciales generan a corto plazo tasas de transición de la dinámica poblacional además de la tasa de equilibrio de crecimiento población. Quizá lo más importante es que los modelos matriciales nos permiten cuantificar la influencia de los cambios en los índices vitales sobre el crecimiento poblacional a través del análisis de sensibilidad. Por esta razón, estos modelos pueden ser herramientas poderosas para explorar los efectos de diferentes estrategias de manejo sobre la viabilidad poblacional (Brigham and Thomson, 2003).

2.2.1.1. Desarrollo de un modelo matricial

El primer paso a seguir para la construcción de un modelo matricial es la definición del gráfico del ciclo vital para el organismo de estudio (Figura 1). Dicho gráfico estructura a los individuos de la población en categorías de tamaño para el caso de plantas y tiene que describir adecuada y detalladamente la demografía de la especie de la población analizada para poder aplicar los teoremas algebraicos a la matriz de transición (Picó, 2002; Brigham and Thomson, 2003).

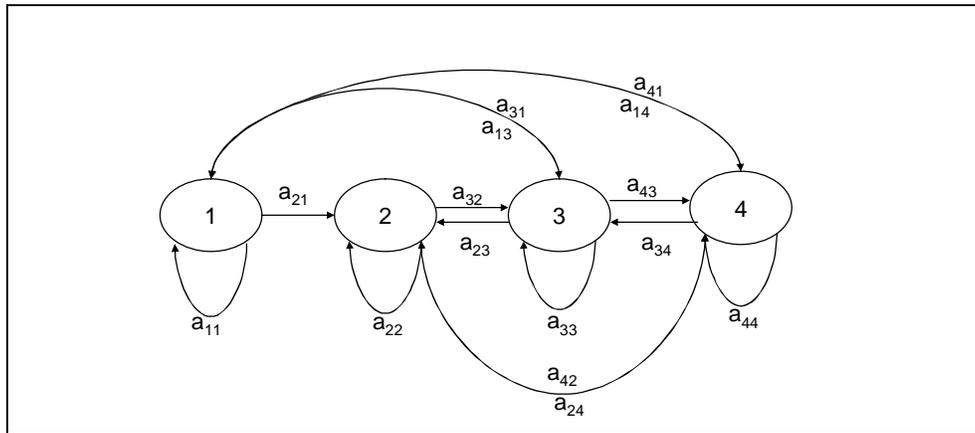


Figura 1. Ejemplo de un gráfico de ciclo vital de una planta. Los círculos corresponden a las categorías de tamaños y las flechas a las transiciones entre las categorías indicadas por subíndices.

Una de las decisiones básicas para la construcción de un modelo matricial es como dividir a la población en las diferentes categorías. Usar un número pequeño de categorías puede llevar a unir en una sola categoría a individuos cuyos índices vitales varían sustancialmente, repercutiendo además en permitir transiciones biológicas no realistas. Por otro lado, al incrementar el número de categorías se reduce el tamaño de la muestra para estimar los índices vitales y sus varianzas. Han sido propuestos varios enfoque formales para determinar los límites en las categorías (Vandermeer, 1978; Moloney, 1986) sin embargo la mayoría de los estudios usan puntos de inflexión que son vistos razonablemente desde el punto de vista biológico (Brigham and Thomson, 2003) .

Para construir la matriz de proyección es necesario transformar los datos crudos en índices vitales para cada categoría especificada e incorporarlos a un formato de matriz. Todas las matrices de proyección, que consideran el tipo de clasificación mencionado, tienen la forma:

$$\begin{array}{c}
 \text{A LA CLASE} \\
 1 \\
 2 \\
 3 \\
 4
 \end{array}
 \begin{bmatrix}
 \text{DE LA CLASE} \\
 1 & 2 & 3 & 4 \\
 a_{11} & a_{12} & a_{13} & a_{14} \\
 a_{21} & a_{22} & a_{23} & a_{24} \\
 a_{31} & a_{32} & a_{33} & a_{34} \\
 a_{41} & a_{42} & a_{43} & a_{44}
 \end{bmatrix}$$

Cada entrada de la matriz (a_{ij}) tiene dos subíndices, el primero indica su fila y el segundo su columna en la matriz. Una entrada corresponde al índice anual de la transición de la clase indicada por la columna a la clase indicada por la fila (Morris *et al.*, 1999; Picó, 2002). Las entradas corresponden a dos tipos de datos. Por una parte, la fecundidad media de todos los individuos de cada categoría durante el mismo intervalo de tiempo, las cuales se localizan en la primera fila de la matriz por que ellas representan la contribución de las clases de adultos a la clase de semillas (si forman bancos de semillas) o plántulas, que por convención es la número 1. Por otra parte, la probabilidad media de todos los individuos incluidos en una categoría determinada de permanecer en la misma categoría o cambiar a otra categoría dentro del intervalo de tiempo seleccionado, por ejemplo: a_{23} , a_{33} , y a_{43} representan la fracción de individuos de la clase 3 que retroceden a la clase 2, permanecen con el mismo tamaño y crecen formando parte de la clase 4 en un año, respectivamente (Morris *et al.*, 1999).

La notación del modelo general de la matriz de proyección poblacional se expresa como: $A n_t = n_{t+1}$, donde n_t es un vector que representa la abundancia de los individuos en las categorías en el tiempo t . A es una matriz cuadrada no negativa, que se conoce como la matriz de transiciones y n_{t+1} es un valor que describe el número de individuos en el tiempo $t+1$. El modelo general de la matriz determina el tamaño de la población después de un intervalo de tiempo, el cuál es igual al producto de la matriz A por el vector n_t (Morris *et al.*, 1999; Caswell, 2001).

El análisis algebraico de las matrices de transición se reduce a la obtención de los valores y vectores propios asociados a la matriz. Los principales estadísticos poblacionales son la tasa de crecimiento poblacional (λ), la distribución estable de categorías y el valor reproductivo de cada categoría. Estos tres estadísticos se obtienen mediante la iteración continuada de la matriz A (Caswell, 2001). Sin duda alguna, la tasa de crecimiento poblacional es el más importante de ellos pues indica si la población aumenta ($\lambda > 1$), disminuye ($\lambda < 1$) o permanece estable ($\lambda = 1$) a lo largo del tiempo. Dado el fuerte carácter determinista de λ (se asume en modelos deterministas que las condiciones ambientales no varían en el tiempo) y el error intrínseco de todo muestreo, es preferible estimar siempre sus intervalos de confianza (Picó, 2002).

En un ambiente en condiciones constantes, la proporción de individuos de las diferentes categorías de tamaño de la población tienden a una distribución estable; así la estructura estable de tamaños se alcanza cuando las iteraciones de la matriz son suficientes para que los valores internos de este vector se estabilicen; correspondiendo al eigenvalor derecho o w de la matriz (Caswell, 2001).

El valor reproductivo se obtiene de iteraciones de la matriz transpuesta y se define como el eigenvalor izquierdo, o v de la matriz. Este valor estima la contribución reproductiva esperada de cada categoría de tamaño para el crecimiento de la población (Caswell, 2001).

2.2.1.2. Análisis de sensibilidad y elasticidad

Los análisis de sensibilidad y elasticidad son importantes herramientas para investigar los cambios en la dinámica poblacional cuando una o más tasas vitales han sido modificadas. Por una parte, el análisis de sensibilidad es una medida absoluta de los cambios producidos en λ por una modificación en cada uno de los elementos de la matriz y se expresa en una nueva matriz de sensibilidad. Los elementos de esta matriz se pueden estimar directamente de los eigenvectores asociados a λ , como:

$$S_{ij} = \frac{\delta\lambda}{\delta a_{ij}} = \frac{v_i w_j}{M_{vw} O}$$

Donde v_i y w_j corresponden al i -ésimo y j -ésimo elemento de los eigenvectores izquierdo y derecho respectivamente; y $M_{vw} O$ describe al producto escalar de los dos eigenvectores (Groenendaal *et al.*, 1988).

Por otra parte, el análisis de elasticidad cuantifica los cambios proporcionales producidos en λ originados por cambios proporcionales en cada uno de los coeficientes de la matriz, y se expresa en una nueva matriz de elasticidades, definida como:

$$e_{ij} = \frac{a_{ij} \delta\lambda}{\lambda \delta a_{ij}} = \frac{a_{ij}}{\lambda} (\delta_{ij})$$

Es decir, dividiendo cada una de las entradas de la matriz original (a_{ij}) entre λ y después multiplicando este resultado por la entrada correspondiente de la matriz de sensibilidades (δ_{ij}). Debido a que la sumatoria de las elasticidades siempre es igual a la unidad ($\sum e_{ij} = 1$) cada uno de los valores de elasticidad (e_{ij}) corresponde a cada una de las entradas (a_{ij}) de la matriz original y por consiguiente su contribución al valor de λ (De Kroon *et al.*, 1986).

2.3. *Mammillaria supertexta* (Cactaceae)

La familia Cactaceae está integrada por plantas adaptadas a condiciones de temperatura extrema, por lo que generalmente son suculentas; en la mayoría de las especies las hojas están ausentes o modificadas a manera de espinas; poseen tallos fotosintéticos que han desarrollado diversos portes, como columnares, globosos, cilíndricos, aplanados, etc. El metabolismo ácido-crasuláceo (CAM) les permite optimizar la incorporación de CO₂ con baja pérdida de agua. Su característica principal es la presencia de aréolas, estructuras de regeneración y crecimiento que se localizan en la base de las espinas. De las aréolas se originan espinas, flores, frutos, ramas y raíces. Sus flores tienen forma de tubo o campana generalmente coloridas. Sus frutos pueden ser secos, semisecos o jugosos; lisos o con espinas (Arreola-Nava; 1997; Ezcurra, 1997; Reyes *et al.*, 2004).

Las cactáceas agrupan alrededor de 100 géneros y 1500 especies (Hunt, 1999). Se distribuyen a lo largo del continente americano, desde Columbia Británica y Alberta, Canadá, hasta Patagonia, cerca del extremo sur de Sudamérica (Bravo-Hollis and Scheinvar, 1995). México concentra la mayor diversidad con 50 géneros y 550 especies (Hernández y Godínez, 1994), de las cuales 112 se encuentran distribuidas en el estado de Oaxaca (Hernández *et al.*, 2004).

En el Valle de Tehuacán-Cuicatlán se encuentran ochenta y una especies de cactáceas, el grado de endemismo es alto, con 20 especies (25%) exclusivas del valle (Arias *et al.*, 1997). Sin embargo, el endemismo es más notable dentro del género *Mammillaria*, representado por trece especies (40% de las especies de este género): *M. crucigera*, *M. dixanthocentron*, *M. duoformis*, *M. hernandezii*, *M. huitzilopochtli*, *M. kraehenbuehlii*, *M. napina*, *M. pectinifera*, *M. solisioides*, *M. sphacelata*, *M. tepexcensis*, *M. varieaculeata* y *M. supertexta* (Peters y Martorell, 2000).

Mammillaria supertexta Mart. ex Pfeiff. es una planta simple, ocasionalmente cespitosa; sus tallos miden entre 5.0 a 10.0 (-16.0) cm de alto y 5.0 a 8.0 cm de ancho, son subglobosos o cortamente cilíndricos, con jugo lechoso; los tubérculos miden de 5.0 a 7.0 mm de largo, con una base de entre 2.9 a 3.6 mm de ancho, son de color verde claro, en las axilas presentan lana. Las aréolas miden aproximadamente 1.0 mm de largo y son de forma oval. Esta especie tiene de 14 a 27 espinas radiales, que miden entre 2.0 a 3.0 mm de largo, son rígidas, radiadas y blancas. Tiene de 0 a 4 espinas centrales, que miden de 1.0 a 5.7 mm de largo, son aciculares, ascendentes, rectas, rectas, no uncinadas, blancas, después pardo rojizas, y con el ápice de color negro.

Las flores de *Mammillaria supertexta* miden entre 1.0 a 1.3 cm de largo y son de forma campanulada; los tépalos externos miden entre 4.3 a 7.8 mm de largo, 0.8 a 1.4 mm de ancho, son de forma lanceolada, con la base de color amarillo-verdosa, el ápice acuminado de color rosa púrpura y el margen amarillo-pardo; los tépalos internos miden de 8.0 a 8.3 mm de largo, 1.3 a 1.5 mm de ancho, son lanceolados, tienen el ápice acuminado, de color rosa púrpura y margen rosa; los estambres miden de 3.9 a 5.5 mm de largo y tienen filamentos de color blanco; el estilo mide entre 6.5 y 9.0 mm de largo, es de color blanco-amarillo, con 4 a 5 lóbulos del estigma de color verde. Los frutos son claviformes de color rojo y miden entre 1.1 y 1.5 cm de largo por 2.8 a 3.6 mm de ancho; las semillas miden entre 0.7 y 0.8 mm de largo, son reniformes, pardo claras, con testa foveolada y paredes celulares ligeramente sinuosas. Habita en el bosque tropical caducifolio, sobre suelo calizo, en elevaciones de 600 a 1000 m. Florece entre enero y mayo (Arias *et al.*, 1997).

III. METODOLOGÍA

3.1. Zona de estudio

El Valle de Tehuacán-Cuicatlán es una región semiárida ubicada en los límites de los estados de Oaxaca y Puebla, en realidad, está constituido por una serie de valles rodeados de serranías. De los valles que conforman la región los más importantes son el de Tehuacán y el de Cuicatlán, los cuales son considerados dentro de la cuenca alta del río Papaloapan. El Valle de Cuicatlán se encuentra limitado al Sureste por la Sierra Juárez y al noroeste por la Sierra de la Mixteca, las zonas más altas alcanzan los 2500 msnm (Miranda, 1948).

El trabajo se llevó a cabo en la localidad de Santiago Quiotepec, una agencia municipal de Cuicatlán (Figura 2); tiene una superficie de 543.50 km²; colinda al norte con los municipios de Santa María Ixcatlán, Santa María Tecomavaca y Cuyamecalco Villa de Zaragoza, al sur con los municipios de Santiago Nacaltepec, Santiago Huaucilla, San Pedro Cantaros Coxcaltepec, al este con los municipios de Concepción Pápalo, Santos Reyes Pápalo, San Juan Tepeuxila y San Juan Bautista Atlatlahuaca y al oeste con los municipios de Santa María Apazco, San Pedro Jaltepetongo, Valerio Trujano, San Pedro Jocotipac, San Miguel Huautla y Santa María Ixcatlán (INEGI, 1993). El lugar de estudio se encuentra a 650 msnm, en una pendiente superior al 60%, en exposición Este (INEGI, 2001a).

En el estudio realizado por Miranda (1948) se registra que en el Valle de Cuicatlán se encuentran las siguientes asociaciones vegetales: bosque bajo espinoso de hojas caedizas, bosque bajo de hojas medianas caedizas, matorral espinoso, cardonales (bosques de *Pachycereus weberi*), tetecheras (bosques de *Neobuxbaumia tetetzo*), quiotillales (bosques de *Escontria chiotilla*), cucharales (dominados por *Acacia cymbispina*) y quebrachales (con dominancia de *Acacia unijuga*). En la clasificación por tipos de vegetación que efectúan Miranda y Hernández X. (1963) para todo el territorio mexicano, mencionan que en el Valle de Cuicatlán se presentan la selva baja caducifolia, la selva baja caducifolia espinosa y el conjunto de asociaciones de cactáceas columnares ya mencionadas anteriormente.

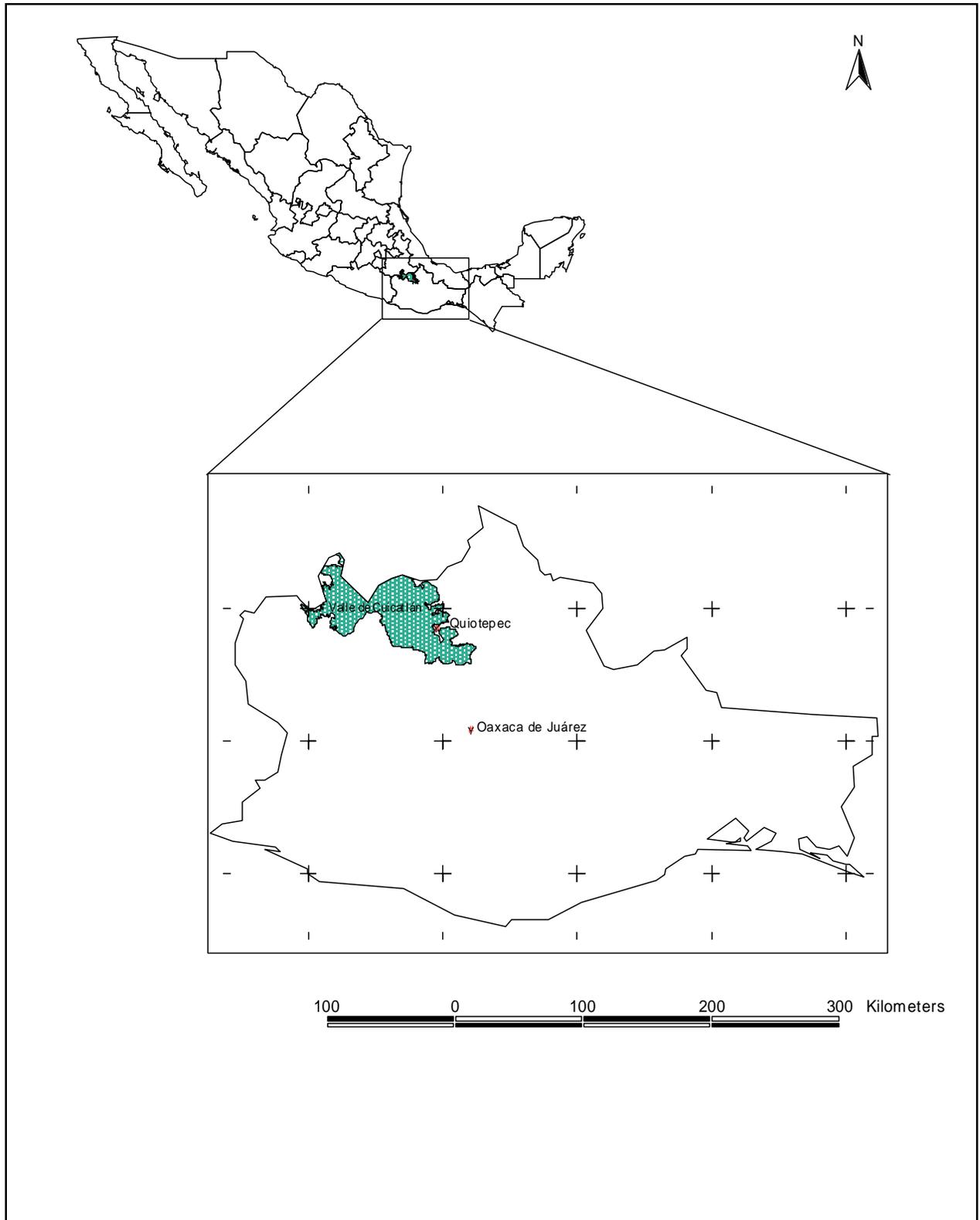


Figura 2. Localización de la zona de estudio.

De acuerdo con los datos reportados por la estación climatológica de Quiotepec en los últimos diez años, la temperatura promedio anual fue de 26°C, la temperatura máxima promedio registrada fue de 33.7°C, la temperatura mínima promedio de 18.2°C y la precipitación anual promedio de 507.06 mm, que se concentra en el verano. Cabe destacar que es común que se presenten años bastante secos (en 2004 se registro sólo 355.4 mm de lluvia) y años con precipitación mayor (como en 1999, 2000 y 2005 que registraron más de 600 mm de lluvia cada uno) (CNA, 2005) (Figura 3).

El suelo en el sitio donde se encuentra la población de *Mammillaria supertexta* bajo estudio es de tipo Regosol calcarico (INEGI, 2001b) y de acuerdo con el análisis realizado se determinó que su textura es franco arenosa (arena 55.68%, arcilla 5.04% y limo 39.28%), con pH ligeramente básico (7.78), altas concentraciones de Fósforo (12.100 mg/Kg) y Calcio (90.706 meq/100g), una baja concentración de Potasio (0.435 meq/100g), dentro del rango normal de porcentaje de Nitrógeno (0.054) y rico en materia orgánica (1.087 %).

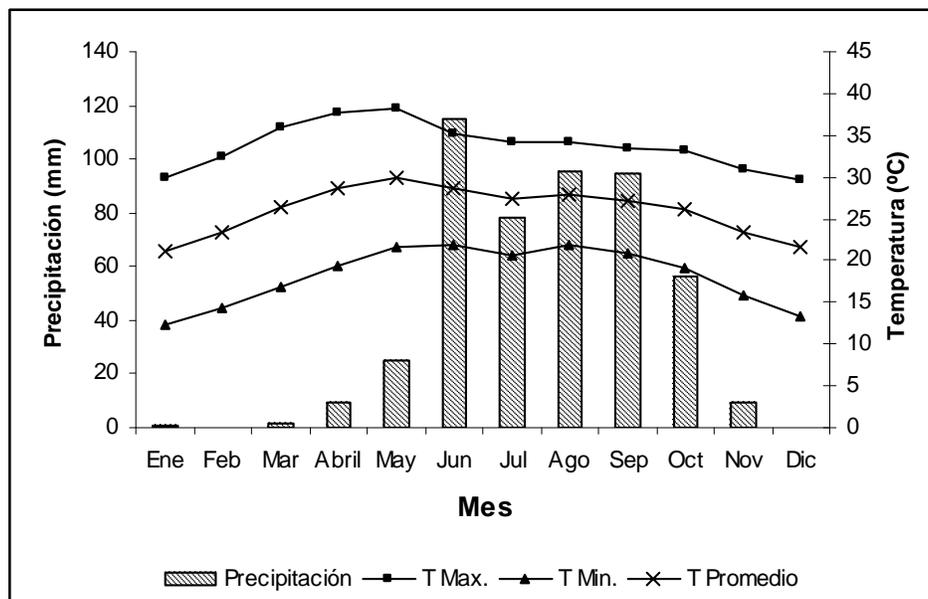


Figura 3. Promedio mensual de precipitación y temperatura durante el período de 1995 a 2005. Fuente: CNA. Estación climatológica de Quiotepec, Cuicatlán Oaxaca. 1995-2005.

3.2. Muestreo poblacional

Se realizaron recorridos de campo a los lugares reportados en los herbarios y la literatura con presencia de la especie, para cotejar la existencia de la misma. En el área de estudio se registraron las condiciones generales, en el aspecto biótico destacan: el tipo de vegetación, principales especies acompañantes, densidad de la especie en estudio; en el aspecto abiótico la altitud, pendiente y los registros de la estación meteorológica cercana.

La delimitación del sitio para la ubicación de los muestreos permanentes de la población en estudio y poder ubicar a cada individuo en la muestra se realizó mediante el marcaje de tres parcelas (10m X 15m – 10m X 15m – 5m X 20.25m) en el mes de febrero del año 2006, la condición de la pendiente determinó las dimensiones de dichos transectos que en total abarcan una superficie de 401.25 m². Se localizaron todos los individuos de *Mammillaria supertexta* en el área, asignándoles coordenadas en los dos ejes de cada una de las parcelas, y se midió la altura de cada uno con la ayuda de un vernier. Los mapas generados permitieron la relocalización de las plantas a lo largo del estudio (hasta febrero de 2007, para cuantificar la producción de frutos y para registrar los datos demográficos).

3.3. Patrón de distribución espacial y densidad poblacional de *Mammillaria supertexta*

Los mapas de localización generados en el muestreo poblacional se tomaron como base para determinar la densidad de la especie en estudio así como para el análisis del patrón espacial. La densidad se define como el número de individuos de una especie por unidad de área (Franco *et al.*, 1985). Para analizar el patrón espacial se utilizó el índice de agregación de David y Moore (1954 citado por Piñero, 1976), conocido también con el nombre de índice de varianza/media, estimado a partir del conteo del número de individuos presentes en cuadros muestrales de diferentes tamaños. Este índice es sensible al tamaño del cuadro lo que define que al utilizar varios tamaños de cuadro es posible detectar la escala espacial a la que se presentan distintos patrones de distribución.

El índice de agregación se calculó mediante la siguiente fórmula: $ID = S^2 \div \bar{X}$

Donde S^2 es la varianza del número de individuos encontrados en cada cuadro y \bar{X} es la media del número de individuos por cuadro. Cuando ID es menor a uno se considera que el patrón espacial es regular; si ID es mayor a uno se tiene un patrón agregado y cuando ID es igual a uno se asume que el patrón espacial es al azar. Si se calcula el ID para la misma muestra, subdividiéndola en tamaños de cuadros diferentes, entonces se puede determinar la escala espacial a la que se presenta la agregación en el caso de distribuciones agregadas. En cada tamaño de cuadro de muestreo se realizó la prueba de bondad de ajuste de X^2 propuesta por Ludwig y Reynolds (1988) para determinar la significancia de la distribución espacial. Utilizando la siguiente fórmula: $X^2 = \left(\frac{S^2}{\bar{X}} \right) (n - 1)$, donde n es el número de cuadros. El valor calculado fue comparado con el valor de X^2 de tablas con n-1 grados de libertad y un rango de α de 0.025-0.95.

Este procedimiento se realizó con dos variantes: primero se tomaron en cuenta a el total de los individuos de la especie que fueron considerados en el seguimiento permanente (258 individuos) y en un segundo análisis se dividió en dos la muestra considerando la altura de los individuos (individuos ≤ 4 cm de altura e individuos >4 cm de altura).

3.4. Cobertura de las especies vegetales acompañantes y análisis de asociación.

La cobertura de cada una de las especies vegetales que acompañan a *Mammillaria supertexta* se estimó como la proporción de terreno ocupado por la proyección perpendicular de las partes aéreas de los individuos de la especie considerada y se expresa como porcentaje de la superficie total (Matteucci y Colma, 1982). En cada una de las tres parcelas delimitadas para el muestreo poblacional de *Mammillaria supertexta* se ubicó a cada una de las plantas perennes presentes y se registraron dos medidas de diámetro de copa, se colectaron ejemplares botánicos los cuales fueron herborizados y posteriormente identificados.

Para determinar si existe asociación de *Mammillaria supertexta* con alguna de las especies vegetales presentes en las parcelas de muestreo se realizó una prueba de X^2 , para lo cual fue necesario construir una matriz de presencia-ausencia de las especies vegetales registradas en cada uno de los cuadros de 5 m² en que se dividieron las parcelas. La proporción de cuadros en los que confluye *Mammillaria supertexta* con alguna de las 23 especies acompañantes se obtuvo con la siguiente fórmula de X^2 , propuesta por Kenneth (1976):

$$\chi^2 = \frac{(ad - bc)^2 n}{(a + b)(a + c)(b + d)(c + d)}$$

El valor calculado fue comparado con el valor de X^2 de tablas con un grado de libertad y α de 0.95. Se consideró que si el valor calculado era mayor al esperado había una asociación positiva. En forma cuantitativa la asociación entre especies se obtuvo con el coeficiente de asociación propuesto por Krebs (1985), el cual es expresado de la siguiente forma:

$$C.A = \frac{ad - bc}{\sqrt{(a + b)(a + c)(b + d)(c + d)}}$$

Donde: a= Número de cuadros con presencia de ambas especies, b= Número de cuadros con presencia de la especie X solamente, c= Número de cuadros con presencia de *Mammillaria supertexta* solamente, d=Número de cuadros con ninguna de las dos especies y n= Número total de cuadros.

3.5. Pruebas de germinación

Los aspectos de germinación retoman singular importancia en una especie como *Mammillaria supertexta*, la cual no presenta de manera general reproducción asexual (tienen hábito de crecimiento simple, y solamente ocasionalmente cespitoso) y tiene una limitada área de distribución.

Con el material botánico colectado en la zona en estudio, se realizaron pruebas de germinación con semillas de *Mammillaria supertexta*. Las pruebas de germinación incluyeron la colecta en campo de 49 frutos maduros, provenientes de 40 individuos (la colecta se llevó a cabo fuera de las parcelas delimitadas para el seguimiento demográfico de los individuos, con el fin de no

interferir en el reclutamiento natural); posteriormente en el laboratorio se hizo la abertura de los frutos así como la extracción y lavado de las semillas. Las 1800 semillas secas, previo etiquetado, se guardaron en frascos de vidrio, en oscuridad y a temperatura ambiente, hasta que se emplearon.

Las pruebas de germinación se hicieron con dos variables de control, la variable luz estuvo representada por cuatro niveles (difusa en cámara de germinación, difusa bajo arbusto en las instalaciones del Jardín Botánico Regional “Cassiano Conzatti”, directa a la intemperie en las instalaciones del mismo Jardín y oscuridad generada por medio de una cubierta permanente con papel aluminio), en tanto que la variable sustrato se representó con tres niveles (papel filtro, arena y suelo proveniente del área de estudio), las unidades experimentales fueron cajas de Petri con 30 semillas cada una. La cámara de germinación donde fueron incubados los tratamientos respectivos fue programada con un fotoperiodo de 12 horas. En total el experimento de germinación se realizó con diez tratamientos, cada uno con las repeticiones indicadas en el cuadro 1.

Cuadro 1. Tratamientos de germinación llevados a cabo con semillas de *Mammillaria supertexta* colectadas en el año 2006.

	Luz				
	Difusa A	Difusa B	Directa	Oscuridad	
Sustrato	Papel filtro				
		<i>5 repeticiones</i>	<i>5 repeticiones</i>	<i>5 repeticiones</i>	<i>5 repeticiones</i>
	Arena				
		<i>10 repeticiones</i>	<i>5 repeticiones</i>	<i>5 repeticiones</i>	
	Suelo				
		<i>10 repeticiones</i>	<i>5 repeticiones</i>	<i>5 repeticiones</i>	

Donde: Difusa A, corresponde a cámara de germinación. Difusa B, fue bajo arbusto en las instalaciones del Jardín Botánico Regional “Cassiano Conzatti”. Directa fue a la intemperie en las instalaciones del Jardín Botánico Regional “Cassiano Conzatti”.

Cada unidad experimental se revisó diariamente para cuantificar el número de semillas germinadas (radícula visible). Los datos fueron tomados por 45 días y en base a estos se calculó el porcentaje de germinación total y la tasa de germinación. Para determinar si existió diferencia estadística significativa entre los tratamientos se realizó un análisis de varianza de una vía mediante el uso del paquete estadístico JMP (JMP, 1995), previa normalización de la proporción de las semillas germinadas en cada uno de los tratamientos mediante el calculo del arco seno (Godínez-Alvarez and Valiente-Banuet, 1998; Ramírez-Padilla and Valverde, 2005; Flores *et al.*, 2006).

3.6. Sobrevivencia

A nivel de plántulas se evaluó la sobrevivencia ante dos condiciones de luz (luz difusa y luz solar directa). Los tratamientos de luz solar directa se ubicaron a la intemperie dentro del Jardín Botánico Regional "Cassiano Conzatti" del CIIDIR-IPN-Oaxaca, los de luz difusa bajo arbustos y bajo techo en el vivero del mismo Jardín Botánico. Cabe aclarar que los climas son similares en las zonas de establecimiento donde se encuentra presente la especie (en campo) y donde se ubica el CIIDIR-IPN-Oaxaca. Como sustratos se utilizaron arena y el suelo del área de estudio, estos materiales fueron previamente homogeneizados y esterilizados en un horno de microondas, que de acuerdo con Rojas-Aréchiga y Benítez-Rodríguez (1999) es la mejor vía de esterilización del sustrato.

En total el experimento de sobrevivencia de plántulas se realizó con siete tratamientos (Cuadro 2). Para el tratamiento numero uno las plántulas utilizadas tenían un mes de edad y en los seis tratamientos restantes las plántulas empleadas tenían dos meses de edad. Las plántulas mencionadas en segundo termino fueron las que se obtuvieron durante el desarrollo de las pruebas de germinación, mismas que fueron aclimatadas durante un mes, adicional al periodo de germinación, dicha aclimatación consistió en destapar las cajas y el espaciar el periodo del riego, Las unidades experimentales fueron cajas de Petri con 15 a 29 plántulas cada una, la diferencia se debe a que no se quiso trasplantar a los individuos y de esta manera provocarles algún grado de stress que interfiriera en los resultados.

Cuadro2. Tratamientos de sobrevivencia llevados a cabo con plántulas de *Mammillaria supertexta*.

		Edad de las plántulas			
		1 mes	2 meses		
		Luz			
		Directa	Directa	Difusa A	Difusa B
Sustrato	Arena				
			5 repeticiones	5 repeticiones	5 repeticiones
	Suelo				
		5 repeticiones	5 repeticiones	5 repeticiones	5 repeticiones

Donde: Directa corresponde a la intemperie en las instalaciones del Jardín Botánico Regional “Cassiano Conzatti”. Difusa A, corresponde a bajo arbustos en las instalaciones del mismo Jardín. Difusa B, corresponde a bajo techo en el vivero del Jardín Botánico Regional “Cassiano Conzatti”.

Las unidades experimentales se revisaron cada semana, contabilizándose el número de plántulas sobrevivientes por tratamiento. Los datos de sobrevivencia fueron comparados usando un modelo lineal general donde la variable dependiente fue el logaritmo natural del porcentaje total de plántulas sobrevivientes a un tiempo determinado y las variables independientes fueron el tiempo en semanas (t) y el cuadrado del tiempo en semanas (t^2) (Valiente-Banuet and Ezcurra, 1991; Flores-Martínez, 1995). El modelo fue ajustado por medio del paquete estadístico JMP (JMP, 1995):

$$\ln N_t = a - b t + c t^2$$

donde N_t es el número de plántulas sobrevivientes al tiempo t , $a = \ln N_0$ (Número inicial de plántulas), b es un parámetro que describe cómo la tasa inicial se incrementa (si $b < 0$) o disminuye (si $b > 0$) con el tiempo y el parámetro cuadrático $c = b/2$ es una medida de la intensidad con que la tasa de mortalidad varía con el tiempo. Si $c < 0$, la mortalidad inicial tiende a incrementar con el tiempo y el modelo describe una curva de sobrevivencia tipo I. Si $c > 0$, la mortalidad inicial tiende a disminuir con el tiempo y el modelo describe una curva de sobrevivencia tipo III (Figura 4).

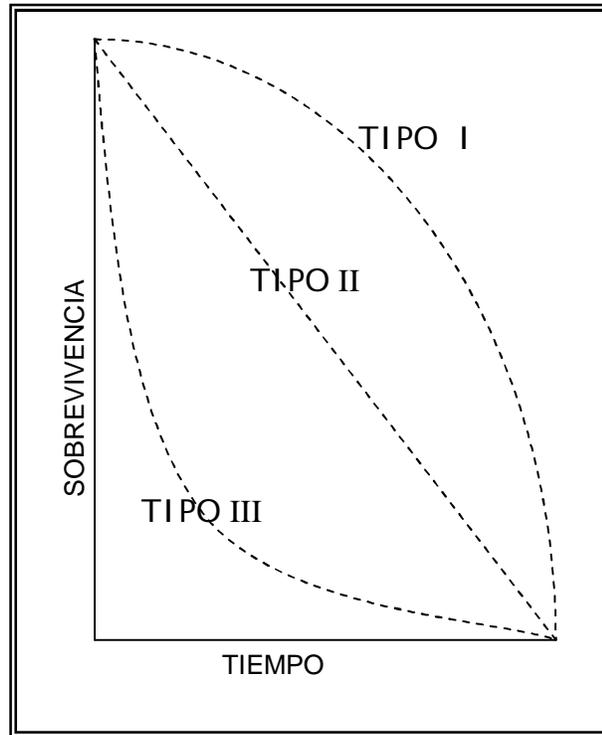


Figura 4. Tipos de curvas de supervivencia propuestos por Pearl (1928). En la curva tipo II la mortalidad es constante; en la curva tipo I la mortalidad aumenta con el tiempo; en la curva tipo III la mortalidad disminuye con el tiempo.

3.7. Análisis demográfico

3.7.1. Subdivisión de la población en categorías de tamaño

El análisis demográfico se hizo mediante un modelo matricial de proyección poblacional de tipo Lefkovitch. Considerando un número de individuos suficiente para calcular transiciones confiables, y con el objeto de generar la mayor resolución demográfica posible, se eligieron las categorías tomando en cuenta la altura a la cual los individuos comienzan a reproducirse (2.6 cm), dividiendo a los individuos no reproductivos en plántulas (con menos de 0.4 cm) y juveniles, y dividiendo a los individuos potencialmente reproductivos en tres categorías en función de la relación existente entre su probabilidad de reproducirse y su altura. Las cinco categorías utilizadas en este trabajo se muestran en el cuadro 3.

Cuadro 3. Categorías de tamaño utilizadas para el análisis de la dinámica poblacional de *Mammillaria supertexta*.

Categoría	Altura (cm)	Características
Individuos no reproductivos		
1	0.1 – 0.3	Plántulas
2	0.4 – 2.5	Juveniles
Individuos potencialmente reproductivos		
3	2.6 -6.0	
4	6.1 -9.0	Adultos
5	≥ 9.1	

3.7.2. Probabilidades de transición

Los individuos marcados durante el muestreo poblacional de forma permanente, se localizaron en los mapas elaborados utilizando coordenadas rectangulares x , y . Todos los valores numéricos del tiempo t (2006) al tiempo $t+1$ (2007) son datos de la matriz de crecimiento de la población \mathbf{A} , donde algunos valores representan la probabilidad de que un individuo en el estadio i al tiempo t , ingrese a la categoría j inmediata superior (crezca) o inferior (retrogresión) al tiempo $t+1$, otros valores indican cuántos sobreviven y permanecen en el mismo estadio en el transcurso de ese tiempo y otros expresan el número de nacimientos de cada estadio; es decir, en cada estadio se estimó la fecundidad promedio, en base a la contribución de un individuo promedio de cada categoría al estadio de plántula, la probabilidad de sobrevivencia y crecer hasta pasar al siguiente estadio, la probabilidad de sobrevivencia permaneciendo en el mismo estadio y la probabilidad de sobrevivencia observando una disminución en su tamaño que genera un retroceso.

3.7.3. Estimación de la fecundidad y transición del estadio de plántula a juvenil.

Para estimar la fecundidad (número promedio de descendientes producidos por planta durante la temporada de reproducción) se llevaron a cabo los siguientes pasos: a) se obtuvo el promedio de semillas por fruto, tomando en cuenta una muestra aleatoria 49 frutos, provenientes de 40 individuos (cada uno de las plantas fue medida con un vernier y los frutos fueron etiquetados con el fin de marcar su origen), b) este promedio se multiplicó por el número de frutos producidos por los individuos en la categoría respectiva, de tal forma que se obtuvo el número total de semillas producidas por la categoría, c) el valor generado en el inciso b se dividió entre el número total de individuos presentes en dicha categoría, con lo que se estimó el número de semillas promedio que corresponden a cada individuo. d) Este dato se multiplicó por la probabilidad de germinación (promedio de los cuatro porcentajes finales de germinación obtenidos en los tratamientos bajo la condición de luz difusa, cámara de germinación y bajo sombra de arbusto, y con sustrato de arena y suelo del sitio de estudio).

La probabilidad de transición de plántula a juvenil se obtuvo de los resultados de los experimentos de sobrevivencia. Se promediaron los porcentajes finales de sobrevivencia obtenidos en los tratamientos expuestos a luz directa y a luz difusa bajo arbusto con sustratos de arena y suelo del sitio de estudio.

El montaje y resultados de los experimentos de germinación y de sobrevivencia de plántulas son detallados en las secciones 3.5, 3.6 y 4.2, respectivamente.

3.7.4. Análisis matricial

Para estimar el tamaño de la población al tiempo $t+1$, el vector \mathbf{n} representa el número de individuos en cada estadio al tiempo t , y al multiplicarlo por la matriz \mathbf{A} nos indica el tamaño de la población en el tiempo $t+1$:

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

Para determinar si la población crece o disminuye se calculó lambda (λ), o tasa finita de crecimiento de la población, que es igual al eigenvalor dominante de la matriz \mathbf{A} . Este eigenvalor o lambda es igual a e^r , donde r es la tasa intrínseca del incremento poblacional.

El intervalo de confianza para la tasa de crecimiento poblacional fue calculado de acuerdo con el método analítico propuesto por Caswell (2001), en el cual la varianza se calcula como:

$$V(\lambda) = \sum_{i,j} (\delta\lambda / \delta a_{ij})^2 V(a_{ij})$$

Donde $\delta\lambda / \delta a_{ij}$ es la sensibilidad de a_{ij} y $V(a_{ij})$ es la varianza de a_{ij} .

Como las probabilidades de transiciones muestran una distribución binomial, su varianza se calculó con la siguiente fórmula:

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

La varianza de las entradas de fecundidad se calculó usando la información de la variabilidad natural de este parámetro obtenido a partir de las observaciones y los datos obtenidos en campo.

El error estándar (σ) se estimó como la raíz cuadrada de la varianza de λ . El intervalo de confianza del 95% se calculó como $\lambda \pm 2\sigma$ (Álvarez-Buylla and Slatkin, 1994).

Si se supone un ambiente constante, la proporción de individuos de los diferentes estadios de la población tienen hacia una distribución estable de tamaños. A la matriz \mathbf{A} se le calculó también su eigenvector derecho (\mathbf{w}), que representa la distribución estable de tamaños de la población:

$$\mathbf{A} \mathbf{w} = \lambda \mathbf{w}$$

El valor reproductivo de cada estadio está dado por los elementos del eigenvector izquierdo (\mathbf{v}), que se calcula empleando la matriz transpuesta, y estos valores reproductivos proporcionan una estimación de la posible contribución reproductiva de cada estadio al crecimiento poblacional.

3.7.5. Análisis de sensibilidad y elasticidad

Con el fin de identificar las categorías del ciclo de vida que más contribuyen a la dinámica de la población se realizaron los análisis de sensibilidad y elasticidad, que indican que tan sensible es la tasa de crecimiento poblacional a cambios en los procesos demográficos. La matriz de sensibilidad se obtuvo a partir de los vectores \mathbf{v} y \mathbf{w} , calculando la sensibilidad de cada entrada de la matriz, a_{ij} , como:

$$S_{ij} = \frac{v_i w_j}{M_{vw}}$$

en donde M_{vw} , conocido como el producto escalar, está dado por $\mathbf{v} \cdot \mathbf{w}'$.

La matriz de elasticidad se calculó dividiendo cada una de las entradas de la matriz de transiciones (a_{ij}) entre λ y multiplicando este resultado por la entrada correspondiente de la matriz de sensibilidades (Caswell, 2001).

3.7.6. Simulaciones numéricas del comportamiento de λ a cambios en los parámetros poblacionales

A través del análisis de sensibilidad y elasticidad se infirió el comportamiento de λ de manera teórica por efecto de diferentes escenarios de manejo de la población. Se modificaron algunos elementos (a_{ij}) de la matriz de transiciones, suponiendo variaciones en el ambiente debidas a herbivoría, clima, formas de manejo, protección, explotación de la especie y otras que pudieran afectar directamente las probabilidades de fecundidad, crecimiento y sobrevivencia de la población (Caswell, 1986). Este manejo de los datos permitió inferir la factibilidad de la supervivencia de la especie bajo distintos escenarios en el futuro; así como la propuesta de lineamientos para su conservación a largo plazo.

3.7.6.1. Fecundidad

Se realizaron modificaciones en las entradas de fecundidad para las categorías reproductivas (3, 4 y 5) de manera simultánea, en un rango de -5% hasta -95% del valor original. Las simulaciones en sentido negativo se realizaron con el objetivo de presentar un panorama de lo que podría presentarse en el campo como consecuencia de la tasa de depredación de los frutos y/o semillas o al presentarse el arrastre de las semillas por la lluvia en el suelo, que contando con un tamaño tan pequeño 0.7 y 0.8 mm de largo (Arias *et al.*, 1997) quedan sepultadas (Figura 5).

3.7.6.2. Sobrevivencia de plántulas

Las modificaciones en la entrada de la transición 1 a 2, que representa la sobrevivencia de plántulas, se efectuaron en un rango de -95% hasta +35% con respecto al valor original. Las simulaciones en sentido negativo se efectuaron con el propósito de presentar una perspectiva de lo que podría presentarse en el campo como consecuencia a cambios en las variables ambientales como aumento en la erosión del suelo, disminución de la humedad, además que el dato original

de la transición 1 a 2 fue obtenido experimentalmente y se considera una sobreestimación de lo que se esperaría observar en campo. Las simulaciones en sentido positivo se realizaron hasta alcanzar el 100% de la sobrevivencia de plántulas como un posible escenario de manejo de la población, más que suponer que las condiciones serían tan benignas como para que esto pudiera pasar de manera natural (Figura 5).

Adicional a la perturbación de la entrada en la transición 1 a 2 de la manera antes descrita se efectuaron simulaciones considerando la modificación de las entradas de fecundidad de las categorías 3, 4 y 5 de forma simultanea, en un intervalo de -5% a -95% de los valores originales de cada entrada en la matriz de transiciones (Figura 5)

a		1	2	3	4	5
	1	0.000	0.000	5.954	6.071	14.469
	2	0.730	0.778	0.032	0.000	0.000
	3	0.000	0.022	0.656	0.294	0.000
	4	0.000	0.000	0.120	0.471	0.324
	5	0.000	0.000	0.000	0.039	0.486
b		1	2	3	4	5
	1	0.000	0.000	6.267	6.391	15.230
	2	0.694	0.778	0.032	0.000	0.000
	3	0.000	0.022	0.656	0.294	0.000
	4	0.000	0.000	0.120	0.471	0.324
	5	0.000	0.000	0.000	0.039	0.486
c		1	2	3	4	5
	1	0.000	0.000	5.954	6.071	14.469
	2	0.694	0.778	0.032	0.000	0.000
	3	0.000	0.022	0.656	0.294	0.000
	4	0.000	0.000	0.120	0.471	0.324
	5	0.000	0.000	0.000	0.039	0.486

Figura 5. Ejemplo de las diferentes modificaciones realizadas al simular cambios en las entradas de fecundidad y transición 1 a 2 (sobrevivencia de plántulas). **a)** Modificación del -5% en las entradas de fecundidad para las categorías 3, 4 y 5; **b)** Modificación del -5% en la entrada de transición 1 a 2 (sobrevivencia de plántulas); **c)** De manera simultánea la modificación del -5% en las entradas de fecundidad (categorías 3, 4 y 5) y la modificación del -5% en la entrada de transición 1 a 2 (sobrevivencia de plántulas).

3.7.6.3. Permanencia en individuos juveniles y adultos

Las simulaciones por disminución en la permanencia de los individuos juveniles y adultos se efectuó en un intervalo de -1% a -50% al suponer un aumento en la tasa de mortalidad de las categorías 2, 3, 4 y 5 por el incremento de actividades antropogénicas como el pastoreo o por un incremento en la erosión de los cerros donde se encuentra la población. Adicional al cambio únicamente de las entradas de permanencia se hicieron simulaciones considerando también la disminución de la fecundidad de las categorías reproductivas (3, 4 y 5) así como disminución en la sobrevivencia de plántulas (transición 1 a 2) en un 25%, 50% y 90%. Esto último debido a que las entradas originales de fecundidad y transición 1 a 2 se obtuvieron experimentalmente y se consideran sobreestimaciones de lo podría ocurrir en campo (Figura 6).

a		1	2	3	4	5
	1	0.000	0.000	6.267	6.391	15.230
	2	0.730	0.728	0.032	0.000	0.000
	3	0.000	0.022	0.608	0.294	0.000
	4	0.000	0.000	0.120	0.422	0.324
	5	0.000	0.000	0.000	0.039	0.439
b		1	2	3	4	5
	1	0.000	0.000	4.700	4.793	11.423
	2	0.548	0.728	0.032	0.000	0.000
	3	0.000	0.022	0.608	0.294	0.000
	4	0.000	0.000	0.120	0.422	0.324
	5	0.000	0.000	0.000	0.039	0.439

Figura 6. Ejemplo de las diferentes modificaciones realizadas al simular cambios en las entradas de permanencia en individuos juveniles y reproductivos. **a)** Modificación del -25% en las entradas originales de permanencia de las categorías 2,3, 4 y 5; **b)** De manera simultánea la modificación del -25% en las entradas de permanencia (categorías 2, 3, 4 y 5) y la modificación del -25% en la entradas originales de fecundidad de las categorías reproductivas (3, 4 y 5) así como la modificación del -25% de la transición 1 a 2 (sobrevivencia de plántulas).

3.7.6.4. Crecimiento en individuos juveniles y adultos

Para simular cambios en las entradas de crecimiento para las categorías 2, 3 y 4 se modificaron las entradas de permanencia en forma correspondiente, de forma tal que la suma de las entradas de crecimiento y permanencia para cada columna fue la misma antes y después de la modificación. Las modificaciones se hicieron en un intervalo de 1% a 30%, que se esperaba se presentarían como consecuencia de variaciones en la lluvia y la temperatura que impactarían directamente en la tasa de crecimiento de los individuos. Adicional al cambio únicamente de las entradas de crecimiento y permanencia se hicieron simulaciones considerando también la disminución de la fecundidad de las categorías reproductivas (3, 4 y 5) así como disminución en la sobrevivencia de plántulas (transición 1 a 2), en un 50% y 90% (Figura 7).

a		1	2	3	4	5
	1	0.000	0.000	6.267	6.391	15.230
	2	0.730	0.771	0.032	0.000	0.000
	3	0.000	0.029	0.620	0.294	0.000
	4	0.000	0.000	0.156	0.459	0.324
	5	0.000	0.000	0.000	0.051	0.486

b		1	2	3	4	5
	1	0.000	0.000	3.134	3.195	7.615
	2	0.365	0.771	0.032	0.000	0.000
	3	0.000	0.029	0.620	0.294	0.000
	4	0.000	0.000	0.156	0.459	0.324
	5	0.000	0.000	0.000	0.051	0.486

Figura 7. Ejemplo de las diferentes modificaciones realizadas al simular cambios en las entradas de crecimiento en las categorías 2, 3 y 4. **a)** Modificación del +30% en las entradas originales de crecimiento de las categorías 2,3 y 4; **b)** De manera simultánea la modificación del +30% en las entradas de crecimiento (categorías 2, 3 y 4) y la modificación del -50% en la entradas originales de fecundidad de las categorías reproductivas (3, 4 y 5) así como la modificación del -50% de la transición 1 a 2 (sobrevivencia de plántulas).

IV. RESULTADOS

4.1. Patrón de distribución espacial, análisis de asociación y densidad poblacional de *Mammillaria supertexta*.

Los individuos de *M. supertexta* se distribuyen de manera agregada al formar grupos donde la densidad es mayor con respecto al resto de la superficie. Desde el área de cuadro más pequeña (6.25 m²) se registraron valores para el índice de agregación mayores a la unidad (Figura 8). Mediante el análisis de la prueba de X^2 se confirma la distribución agregada de *Mammillaria supertexta* (α 0.025 – 0.975) (Cuadro 4).

Al considerar tanto a los individuos en conjunto como separados por categorías de tamaño, se observa que en ambos casos conforme se incrementa el tamaño del cuadro aumenta de igual forma el índice de agregación hasta el área de 100m², y posteriormente disminuye (Figura 8).

Se identificaron 23 especies botánicas como flora acompañante de *Mammillaria supertexta* dentro del área de muestreo. La representación gráfica de sus coberturas y su ubicación en las parcelas de muestreo se encuentran en las figura 9, 10 y 11. Las plantas perennes presentes en las parcelas cubren una superficie aproximada de 276 m². La especie con mayor cobertura son *Bursera aloexylon* (Schiede ex Schlecht.) Engler y *Cyrtocarpa procera* H.B.K. La primera cubre una superficie de más de 75 m² y la segunda 63.62 m² (Figura 12), que representa el 27.3 y 23 % de la superficie cubierta (Cuadro 5).

En el análisis de asociación se encontró que *Mammillaria supertexta* mantiene asociación positiva únicamente con *Mammillaria carnea* Zucc. ex Pfeiff. ($X^2_{(65)}$ 3.91). El valor calculado de $X^2_{(1,0.95)}$ para estas especies es superior a 3.84, que es el valor esperado. La intensidad de asociación, definida por el coeficiente de asociación, indica una probabilidad de presencia de ambas especies en un mismo cuadrante del 24%, sin embargo la cobertura de *M. carnea* representa el 0.20% del total de la superficie (Cuadro 5).

La densidad estimada de individuos de *Mammillaria supertexta* es de 6 429.9 individuos por hectárea.

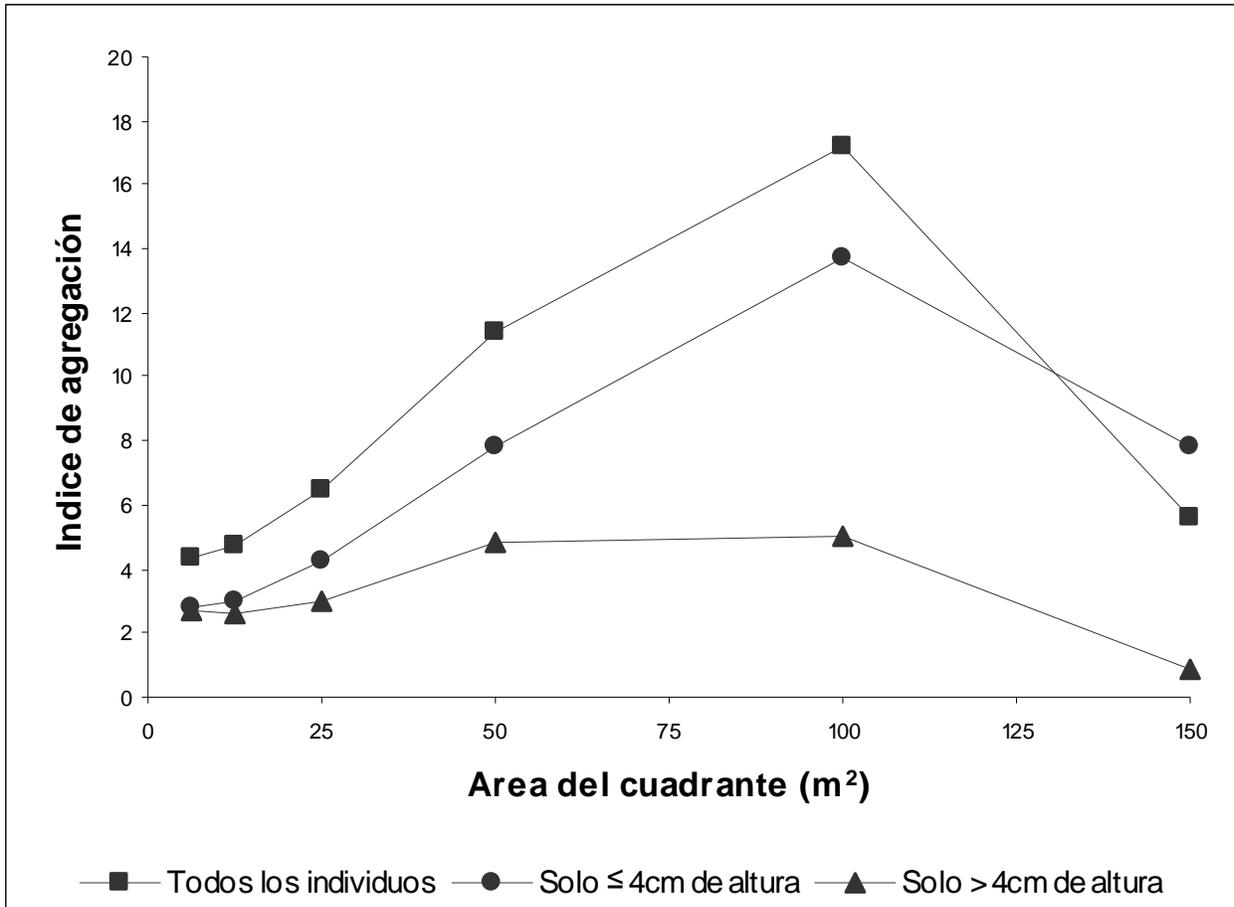


Figura 8. Índice de agregación de los individuos de *Mammillaria supertexta* de acuerdo con el tamaño del cuadro de muestra.

Cuadro 4. Índice de agregación (ID) registrado para los individuos de *Mammillaria supertexta* en el área de estudio de manera general (tomando en cuenta a todos los individuos) y considerando dos categorías de tamaño. Bajo la hipótesis nula de distribución al azar.

Todos los individuos							
Área del cuadro de muestreo (m2)	<i>n</i>	<i>gl</i>	ID	X^2	Intervalo de confianza (α 0.025 – 0.975)		
6.25	66	65	4.30	279.72	49.50	100.80	
12.5	33	32	4.76	152.33	20.60	53.20	
25	16	15	6.51	97.69	6.26	27.50	
50	8	7	11.40	79.80	1.69	16.00	
100	3	2	17.17	34.33	0.05	7.38	
150	2	1	5.56	5.56	0.00	5.02	
Individuos \leq 4cm de altura							
Área del cuadro de muestreo (m2)	<i>n</i>	<i>gl</i>	ID	X^2	Intervalo de confianza (α 0.025 – 0.975)		
6.25	66	65	2.75	179.00	49.50	100.80	
12.5	33	32	2.99	95.75	20.60	53.20	
25	16	15	4.27	64.00	6.26	27.50	
50	8	7	7.83	54.80	1.69	16.00	
100	3	2	13.74	27.48	0.05	7.38	
150	2	1	7.81	7.81	0.00	5.02	
Individuos $>$ 4cm de altura							
Área del cuadro de muestreo (m2)	<i>n</i>	<i>gl</i>	ID	X^2	Intervalo de confianza (α 0.025 – 0.975)		
6.25	66	65	2.70	175.84	49.50	100.80	
12.5	33	32	2.58	82.64	20.60	53.20	
25	16	15	2.94	44.23	6.26	27.50	
50	8	7	4.83	33.85	1.69	16.00	
100	3	2	5.01	10.03	0.05	7.38	
150	2	1	0.87	0.87	0.00	5.02	

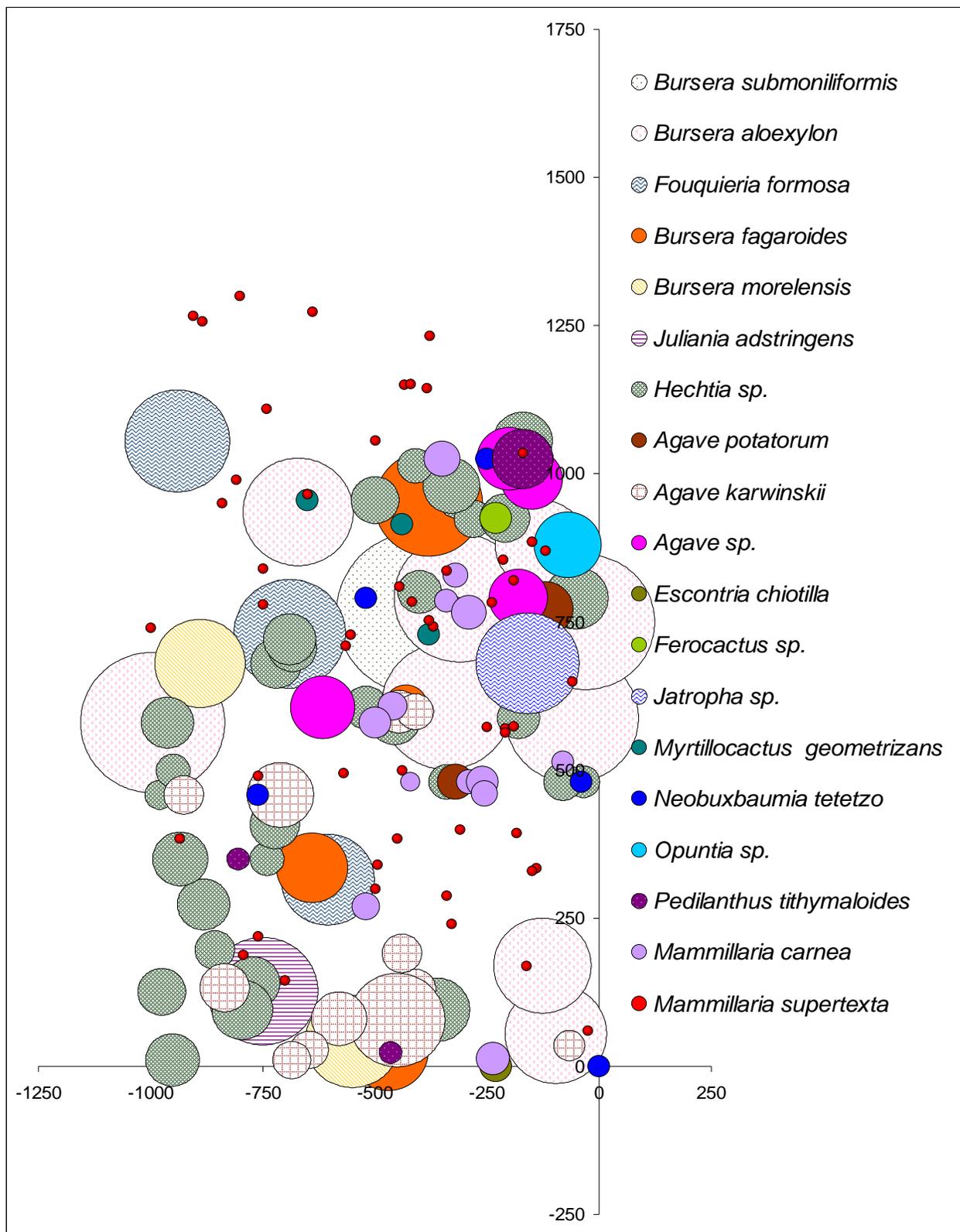


Figura 9. Localización de *Mammillaria supertexta* y especies botánicas acompañantes con su cobertura en la parcela de muestreo número uno.

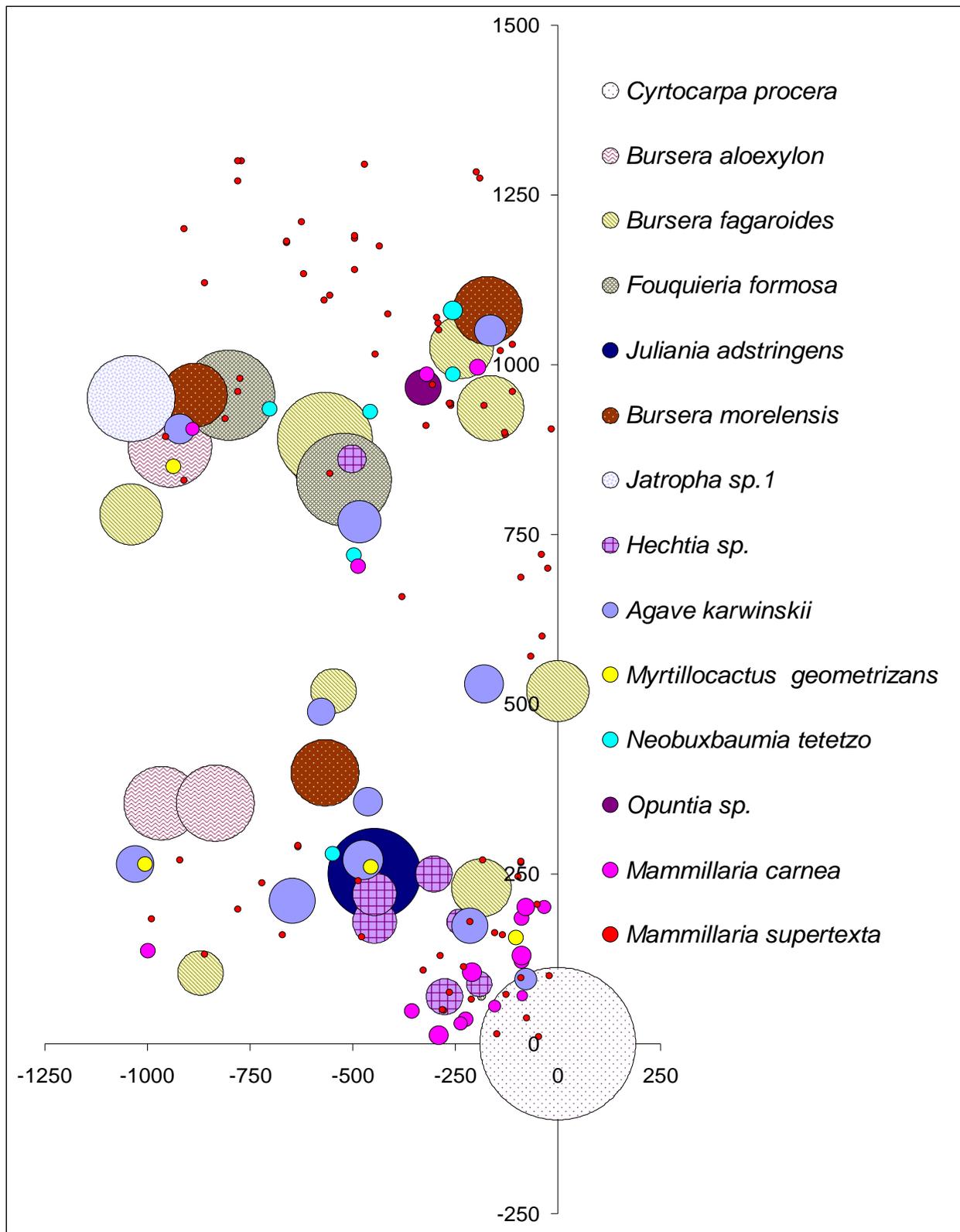


Figura 10. Localización de *Mammillaria supertexta* y especies botánicas acompañantes con su cobertura en la parcela de muestreo número dos.

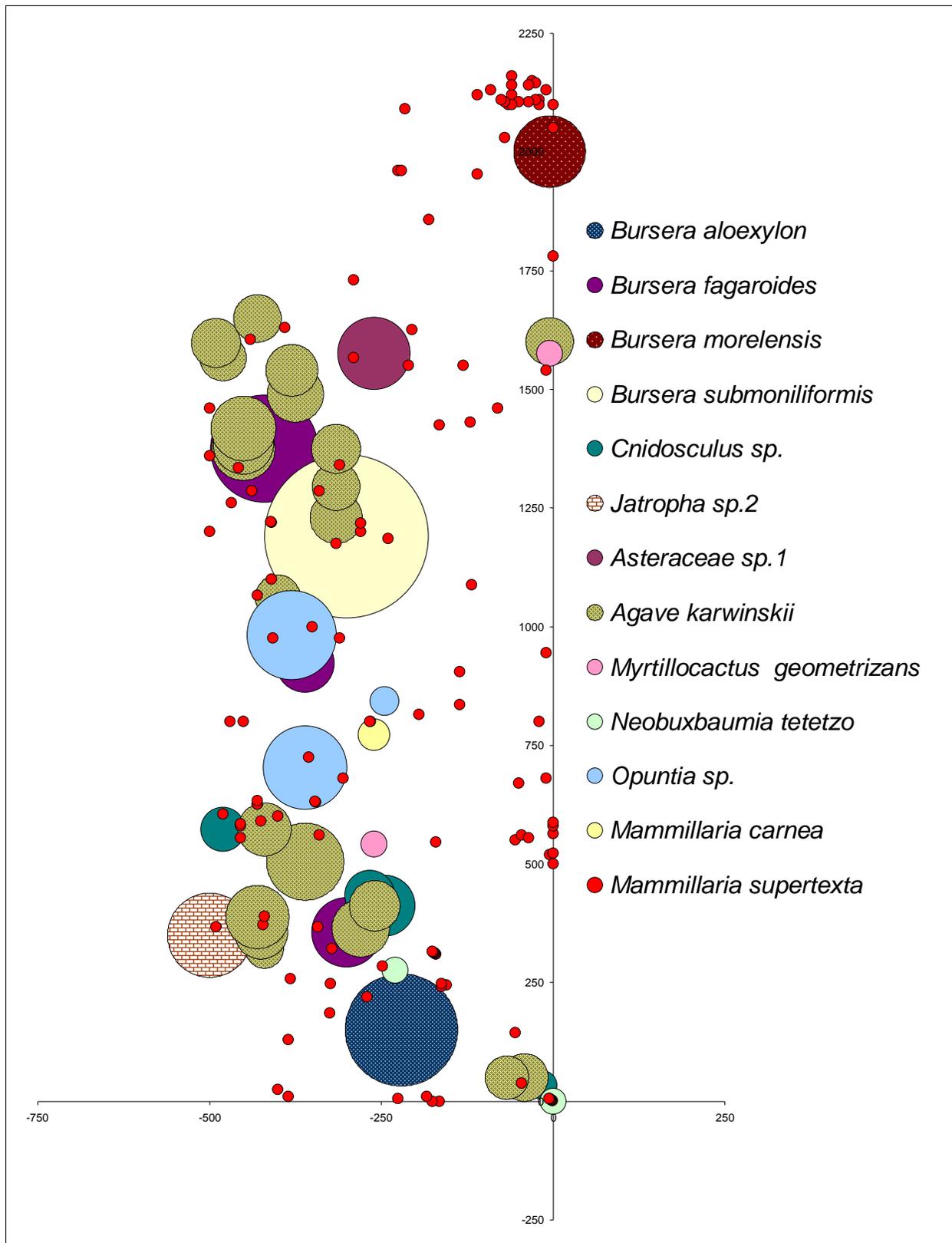


Figura 11. Localización de *Mammillaria supertexta* y especies botánicas acompañantes con su cobertura en la parcela de muestreo número tres.

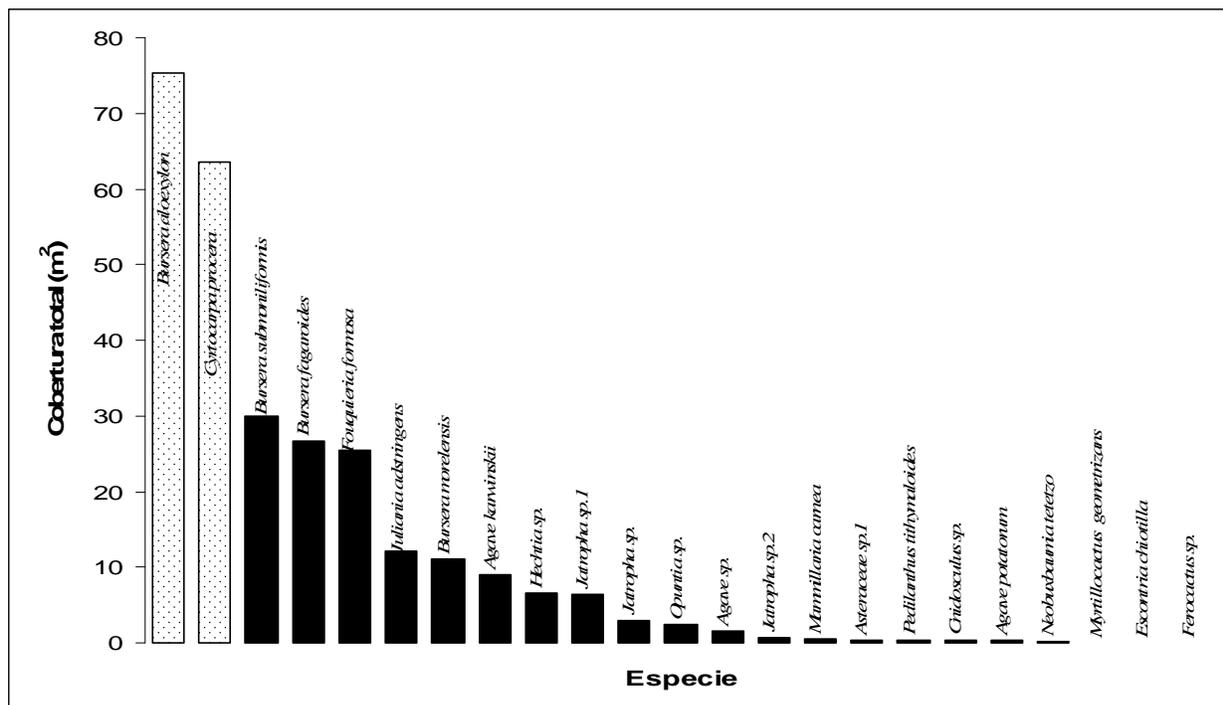


Figura 12.- Cobertura total de las especies botánicas que acompañan a *Mammillaria supertexta* en el área de estudio.

Cuadro 5. Valores de cobertura relativa, χ^2 y coeficientes de asociación (C.A) para las especies botánicas que acompañan a *Mammillaria supertexta* en el área de estudio.

ESPECIE	Cobertura relativa	χ^2	CA
<i>Bursera aloexylon</i> (Schiede ex Schlecht.) Engler	27.30%	3.33	0.22
<i>Cyrtocarpa procera</i> H.B.K.	23.00%	0.16	0.05
<i>Bursera submoniliformis</i> Engler.	10.80%	1.44	0.15
<i>Bursera fagaroides</i> Bullock	9.60%	0.90	0.12
<i>Fouquieria formosa</i> Kunth	9.20%	0.11	-0.04
<i>Juliania adstringens</i> Schldl.	4.40%	0.05	-0.03
<i>Bursera morelensis</i> Ramírez	4.00%	0.01	0.01
<i>Agave karwinskii</i> Zucc	3.30%	2.27	0.19
<i>Hechtia</i> sp.	2.40%	1.82	0.17
<i>Jatropha</i> sp.1	2.40%	0.33	0.07
<i>Jatropha</i> sp.	1.10%	0.33	0.07
<i>Opuntia</i> sp.	0.90%	1.24	0.14
<i>Agave</i> sp.	0.60%	0.50	0.09
<i>Jatropha</i> sp.2	0.30%	0.16	0.05
<i>Mammillaria carnea</i> Zucc. Ex Pfeiff.	0.20%	3.91	0.24
<i>Asteraceae</i> sp.1	0.10%	0.33	0.07
<i>Pedilanthus tithymaloides</i> (L.) Poit.	0.10%	0.50	0.09
<i>Cnidoscylus</i> sp.	0.10%	0.67	0.10
<i>Agave potatorum</i> Zucc.	0.10%	0.33	0.07
<i>Neobuxbaumia tetetzo</i> (F. A. C. Weber) Backeb.	0.04%	0.80	0.11
<i>Myrtillocactus geometrizans</i> (Mart.) Console	0.03%	0.13	0.04
<i>Escontria chiotilla</i> (F. A.C. Weber) Rose	0.01%	0.16	0.05
<i>Ferocactus</i> sp.	0.01%	0.16	0.05

4.2. Estadios tempranos del desarrollo de *Mammillaria supertexta*

4.2.1. Germinación

En los tratamientos expuestos a luz solar directa con sustratos de papel filtro, arena y suelo proveniente del área de estudio, y en el tratamiento con sustrato de papel filtro a oscuridad total no se observó germinación en el periodo de tiempo comprendido para las pruebas. Para comprobar la viabilidad de estas semillas y una vez terminado el experimento fueron llevadas al vivero del Jardín Botánico Regional "Cassiano Conzatti" y bajo luz difusa germinaron entre el 20 y el 66%, por lo que las semillas de *Mammillaria supertexta* son fotoblásticas positivas.

Para los seis tratamientos restantes la germinación inició entre el día cuatro y el dieciocho. Los tratamientos con sustrato de papel filtro, arena y suelo proveniente del área de estudio, montados en la cámara de germinación iniciaron en el cuarto y quinto día (Figura 13). Los experimentos colocados bajo luz difusa a la sombra de arbustos del Jardín Botánico Regional "Cassiano Conzatti" en los tres diferentes sustratos iniciaron la germinación posteriormente (papel filtro al día número 18, arena al día 10 y suelo al día 7). En los experimentos realizados bajo las condiciones de la cámara de germinación se obtuvieron los porcentajes totales de germinación más altos, con sustrato de papel filtro 88%, con arena 89.33 % y con suelo proveniente del área de estudio 79.66% (Figura 13). Bajo la condición de luz difusa generada por arbustos del Jardín Botánico se obtuvieron porcentajes totales de germinación relativamente bajos (si los comparamos con los obtenidos en la cámara de germinación): con sustrato de papel filtro 63.33%, con arena 83.33% y con suelo proveniente del área de estudio 50% (Figura 13).

En cuanto a la tasa de germinación, los tratamientos establecidos bajo nodriza mostraron mayor heterogeneidad en este evento que los que se establecieron en la cámara de germinación (Figura 14).

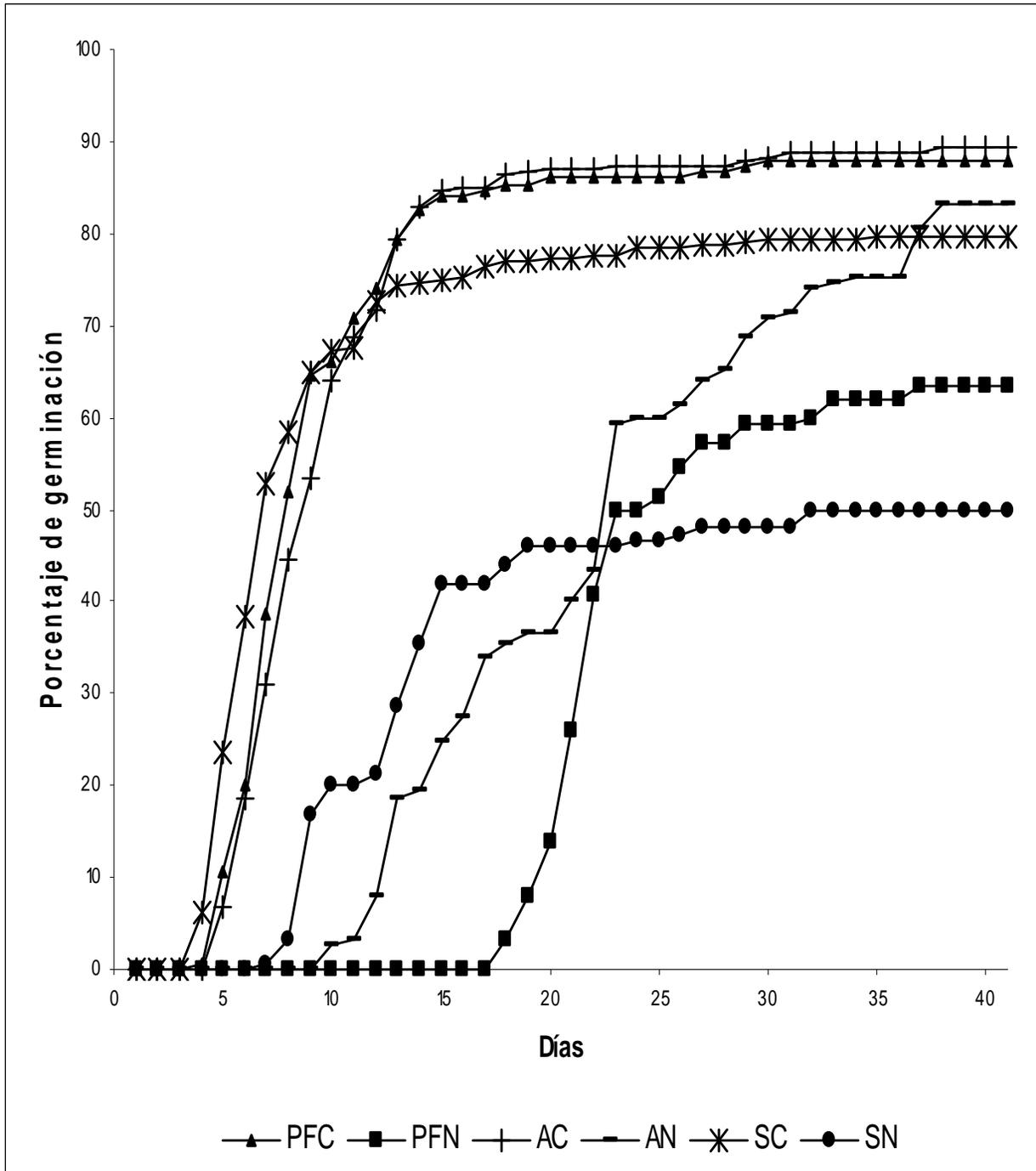


Figura 13. Porcentaje de germinación acumulado por tratamiento. Donde: **PFC**=Papel filtro cámara, **PFN**=Papel filtro nodriza, **AC**= Arena cámara, **AN**= Arena nodriza, **SC**= Suelo cámara y **SN**= Suelo nodriza

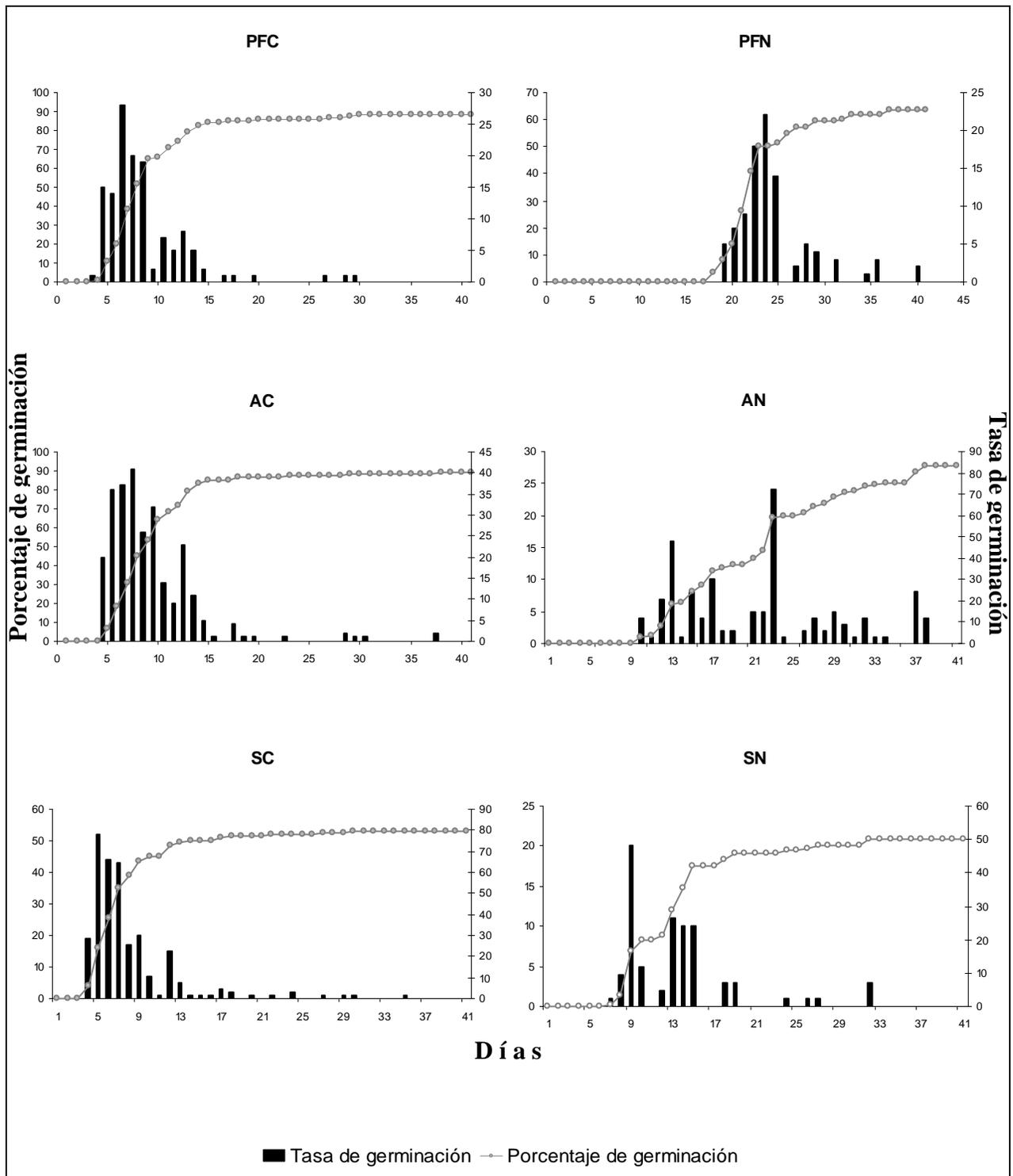


Figura 14. Porcentaje y tasa de germinación registrados para cada uno de los tratamientos de germinación de *Mammillaria supertexta*. Donde: **PFC**=Papel filtro cámara, **PFN**=Papel filtro nodriza, **AC**= Arena cámara, **AN**= Arena nodriza, **SC**= Suelo cámara y **SN**= Suelo nodriza.

El análisis de varianza registró diferencia significativa entre los tratamientos, tanto en el análisis que tomo en cuenta a los 10 tratamientos ($F_{9,50} = 71.66; p < 0.0001$) como en el que se analizaron únicamente a los 6 tratamientos en los cuales se registró germinación ($F_{5,34} = 10.75; p < 0.0001$).

La comparación múltiple de las medias de los 10 tratamientos con la prueba de Tukey indicó cinco grupos; el grupo **A**, conformado por los tratamientos AC (Arena cámara) y PFC (Papel filtro cámara); grupo **AB**, que engloba a los tratamientos AN (Arena nodriza) y SC (Suelo cámara); el grupo **BC**, representado por el tratamiento PFN (Papel filtro nodriza); el grupo **C**, que contiene al tratamiento SN (Suelo nodriza); y el grupo **D**, representado por los cuatro tratamientos donde la germinación fue nula (Arena luz directa, Suelo luz directa, Papel filtro luz directa y Papel filtro oscuridad) (Figura 15). En un extremo se colocan los tratamientos bajo condiciones de luz difusa en la cámara de germinación con sustrato de arena y papel filtro, que obtuvieron las medias más altas; por otro lado los tratamientos bajo nodriza con sustrato de papel filtro y suelo, donde las medias fueron más bajas; y por último donde no se registro germinación, en los tratamientos bajo luz directa y oscuridad.

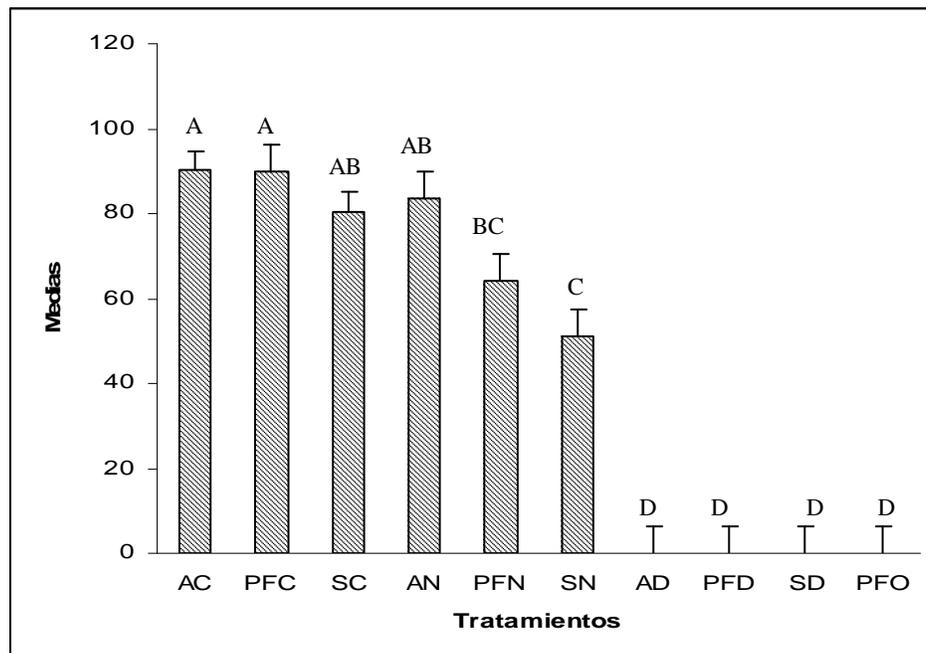


Figura 15. Medias obtenidas en el ANOVA de una vía. Donde: **AC**= Arena cámara, **PFC**=Papel filtro cámara, **SC**= Suelo cámara, **AN**= Arena nodriza, **PFN**=Papel filtro nodriza, **SN**= Suelo nodriza, **AD** = Arena luz directa, **PFD** = Papel filtro luz directa, **SD** = Suelo luz directa y **PFO** = Papel filtro oscuridad. Las barras representan el error estándar de la media. Las letras por encima de las barras indican los grupos formados con la prueba de Tukey.

4.2.2. Supervivencia de plántulas

Durante el periodo de tiempo que comprendió el presente trabajo no se registró ninguna plántula nueva establecida en condiciones naturales en la población bajo estudio. En los experimentos de supervivencia bajo condiciones de luz solar directa y luz difusa bajo nodriza, realizados en las instalaciones del Jardín Botánico Regional "Cassiano Conzatti", se registró de 25% a 95.6% de supervivencia al término de 21 semanas. En ambos casos, los porcentajes finales de supervivencia fueron mayores en el sustrato de arena con respecto al sustrato de suelo del sitio de estudio (Figura 16).

Los tratamientos con sustrato de arena en condición de luz difusa en el vivero y bajo la sombra de un arbusto en el jardín permitieron supervivencias superiores al 90%. Cabe resaltar que en la condición de luz difusa bajo arbusto en el jardín se obtuvieron los registros más altos de supervivencia, 95.59% en sustrato de arena y 95.04% en sustrato de suelo del área de estudio; este último valor es incluso más alto que el registrado en el vivero con sustrato de arena, que fue de 92.30% (Figura 16).

Los porcentajes de supervivencia de los tratamientos a luz solar directa, con plántulas de aproximadamente dos meses de edad al inicio del experimento, observaron una notable declinación a partir de la semana número diecisiete. El porcentaje final en esta condición en sustrato de arena fue de 32.83% y con sustrato de suelo (tratamiento denominado en las figuras como Luz directa-suelo 2) obtuvo el 25.05% de supervivencia final.

El tratamiento en condición de luz solar directa con sustrato de suelo del área de estudio y con plántulas iniciales de un mes de edad (denominado en las figuras como Luz directa-suelo 1) fue el único en el que se obtuvieron resultados notoriamente diferentes; a la tercera semana del experimento disminuyó un 50% la supervivencia y al cabo de la cuarta semana habían muerto todos los individuos (Figura 16).

En el análisis del modelo de regresión lineal múltiple, el antilogaritmo de los valores del coeficiente **a** (logaritmo del número inicial de plántulas), para los tratamientos de vivero-arena, vivero-suelo, nodriza-arena y nodriza-suelo expresan valores cercanos al número inicial de plántulas sembradas. En los tratamientos bajo luz directa el antilogaritmo de los valores del coeficiente **a** no reflejan valores cercanos a los reales del número inicial de plántulas (Cuadro 6).

En la comparación general entre tratamientos se observa diferencia con respecto a los valores del coeficiente **a**. El valor más fue en el tratamiento a luz solar directa, con sustrato de suelo y plántulas de un mes de edad. Los tratamientos en condición de luz difusa en vivero muestran diferencias entre sustratos; los tratamientos con luz difusa bajo sombra de arbusto no mostraron diferencias entre sustratos y este mismo resultado se obtuvo en los tratamientos bajo luz solar directa con plántulas de dos meses de edad (Figura 17).

En los coeficientes **b** (tasa de mortalidad) y **c** (comportamiento de la tasa de mortalidad con el tiempo) no existieron diferencias significativas entre tratamientos, con excepción del tratamiento bajo luz solar directa con suelo proveniente del sitio de estudio y con plántulas iniciales de un mes de edad, que presenta un valor de pendiente negativa más elevado, así como una mortalidad mayor en menor tiempo (Figura 17).

Los coeficientes cuadráticos (**c**) para los tratamientos realizados bajo luz difusa en el vivero y bajo arbusto en el Jardín Botánico, ambos con sustrato de arena, son positivos; por lo tanto de manera estricta presentarían curvas de sobrevivencia tipo III, sin embargo los valores son muy bajos (de hecho con valor de cero si nos basamos en el intervalo de confianza) y como se muestra en la figura 17 la baja proporción de mortalidad se presentó al inicio del experimento y posteriormente la sobrevivencia se mantuvo constante. En el resto de los experimentos los coeficientes cuadráticos (**c**) presentan valores negativos, que de manera precisa se traducirían en curvas de sobrevivencia tipo I (la mortalidad se incrementa con el tiempo), sin embargo los valores son muy bajos (de hecho con valor de cero si nos basamos en el intervalo de confianza), únicamente el tratamiento bajo luz solar directa con suelo proveniente del sitio de estudio y con plántulas iniciales de un mes de edad presenta una curva de sobrevivencia bien definida con este comportamiento.

Cuadro 6. Valores estimados del coeficiente **a** (número inicial de plántulas), **b** (tasa de mortalidad) y **c** (comportamiento de la tasa de mortalidad con el tiempo).

Tratamientos	N_0	Coeficientes			ANTLOG a
		a	b	c	
Vivero arena	133	4.89	-0.004	0.00006	133.024
Vivero suelo	104	4.68	-0.016	-0.0003	107.805
Luz arena	133	5.24	-0.038	-0.004	189.226
Luz suelo 2	111	5.15	-0.047	-0.005	173.501
Nodriza arena	123	4.79	-0.003	0.0003	121.480
Nodriza suelo	120	4.79	-0.002	-0.0001	120.871
Luz suelo 1	80	6.36	-0.919	-0.569	579.847

N_0 = Número inicial de plántulas.

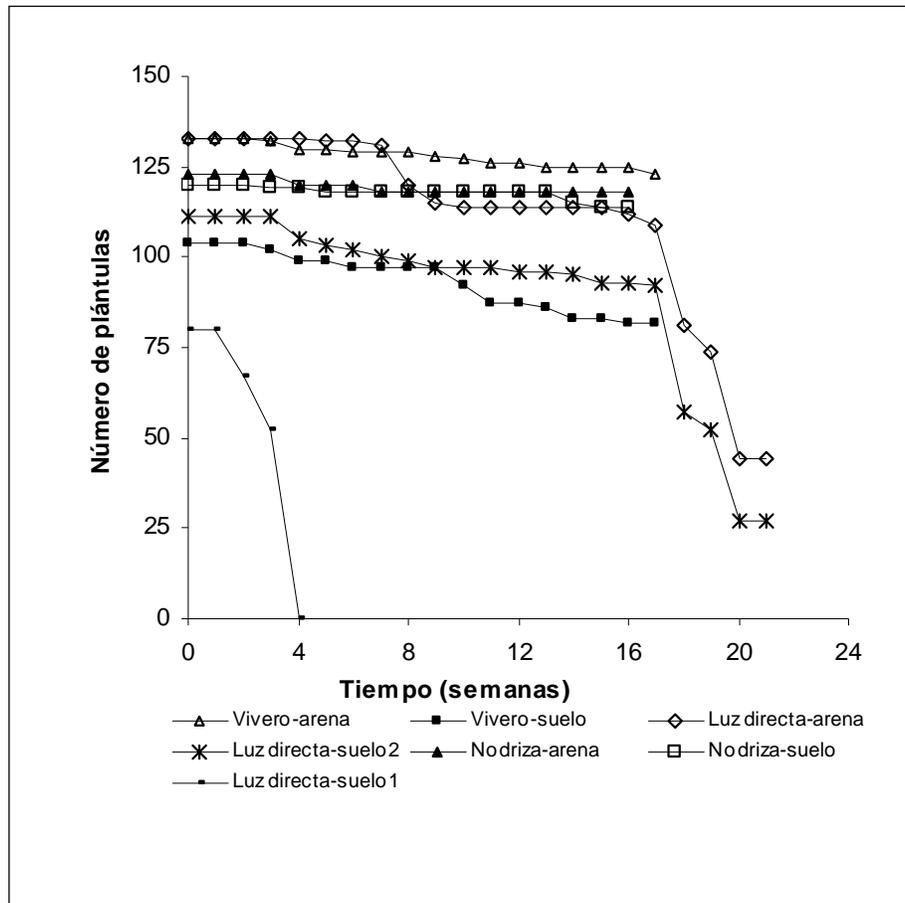


Figura 16. Sobrevivencia de plántulas de *Mammillaria supertexta* bajo dos condiciones de luz (difusa y directa) y sobre dos sustratos diferentes (arena y suelo proveniente del área de estudio).

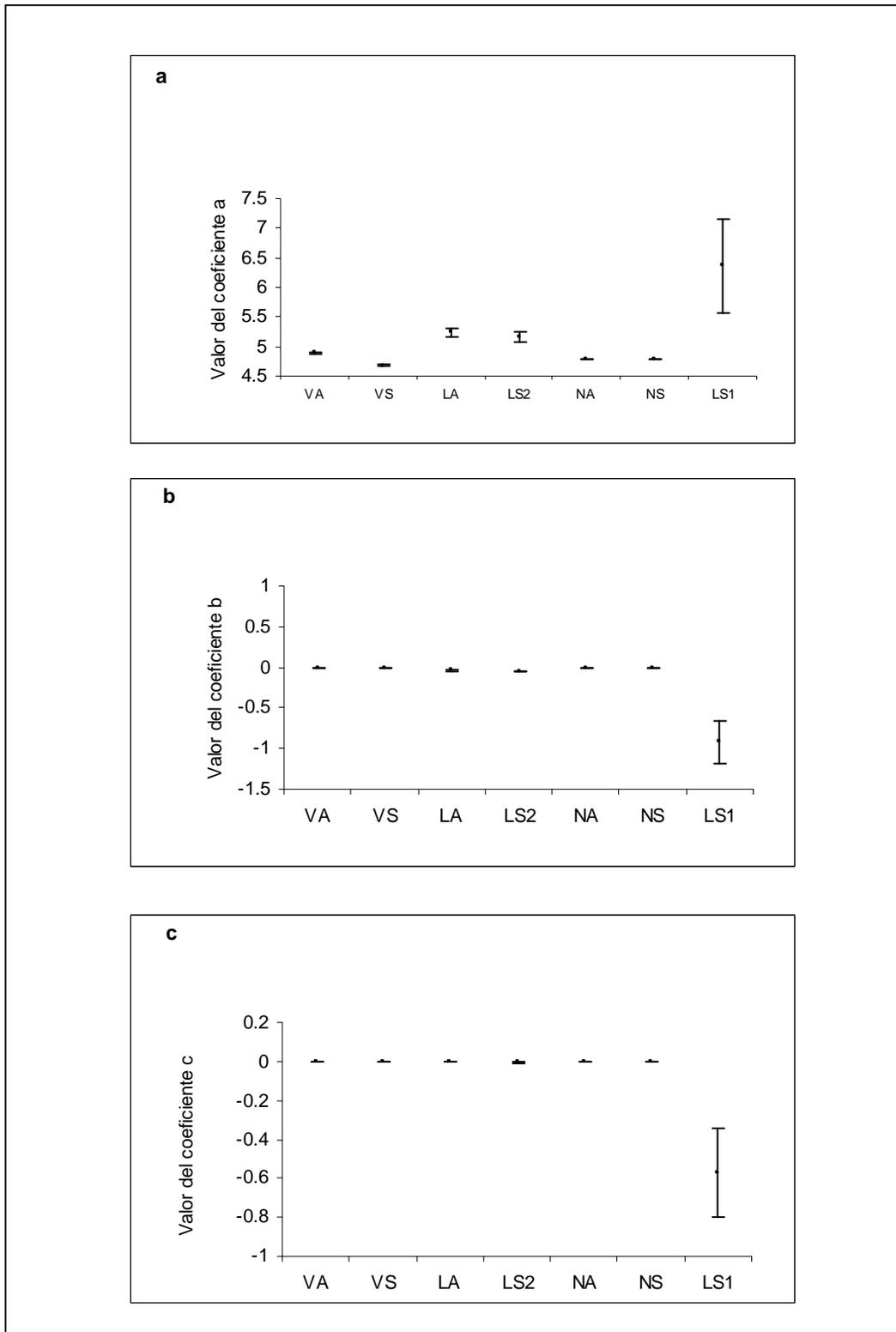


Figura 17. Valores estimados del coeficiente **a** (número inicial de plántulas), **b** (tasa de mortalidad) y **c** (comportamiento de la tasa de mortalidad con el tiempo) en los tratamientos bajo luz difusa en el vivero, bajo nodriza y a luz solar directa.

Donde: VA= Vivero arena VS= Vivero suelo LA= Luz directa arena LS1= Luz directa suelo 1 LS2= Luz directa suelo 2 NA= Nodriza arena NS= nodriza suelo. Las líneas representan intervalos de confianza del 95%.

4.3. Análisis demográfico

4.3.1. Estructura poblacional

La población de individuos de *M. supertexta*, sin considerar la categoría de plántula, en el año 2006 estaba compuesta por 17.44% de juveniles (categoría dos), 48.45% de adultos en la categoría tres, 19.77% de adultos en la categoría cuatro y 14.34% de adultos en la categoría cinco. Esta estructura (considerando las mismas categorías) no difirió significativamente para el año 2007 ($X^2_{(3)}=14.44$, $p < 0.005$).

Cuando se incluyó la categoría de plántula (categoría 1), misma que se estimó a nivel de laboratorio, los porcentajes resultantes fueron: 73.73% de plántulas, 4.58% de juveniles, 12.73% adultos en la categoría tres, 5.19% de adultos en la categoría cuatro y 3.77% de adultos en la categoría cinco en el año 2006 y 71.78% de plántulas, 5.29% de juveniles, 13.30% adultos en la categoría tres, 6.92% de adultos en la categoría cuatro y 2.71% de adultos en la categoría cinco en el año 2007 (Figura 18).

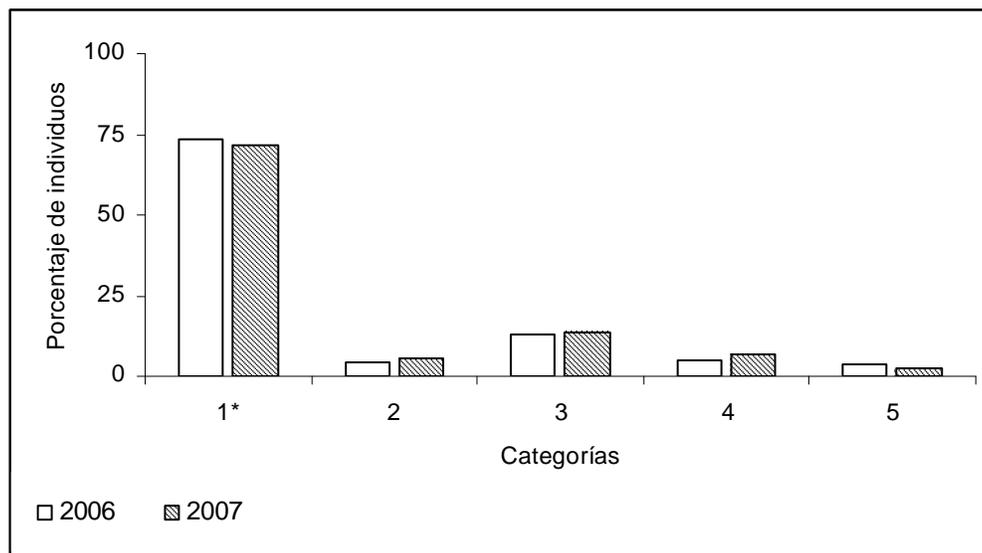


Figura 18. Estructuras poblacionales de *M. supertexta* observadas en el campo durante la temporada 2006-2007. * Categoría obtenida de manera experimental.

La transición de los individuos juveniles a la categoría superior fue registrada para solo un individuo. En la categoría tres la transición a la categoría inmediata superior fue mayor al retroceso; sin embargo en la categoría cuatro ocurrió lo contrario. En la categoría cinco se observó también transición a la categoría inmediata inferior (Cuadro 7).

Cuadro 7. Tabla de frecuencias que muestra el destino demográfico de los individuos monitoreados en campo de *Mammillaria supertexta* en el año 2006 a 2007.

Categorías (n_{t+1})	Categorías (n_t)				
	1* (Plántula < 0.4 cm)	2 (Juvenil 0.4-2.5 cm)	3 (Adulto I 2.6-6.0 cm)	4 (Adulto II 6.1-9.0 cm)	5 (Adulto III > 9.1 cm)
1*	0	0	0	0	0
2	529	35	4	0	0
3	0	1	82	15	0
4	0	0	15	24	12
5	0	0	0	2	18
q_x	195	9	24	10	7
$n_{(t)}$	724	45	125	51	37

* Categoría obtenida experimentalmente. $n_{(t)}$ = Número total de individuos en cada categoría de tamaño;

q_x = mortalidad específica por categoría.

4.3.2. Mortalidad

La categoría uno obtuvo el porcentaje más alto de individuos muertos, que conviene recordar se estimó a partir de los resultados del experimento de sobrevivencia de plántulas. Se presentó un porcentaje de mortalidad menor conforme se incrementa el tamaño de los individuos, de tal forma que el porcentaje menor de mortalidad se presentó en la categoría 5, representada por los individuos más grandes de la población (Figura 19).

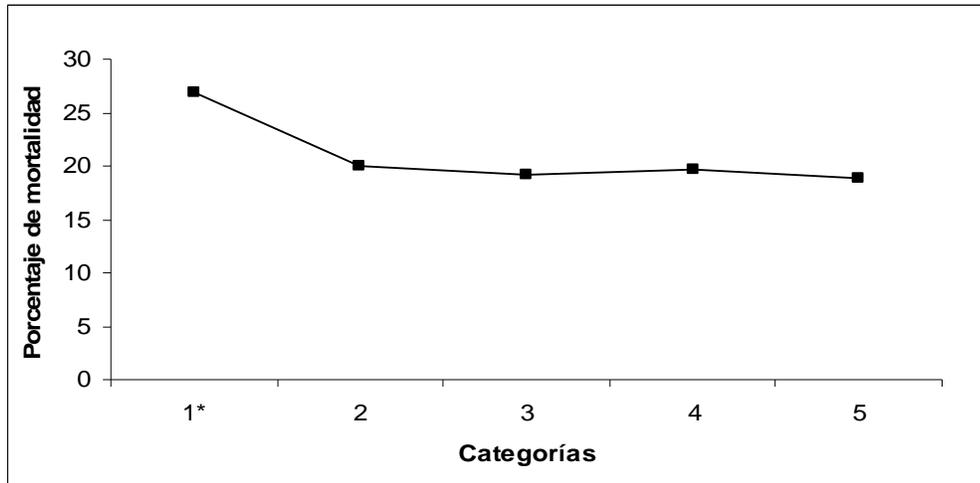


Figura 19. Porcentaje de mortalidad de los individuos de *Mammillaria supertexta* de acuerdo a su categoría de tamaño. * Categoría obtenida experimentalmente.

4.3.3. Fecundidad

El tamaño mínimo reproductivo es de 2.6 cm de altura. Las plantas reproductivas en el ciclo anual de este estudio produjeron entre uno y siete frutos por planta ($\bar{X}=2.03125 \pm 0.50158$; α 0.05). Tomando en cuenta a todos los individuos de las categorías reproductivas, la cantidad de semillas por fruto fluctúa de una a sesenta y nueve ($\bar{X}=36.88 \pm 4.7397$; α 0.05) (Figura 20).

El promedio de semillas por fruto de la categoría 3 fue de $29.62 (\pm 7.59)$, de la categoría 4 fue de $39.21 (\pm 12.08)$ y de la categoría 5 fue de $(41.43 \pm 6.14-)$; el intervalo de confianza del 95 % no marca diferencia entre las distintas categorías (Figura 20) y con el análisis de varianza tampoco se detectó diferencias entre la producción de semillas por fruto de las tres categorías ($F_{2,55} = 2.51$; $p > 0.05$).

La categoría 5 tiene la mayor fecundidad (Cuadro 8), debido a que cerca del 30% de los individuos son activos reproductivamente. En la categoría 3 se presenta la mayor producción de semillas, sin embargo, sólo el 12% de los individuos produjeron frutos en el año de muestreo. En la categoría 4, aún con la baja proporción de individuos que fructificaron (9.80 %), la producción de frutos por planta fue alta y generó un número de semillas considerable.

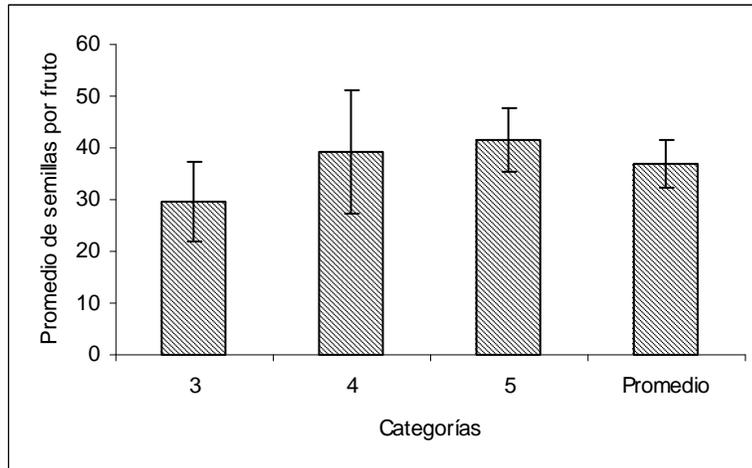


Figura 20. Número promedio de semillas producidas por fruto de los individuos reproductivos de *Mammillaria supertexta* durante el ciclo 2006-2007. Las líneas representan intervalos de confianza del 95%.

Cuadro 8. Fecundidad de los individuos de *Mammillaria supertexta* en la población de Santiago Quiotepec, Cuicatlán, Oaxaca. 2006-2007.

Característica	Categoría		
	3	4	5
Número de individuos	125	51	37
Número de individuos reproductivos	15	5	11
Número de frutos por categoría	35	11	18
Promedio de semillas por fruto	29.62 (± 7.59)	39.21 (± 12.08)	41.43 (± 6.14)
Número de semillas por categoría	1036.7	431.31	745.74
Número de semillas por individuo	8.29	8.46	20.16
Probabilidad de germinación	0.75565 para todas las categorías		
Fecundidad	6.27	6.39	15.23

4.3.4. Probabilidades de transición y tasa de crecimiento poblacional

A partir del diagrama del ciclo de vida de *Mammillaria supertexta* (Figura 21) se construyó la correspondiente matriz de transición (Cuadro 9). La tasa de crecimiento poblacional (λ) para el año 2006-2007 fue de 1.0888 con un intervalo de confianza del 95% de 0.8136 -1.3640.

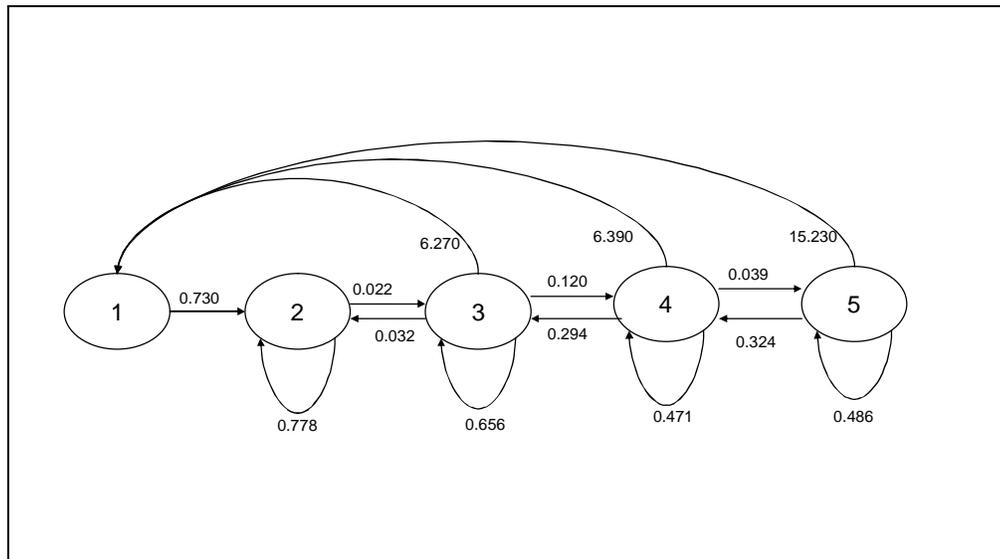


Figura 21. Gráfico del ciclo de vida de *Mammillaria supertexta*. Los círculos indican la categoría de tamaño. Las flechas indican las transiciones posibles (permanencia, transición o retrogresión) y los números al lado de ellas indican la probabilidad de transición de un individuo en el sentido indicado. La contribución de cada categoría de tamaño al de plántula se muestra con las flechas que pasa arriba de los círculos y que los conectan con la categoría 1.

En la matriz todas las categorías, excepto la categoría cinco, presentaron transiciones a la siguiente categoría. En las categorías dos, tres, cuatro y cinco hubo permanencias en la misma categoría y retrocesos a una categoría inferior en las tres últimas. Las entradas de la matriz correspondientes a contribuciones promedio de fecundidad tienen los valores más altos. Con respecto al resto de las entradas los valores más altos corresponden a la permanencia. En este rubro la permanencia de los individuos juveniles representa la entrada de mayor valor en la matriz (Cuadro 9).

El valor generado para la transición de la categoría 1 a la categoría 2, a partir de experimentos de la sobrevivencia de plántulas, fue menor al obtenido para la permanencia de los individuos en la categoría dos; sin embargo es mayor a cualquiera de las otras entradas de transición positiva registrada hacia una categoría inmediata superior. Los valores de retrogresión en las categorías cuatro y cinco son mayores a los registrados en este rubro por el resto de las categorías.

Cuadro 9. Matriz de transiciones de la población de *Mammillaria supertexta* correspondiente al año 2006-2007.

Categoría (n_{t+1})	$\lambda = 1.0888 \pm 0.2752$					w	v
	Categoría (n_t)						
	1	2	3	4	5		
1	0	0	6.270	6.390	15.230	0.2831	0.0120
2	0.730	0.778	0.032	0	0	0.6686	0.0179
3	0	0.022	0.656	0.294	0	0.0398	0.2500
4	0	0	0.120	0.471	0.324	0.0080	0.2712
5	0	0	0	0.039	0.486	0.0005	0.4489
qx	0.270	0.200	0.192	0.196	0.189		

w = Estructura estable de tamaños; v = Valor reproductivo específico por categoría

4.3.5. Estructura estable de tamaños

Existe diferencia significativa entre la estructura poblacional observada en el año 2007 y la estructura estable de tamaños ($X^2 = 19.21, p = 0.005$). La estructura poblacional observada asigna un peso mayor a la categoría uno, con respecto a la dos. Sin embargo la categoría tres presentó la contribución más alta; al final las categorías cuatro y cinco presentan una frecuencia relativa disminuida. De forma contraria en la estructura estable de tamaños se puede apreciar una carga mayor hacia la segunda categoría (juveniles), seguida por la uno (plántulas) y se presenta un decremento progresivo hacia las últimas tres categorías, conformadas por los adultos de la población (Figura 22).

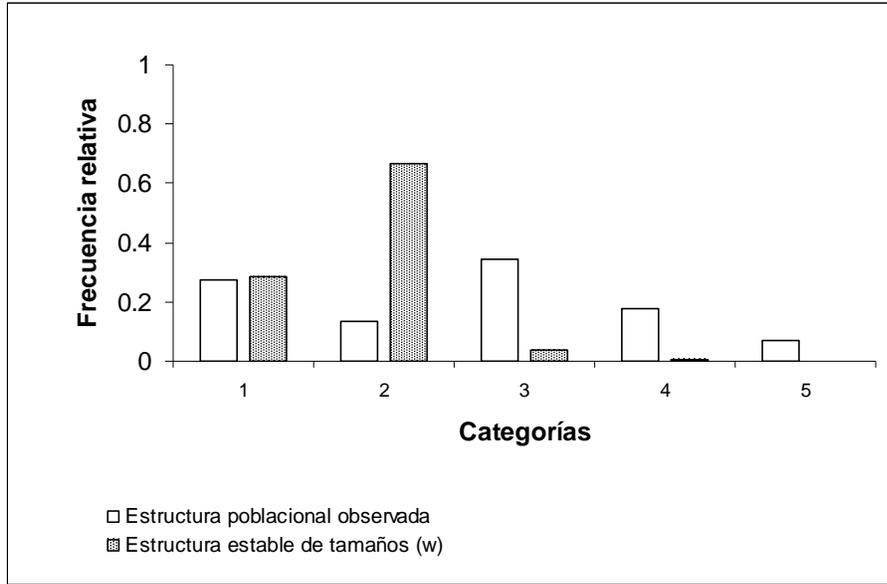


Figura 22. Comparación de patrones de la estructura poblacional observada y la estructura estable de tamaños de *M. supertexta*

4.3.6. Valor reproductivo

El valor reproductivo asignado a las primeras dos categorías es notoriamente bajo comparado con el resto de las categorías. Las categorías tres y cuatro presentan valores parecidos, superiores a 0.20. La categoría con el mayor valor reproductivo es la número cinco, donde se encuentran los individuos que presentaron la fecundidad más alta (Figura 23).

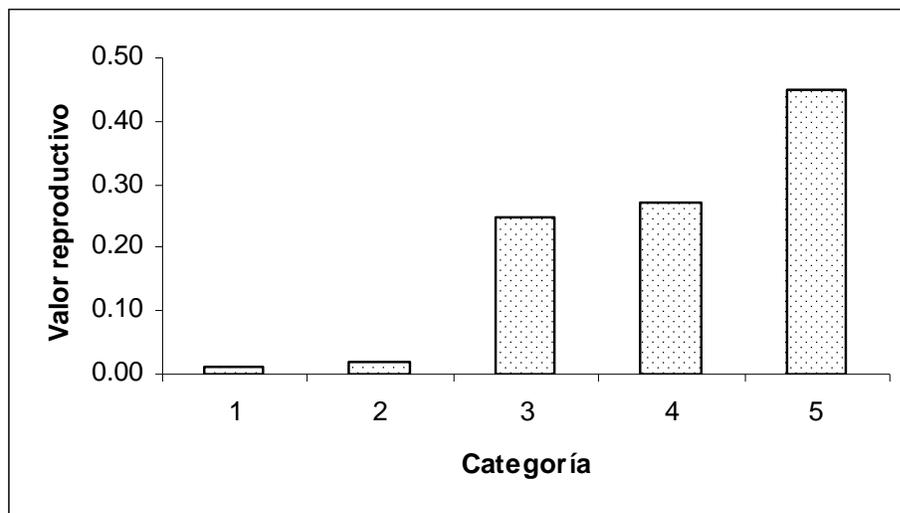


Figura 23. Valores reproductivos esperados para la población de *Mammillaria supertexta*.

4.3.7. Elasticidades

Los valores dominantes de elasticidad se presentan en la permanencia de los individuos en las categorías dos y tres; así como en el crecimiento de los individuos de la categoría uno. Los valores más bajos se encuentran en las entradas de retrogresión de las categorías cuatro y cinco (Cuadro 10).

En el análisis por categoría del ciclo de vida, el valor más alto de elasticidad es presentado por la categoría dos (0.4315), seguida por la categoría tres (0.3592), la uno (0.1225) y las categorías cuatro y cinco (0.0783 y 0.0084, respectivamente) (Figura 24). Respecto a las fases demográficas, el valor más alto de elasticidad es para la condición de permanencia (0.5623), seguida del crecimiento (0.2934), la fecundidad (0.1225) y finalmente la retrogresión (0.0218) (Figura 25).

Cuadro 10. Matriz de elasticidades para el año 2006-2007

Categorías (n_{t+1})	Categorías (n_t)				
	1	2	3	4	5
1	0.0000	0.0000	0.0991	0.0203	0.0032
2	0.1225	0.3083	0.0008	0.0000	0.0000
3	0.0000	0.1233	0.2164	0.0195	0.0000
4	0.0000	0.0000	0.0430	0.0339	0.0015
5	0.0000	0.0000	0.0000	0.0047	0.0038

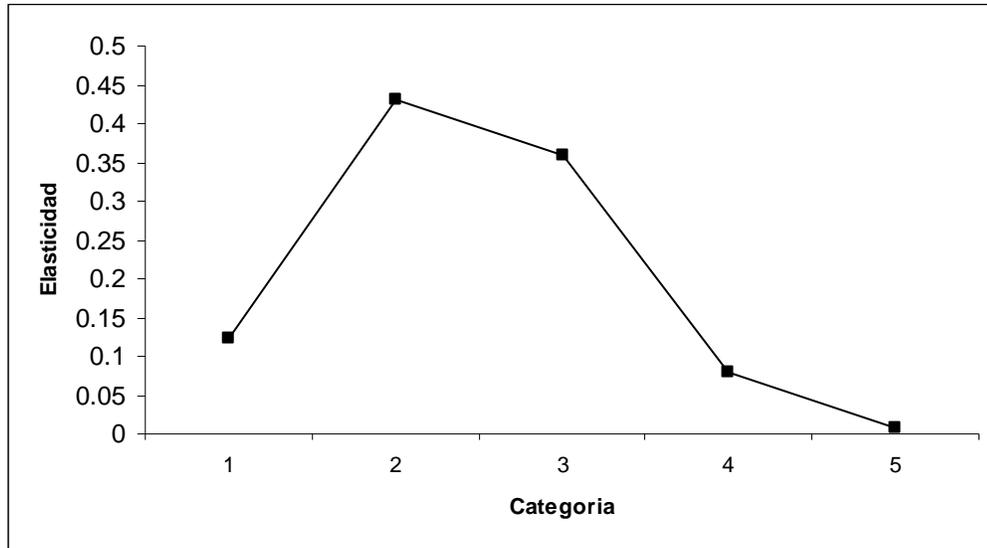


Figura 24. Valores de elasticidad para las diferentes categorías del ciclo de vida de *Mammillaria supertexta*. 2006-2007

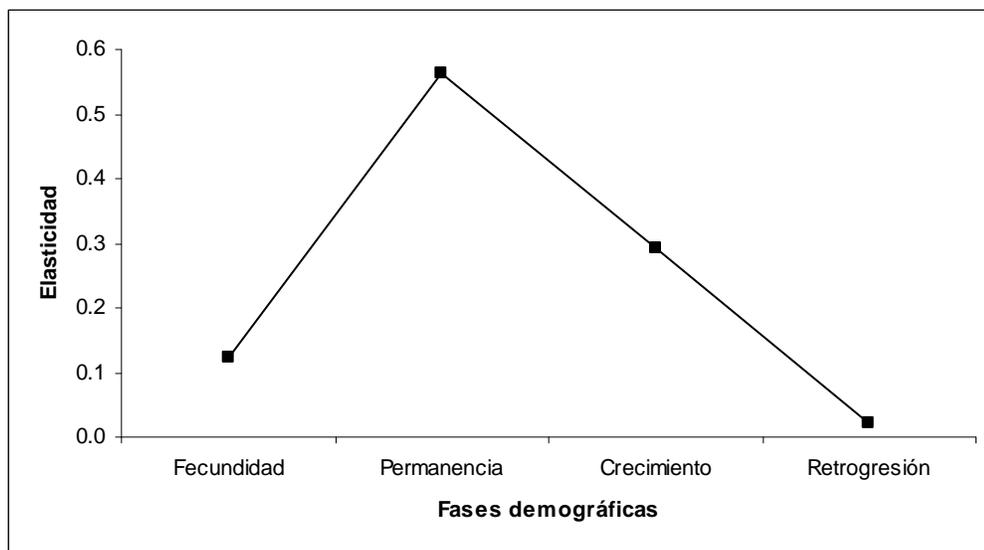


Figura 25. Valores de elasticidad para las diferentes fases demográficas de *Mammillaria supertexta*. 2006-2007

4.3.8. Simulaciones numéricas del comportamiento de λ a cambios en los parámetros poblacionales.

4.3.8.1. Fecundidad

Al simular la pérdida del 50 al 95% de la fecundidad de semillas por depredación o arrastre de semillas por la lluvia en el suelo (Cuadro 11), se obtuvo un decremento gradual en λ (Cuadro 12). La reducción de hasta un 50% de la fecundidad mantiene a λ en los límites de la unidad, por encima de este porcentaje de pérdida los valores de λ disminuyen por debajo de uno (Figura 26). Al reducir en 90% y en 95% la fecundidad el valor de λ alcanza valores de 0.892 y 0.862, respectivamente (Cuadro 12).

4.3.8.2. Supervivencia de plántulas

Las modificaciones en la transición 1 a 2 representada por el establecimiento de plántulas (Supervivencia) se realizó hasta en un 35%, que es el máximo que se puede alcanzar de supervivencia para no rebasar el 100% (Cuadro 11), con el cual se obtuvo el valor de λ más alto de 1.131 (Cuadro 12). Al decrecer el porcentaje de supervivencia hasta en un 50%, los valores de λ permanecen dentro de la unidad. Únicamente cuando la reducción se da en el rango del 90% el valor de λ disminuye por debajo de la unidad. Con menos 95% de supervivencia se genera una λ de 0.862 (Figura 26).

Cuando se simuló la disminución de la fecundidad y la supervivencia de manera simultánea, los valores de λ fueron menores de uno desde el decremento en un 50% de ambos parámetros (Figura 26). Así, se obtuvo una tasa de crecimiento poblacional de 0.948 cuando el decremento fue de 50%, de 0.824 y 0.810 cuando la disminución fue de 90 y 95%, respectivamente (Cuadro 12).

Cuadro 11. Modificaciones realizadas en las entradas de fecundidad y en la entrada de la transición 1 a 2 (establecimiento de plántulas).

	Modificaciones en la fecundidad			Modificaciones en establecimiento de plántulas (Sobrevivencia)
	3	Categoría 4	5	Transición 1 a 2
Original	6.267	6.391	15.230	0.730
-5%	5.954	6.071	14.469	0.694
-15%	5.327	5.432	12.946	0.621
-25%	4.700	4.793	11.423	0.548
-50%	3.134	3.195	7.615	0.365
-90%	0.627	0.639	1.523	0.073
-95%	0.313	0.320	0.762	0.037
+5%				0.767
+10%				0.803
+15%				0.839
+20%				0.876
+25%				0.913
+35%				0.986

Cuadro 12. Variación en el valor de λ al realizar modificaciones en las entradas de fecundidad de las categorías 3, 4 y 5 (-5% a -95%), en la entrada de la transición 1 a 2 (-95% a +35%) y de manera conjunta en ambos parámetros.

	Valor de λ		
	Modificaciones en la fecundidad (categorías 3, 4 y 5)	Modificaciones en la transición 1 a 2 (sobrevivencia de plántulas)	Modificaciones en la fecundidad (categorías 3, 4 y 5) + Modificación en la transición 1 a 2 (sobrevivencia de plántulas)
Original	1.089	1.089	1.089
-5%	1.082	1.082	1.075
-15%	1.068	1.068	1.048
-25%	1.053	1.053	1.020
-50%	1.008	1.008	0.948
-90%	0.892	0.892	0.824
-95%	0.862	0.862	0.810
+5%		1.095	
+10%		1.102	
+15%		1.108	
+20%		1.114	
+25%		1.120	
+35%		1.131	

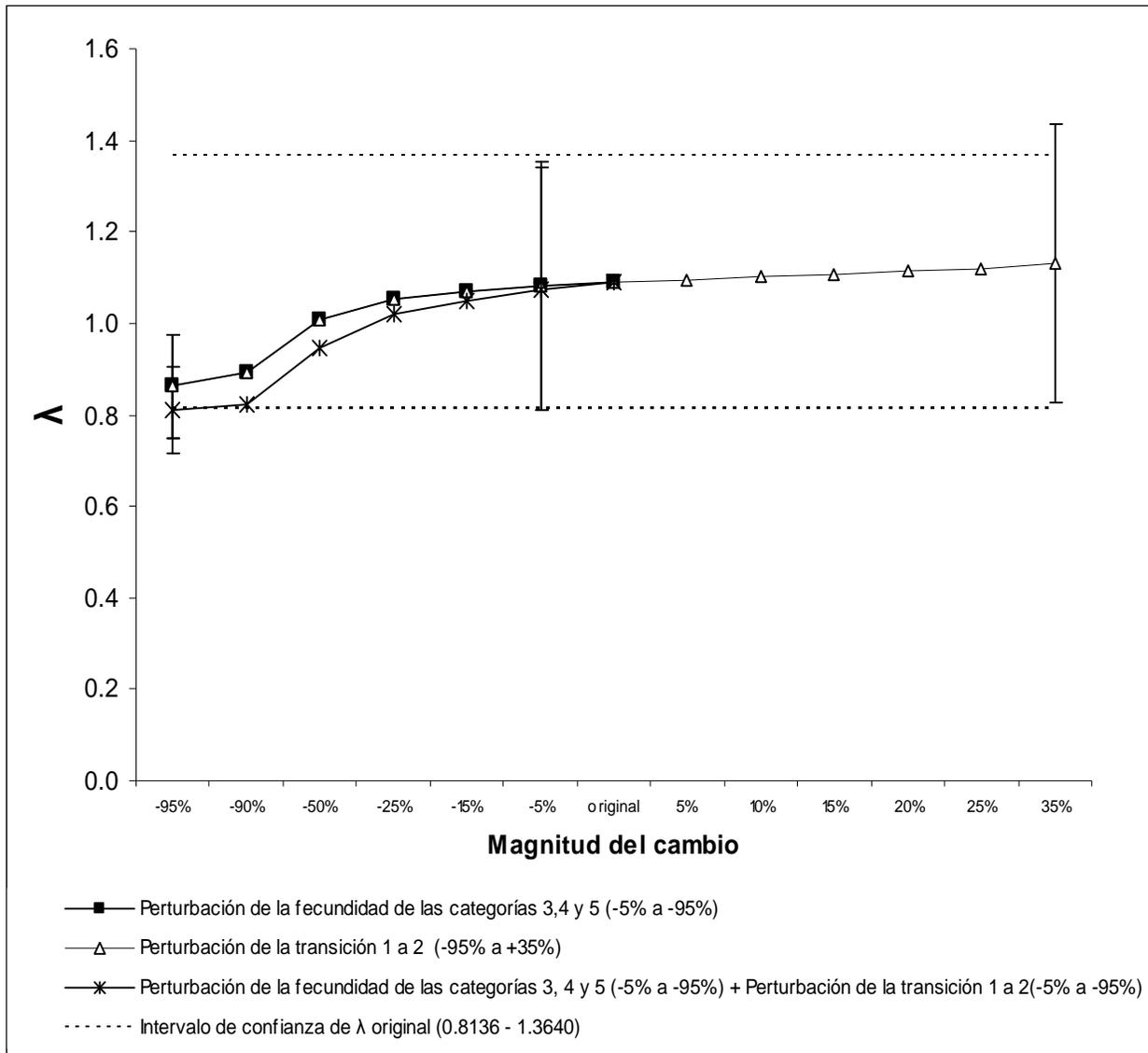


Figura 26. Respuesta del valor de λ a cambios en las entradas de fecundidad para las categorías reproductivas (categorías 3, 4 y 5) y a la perturbación de la transición 1 a 2 (sobrevivencia de plántulas). Las barras representan intervalos de confianza del 95% de los valores extremos de λ .

4.3.8.3. Permanencia en individuos juveniles y reproductivos.

Al perturbar las entradas de la matriz original en las entradas de permanencia, incrementando la mortalidad, (Cuadro 13) los valores de λ se conservaron por encima de la unidad aún con un aumento del 50% de muerte de los individuos (Cuadro 14 y Figura 27).

Al combinar una disminución del 50% de la fecundidad, de la sobrevivencia de plántulas y la permanencia de los individuos juveniles y adultos se observa una disminución de λ por debajo de la unidad desde que la permanencia disminuye en 1% (Cuadro14 y Figura 27).

Cuadro 13. Modificaciones realizadas en las entradas de permanencia de individuos juveniles y reproductivos, a través del incremento de la mortalidad.

	Modificaciones en la mortalidad				Modificaciones en la permanencia				
	<i>Categoría</i>				<i>Categoría</i>				
	2	3	4	5	2	3	4	5	
Original	0.200	0.192	0.196	0.189	Original	0.778	0.656	0.471	0.486
+1%	0.202	0.194	0.198	0.191	-1%	0.776	0.654	0.469	0.485
+5%	0.210	0.202	0.206	0.198	-5%	0.768	0.646	0.461	0.477
+10%	0.220	0.211	0.216	0.208	-10%	0.758	0.637	0.451	0.468
+15%	0.230	0.221	0.225	0.217	-15%	0.748	0.627	0.441	0.458
+20%	0.240	0.230	0.235	0.227	-20%	0.738	0.618	0.431	0.449
+25%	0.250	0.240	0.245	0.236	-25%	0.728	0.608	0.422	0.439
+30%	0.260	0.250	0.255	0.246	-30%	0.718	0.598	0.412	0.430
+50%	0.300	0.288	0.294	0.284	-50%	0.678	0.560	0.373	0.392

Cuadro 14. Variación en el valor de λ al realizar modificaciones en las entradas de permanencia de los individuos juveniles y adultos (-1% a -50%) y con la disminución en las entradas de fecundidad y de la transición 1 a 2 (-25% a -90%).

	Valor de λ			
	Modificación de la permanencia (-1% a -50%)	Modificación de la permanencia (1% a 50%) + Fecundidad (-25%) + Transición 1 a 2 (-25%)	Modificación de la permanencia (1% a 50%) + Fecundidad (-50%) + Transición 1 a 2 (-50%)	Modificación de la permanencia (1% a 50%) + Fecundidad (-90%) + Transición 1 a 2 (-90%)
	Original	1.089	1.089	1.089
-1%	1.087	1.019	0.946	0.822
-5%	1.080	1.012	0.939	0.814
-10%	1.072	1.003	0.930	0.804
-15%	1.063	0.994	0.921	0.795
-20%	1.054	0.985	0.912	0.785
-25%	1.046	0.976	0.903	0.776
-30%	1.037	0.968	0.894	0.766
-50%	1.003	0.933	0.858	0.728

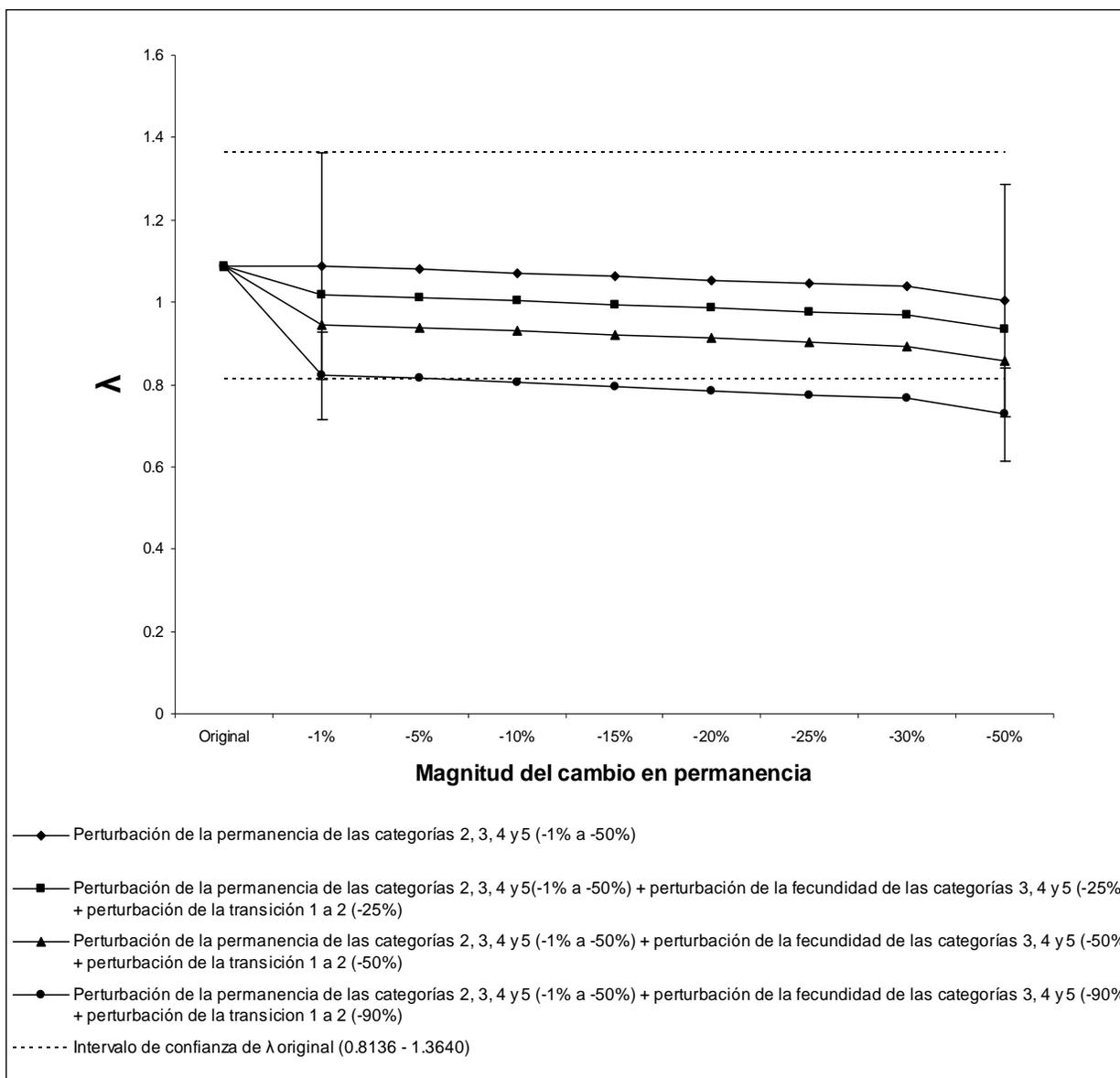


Figura 27. Respuesta del valor de λ a cambios en las entradas de permanencia (-1% a -50%) de las categorías de juveniles y adultos (categorías 2, 3, 4 y 5) y con la combinación de la disminución de la fecundidad de las categorías 3, 4 y 5 (-25%, -50% y -90%) y de la disminución de sobrevivencia de plántulas (transición 1 a 2 de -25%, -50% y -90%). Las barras representan intervalos de confianza del 95% de los valores extremos de λ .

4.3.8.4. Crecimiento en individuos juveniles y reproductivos.

La posibilidad de crecimiento de los individuos juveniles y reproductivos confiere un aumento de λ de hasta el 3.3% del valor original, cuando el crecimiento es expresado en el orden del 30%

(Cuadros 15 y 16). Cuando el crecimiento se da en el mismo orden pero se incluye un decremento de la fecundidad y la sobrevivencia de plántulas (-50%) los valores de λ en ningún caso sobrepasan la unidad (Figura 28).

Cuadro 15. Modificación de las entradas de crecimiento y permanencia de individuos juveniles y reproductivos.

	Modificaciones en el crecimiento			Modificaciones en la permanencia			
	<i>Categoría</i>			<i>Categoría</i>			
	2	3	4	2	3	4	
Original	0.022	0.120	0.039	Original	0.778	0.656	0.471
+1%	0.022	0.121	0.040	-1%	0.778	0.655	0.470
+5%	0.023	0.126	0.041	-5%	0.777	0.650	0.469
+10%	0.024	0.132	0.043	-10%	0.776	0.644	0.467
+15%	0.026	0.138	0.045	-15%	0.774	0.638	0.465
+20%	0.027	0.144	0.047	-20%	0.773	0.632	0.463
+25%	0.028	0.150	0.049	-25%	0.772	0.626	0.461
+30%	0.029	0.156	0.051	-30%	0.771	0.620	0.459

Cuadro 16. Variación en el valor de λ al realizar modificaciones a las entradas de crecimiento de las categorías 2, 3 y 4 (+1% a +30%), que implicó la modificación de las entradas de permanencia de los individuos de las categorías 2, 3 y 4 (-1% a -30%), y con la disminución en las entradas de fecundidad (categorías 3, 4 y 5) y de la transición 1 a 2 (50 % y 90%).

	Valor de λ		
	Modificación del crecimiento (+1% a +30%)	Modificación del crecimiento (+1% a +30%)	Modificación del crecimiento (+1% a +30%)
		+ Fecundidad (-50%) + Transición 1 a 2 (-50%)	+ Fecundidad (-90%) + Transición 1 a 2 (-90%)
Original	1.089	1.089	1.089
+1%	1.090	0.949	0.824
+5%	1.095	0.951	0.824
+10%	1.101	0.955	0.825
+15%	1.107	0.958	0.826
+20%	1.113	0.961	0.826
+25%	1.119	0.965	0.827
+30%	1.125	0.968	0.827

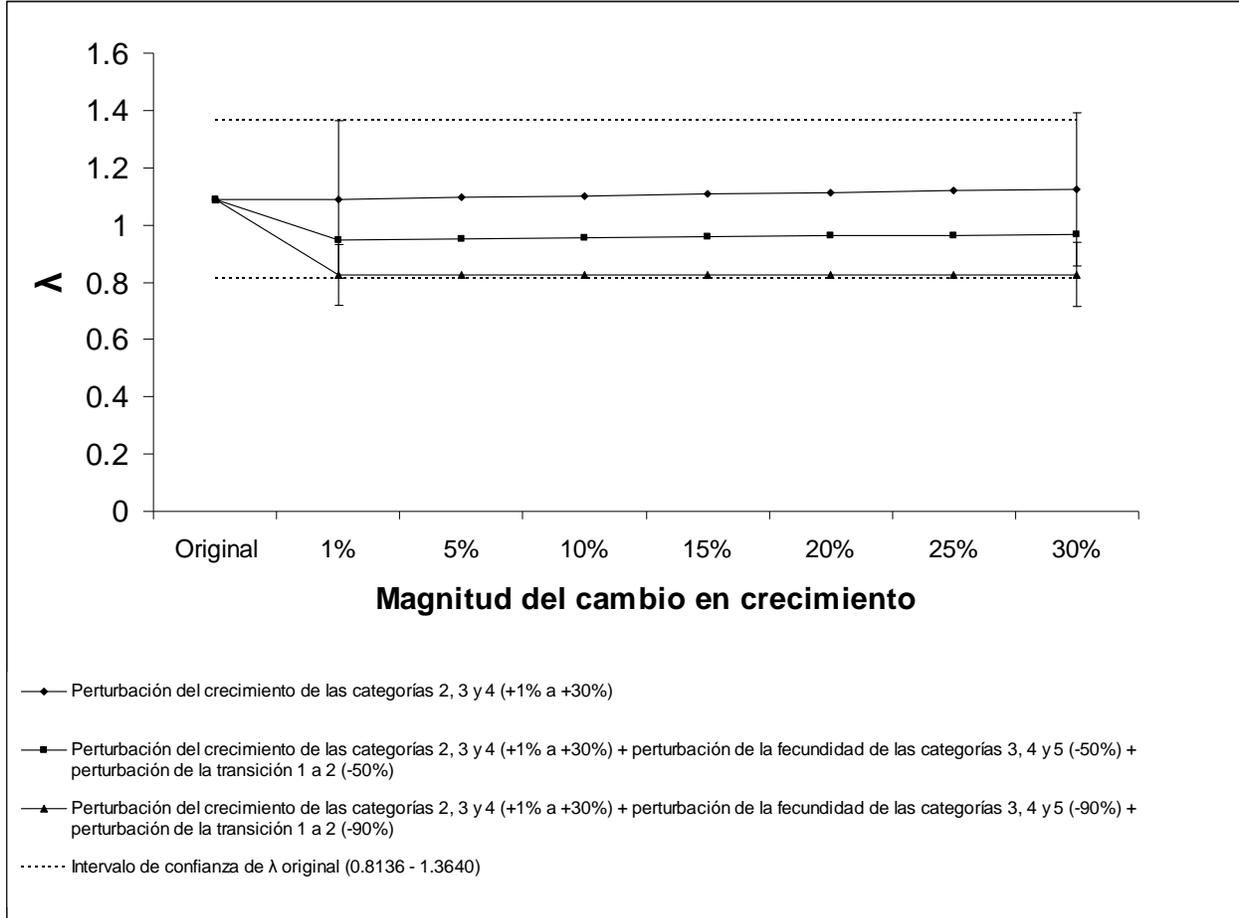


Figura 28. Respuesta del valor de λ a cambios en las entradas de crecimiento para las categorías de juveniles y adultos y con la combinación de la disminución al 50% de fecundidad y sobrevivencia de plántulas. Las barras representan intervalos de confianza del 95% de los valores extremos de λ .

V. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

5.1. Patrón de distribución espacial, densidad poblacional y etapas iniciales del establecimiento de *Mammillaria supertexta*.

Se ha mencionado que las causas de agregación en el caso de poblaciones vegetales pueden ser diversas, entre ellas la variación en las condiciones del hábitat, el método de dispersión de las especies y la modificación local por otros individuos de la misma o de otra especie (Matteucci y Colma, 1982; Franco *et al*, 1985). En el caso del establecimiento de las cactáceas se han señalado factores limitantes particulares: la intensidad de la radiación solar, las elevadas temperaturas del aire y del suelo, así como la baja disponibilidad de agua y nutrientes del sustrato (Valiente-Banuet *et al.*, 1991a; Rodríguez y Ezcurra, 2000).

El patrón de distribución espacial de *Mammillaria supertexta* en el sitio de estudio es de tipo agregado, tal como se ha reportado para otras especies del género *Mammillaria* que habitan en la zona de Tehuacán-Cuicatlán (Martínez-Mendoza y López, 2000; Martínez-Hernández y Pacheco, 2000; Ramos, 2001). En el análisis por tamaños se reportó que los individuos de *Mammillaria supertexta* al incrementar su altura disminuyen el grado de agregación, evidenciando con esto que los individuos pequeños presentan una distribución más agregada por las necesidades propias de los estadios por los que están pasando (plántulas, juveniles y adultos pequeños), pero al ganar mayor envergadura y una vez establecidos en el terreno los individuos tienden a una distribución al azar, la cual dependerá de factores como la competencia, la depredación, entre otros factores. Este patrón en cuanto al comportamiento de distribución entre individuos en estadios tempranos y maduros ya ha sido observado en especies del género *Pinus* (Com. Pers. Del Castillo, 2006).

Una posible explicación de la agregación de la especie puede ser encontrada en el modo de dispersión de las semillas considerando que la mayoría de los individuos se establecen de manera colgante en los montículos, deslizamientos de roca y cortes que presenta el terreno del sitio de estudio que de por sí ya tiene una pendiente pronunciada, ellos pueden dejar caer las semillas o ser transportadas por el aire o el agua de la lluvia y al encontrar un sitio adecuado para germinar,

ya sea una pequeña grieta o un hueco, forman parches agregados de la especie. Estos parches podrían estar reflejando en la densidad de individuos de *Mammillaria supertexta* que en esta población se ha observado, la cual presenta un rango entre 614 individuos por hectárea (Peters y Martorell, 2000) hasta 6429.9 individuos por hectárea, que fue el dato obtenido en este estudio. Lo que muestra que hay zonas donde la concentración de plantas es mayor que en otras.

Se ha considerado que el reclutamiento de nuevos individuos en la familia Cactaceae en ambientes áridos y semiáridos se ve influenciado por las condiciones microambientales, donde los sitios adecuados para la germinación y la sobrevivencia están bajo la copa de plantas perennes o con la protección de rocas, dándose el fenómeno conocido como nodricismo (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Rodríguez y Ezcurra, 2000; Zuñiga *et al.*, 2005). Los resultados obtenidos respecto al proceso de germinación de las semillas y la sobrevivencia de plántulas de *M. supertexta* bajo distintas condiciones lumínicas (oscuridad, luz difusa y luz directa), determinaron que este es efectivamente un factor limitante para el establecimiento, sin embargo en el campo no se encontró una evidencia de asociación entre *Mammillaria supertexta* con los árboles o arbustos en el sitio de estudio. En este mismo contexto Peters y Martorell (2000) reportaron que esta especie no se encuentra asociada con rocas. Por lo anterior se puede determinar que el establecimiento de *Mammillaria supertexta* bajo nodrizas como estrategia de ocupación del hábitat no es una opción.

M. supertexta, al contrario de otras especies del mismo género y que habitan en zonas cercanas al sitio de estudio, como *M. casoi*, *M. collina*, *M. carnea*, *M. kraehenbuehlii*, *M. oteroi* y *M. dixanthocentron* (Valiente-Banuet *et al.*, 1991a; Rodríguez- Ezcurra, 2000; Martínez-Hernández y Pacheco, 2000; Martínez-Mendoza y López, 2000; Peters y Martorell, 2000) se presenta en sitios en los cuales aparentemente no hay facilitadores (bióticos o abióticos) para su establecimiento (Cuadro 17). Otras especies del género *Mammillaria* distribuidas en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán tampoco muestran asociación biótica o abiótica, tal es el caso de *M. pectinifera*, *M. hernandezii*, *M. napina*, *M. solisioides*, *M. huitzilopochtli* y *M. crucigera* (Valiente-Banuet *et al.*, 1991a; Peters y Martorell, 2000; Ordaz-Santiago, 2001; Martorell and Patiño, 2006) (Cuadro 17).

Cuadro 17. Especies del género *Mammillaria*, con distribución cercana al área de estudio, para las cuales ha sido reportada si están o no asociadas a nodrizas.

Especie	Nodriza	Localidad	Referencia
Asociadas a alguna clase de nodriza			
<i>M. casoi</i>	<i>Castela tortuosa</i>	Zapotitlán Salinas, Puebla, México	Valiente-Banuet <i>et al.</i> , 1991
<i>M. collina</i>	<i>Castela tortuosa</i> y <i>Caesalpinia melanadenia</i>	Zapotitlán Salinas, Puebla, México	Valiente-Banuet <i>et al.</i> , 1991
<i>M. carnea</i>	<i>Castela tortuosa</i>	Zapotitlán Salinas, Puebla, México	Rodríguez y Ezcurra, 2000
<i>M. kraehenbuehlii</i>	<i>Agave macrocantha</i> /rocas	Ixcatlán y Coixtlahuaca, Oaxaca, México	Martínez-Hernández y Pacheco, 2000
<i>M. oteroi</i>	<i>Quercus castanea</i>	Suchixtlahuaca, Oaxaca, México	Martínez-Mendoza y López, 2000
<i>M. dioxanthocentron</i>	Piedras	*Nd	Peters y Martorell, 2000
No asociadas			
<i>M. pectinifera</i>		Zapotitlán Salinas, Puebla, México	Rodríguez y Ezcurra, 2000
<i>M. huitzilopochtli</i>		Cuicatlán y Santiago Quiotepec, Oaxaca.	Ordaz-Santiago, 2001
<i>M. hernandezii</i>		*Nd	Peters y Martorell, 2000
<i>M. napina</i>		*Nd	Peters y Martorell, 2000
<i>M. solisioides</i>		*Nd	Peters y Martorell, 2000
<i>M. supertexta</i>		*Nd	Peters y Martorell, 2000
<i>M. crucigera</i>		Oaxaca, México	Martorell y Patiño, 2006

* Nd = Dato no disponible

Si bien la distribución de *M. supertexta* no puede ser explicada por la asociación con especies nodrizas, es un hecho que las semillas de la especie no germinan a luz directa y las plántulas observan un comportamiento de sobrevivencia mayor como resultado de la disminución en la incidencia de la luz solar que puede proporcionar la sombra. La inclinación del terreno y la exposición podrían ser los factores que proporcionan las condiciones de sombra que requiere la especie para llevar a cabo el establecimiento, debido a que se observó que por la fuerte pendiente de los cerros y la exposición al ir avanzando el día proyectan una sombra que cubre a la mayor parte de los individuos en las horas de radiación solar más intensa y por otro lado esa parte de los cerros recibe fuertes vientos provenientes de la Sierra Norte que contribuyen a bajar las altas temperaturas que pueden registrarse en la zona. Martorell y Patiño (2006) reportan las ventajas que representan los acantilados en la sobrevivencia de los individuos de *Mammillaria crucigera*, una especie saxícola estricta que pertenece a la serie *Supertextae*, permitiéndole escapar de las altas temperaturas de los sitios planos. Esto sugiere la conveniencia de evaluar los efectos de la verticalidad del relieve en *Mammillaria supertexta* en el periodo de establecimiento.

La variación en cuanto al número de semillas producidas por frutos provenientes de individuos de *M. supertexta* de diferentes tamaños resultó bastante amplia, de una a sesenta y nueve. Esto influyó para que no se pudiera detectar variación estadísticamente significativa en cuanto a la producción de semillas dependiendo de la categoría de tamaño de los individuos de los cuales provenían los frutos. Según Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes (2000) en las cactáceas la diferencia en cuanto al número de semillas producidas por fruto puede ser enorme, en algunos casos se puede llegar a más de 1000 semillas por fruto (*Pilosocereus chysacanthus*), y en otros de una a cinco semillas por fruto (*Pereskia aculeata*). La variación en la producción de semillas por fruto también puede observarse al interior de una especie. Del Castillo (1988) reportó que algunos frutos de *Ferocactus histrix* contenían hasta 2200 semillas mientras que otros frutos solo tenían 300. Otero y Meyrán (1969), citados por Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes (2000), reportaron que los frutos de *Echinocereus pulchellus* tenían de 40 a 100 semillas por fruto y León de la Luz y Domínguez-Cadena (1991) reportaron de 52 a 1566 por fruto para *Stenocereus gummosus*. En el caso de *M. supertexta* la variación en cuanto al número de semillas producidas podría deberse a pérdida de la capacidad en cuanto a la producción de polen o a un proceso de polinización ineficiente, esto último debido a que por su tamaño los granos de polen (aproximadamente 0.04 mm) pueden ser transportados por el viento logrando alejarse de manera aleatoria sin que necesariamente sean depositadas en un estigma lo que en otras poblaciones de cactus se ha visto que solventan las avispas y/o abejas con su intervención (Nobel, 1998). Es importante considerar para estudios posteriores una evaluación en cuanto a la producción de polen, del proceso de polinización y del flujo genético efectuado al interior de esta población y con las poblaciones cercanas con el fin de determinar la variabilidad que existe en la especie y sus posibilidades de persistencia.

Las semillas de *Mammillaria supertexta* presentaron entre 50 y 89.3% de germinación, resultado que podría considerarse medio si tomamos como referencia a especies que habitan en el mismo Valle de Tehuacán-Cuicatlán como *M. hernandezii* o *M. huitzilopochtli*, cuyas semillas recientes han registrado 100% y 99% de germinación respectivamente (Flores-Martínez y Manzanero-Medina, 2003). Sin embargo, este porcentaje indica que no es necesaria la aplicación de tratamientos pregerminativos debido a la ausencia de latencia.

En este trabajo se confirmó el fotoblastismo positivo de *Mammillaria supertexta* reportado con anterioridad por Benítez- Rodríguez *et al.* (2004). En cuanto al inicio de la germinación se observó diferencia relacionada posiblemente con la cantidad de humedad disponible en el sustrato, puesto que la actividad dio inicio en el sustrato de suelo proveniente del área de estudio, luego en arena y por último en el papel filtro. No obstante que al obtener los porcentajes finales de germinación los valores más bajos se registraron precisamente en el sustrato con suelo del área de estudio.

Según la comparación múltiple de las medias, los tratamientos bajo condiciones de la cámara de germinación se caracterizan por su inicio temprano del proceso de germinación, su homogeneidad en cuanto a la tasa de germinación y elevado porcentaje final de germinación; mientras que los tratamientos bajo nodriza se caracterizan por iniciar el proceso en un periodo de días mayor, mayor heterogeneidad en la tasa de germinación y por presentar el porcentaje de germinación acumulado más bajo. En base a lo anterior, el éxito en cuanto a los porcentajes de germinación estarán determinados por los niveles de radiación solar recibidos y quedará pendiente determinar los intervalos exactos de intensidad de la luz a la que se lleva a cabo con el mayor éxito la germinación en la especie aquí evaluada.

5.2. Análisis matricial

De la matriz para el ciclo 2006-2007 se generó una λ con valor de 1.088 (± 0.2752), que sugiere estabilidad con tendencia al crecimiento de la población bajo estudio. Este es un resultado similar a los que han sido reportados en trabajos demográficos para especies del género *Mammillaria* que habitan en la misma región. Para una de las dos poblaciones de *M. huitzilopochtli* abordadas en su estudio por Flores-Martínez y Manzanero-Medina (2005) se obtuvieron valores de λ de 1.14 y 1.28, para sus ciclos correspondientes. Hay otras especies cuyas poblaciones se encuentran estables como *M. kraehenbuehlii*, cuya población ubicada entre Ixcatlán y Coixtlahuaca registró una λ de 1.0 (Martínez-Mendoza, 2003). En especies como *M. crucigera* y *M. huitzilopochtli* (población con disturbio) se han reportado valores de λ que no difieren significativamente de la unidad, sin embargo existen evidencias de que presentan tendencias hacia la declinación de sus poblaciones (Contreras y Valverde, 2002; Flores-Martínez y Manzanero-Medina, 2005). La

población de *M. pectinifera*, abordada en su estudio por Valverde y Zavala-Hurtado (2005), se encuentra en el extremo pues el valor reportado de λ de 0.743 la coloca como una población en declinación con limitada habilidad de persistencia.

El valor de λ obtenido para la población de *M. supertexta* (2006-2007) debe tomarse con precaución debido a diferentes eventos. Primero: la alta tasa de fecundidad y sobrevivencia de plántulas. Es importante recordar que los valores en cuanto a estos parámetros demográficos que se incorporaron a la matriz fueron el resultado de experimentos en laboratorio y en las instalaciones del Jardín Botánico Regional "Cassiano Conzatti", y en los meses en que se llevó a cabo el experimento de sobrevivencia de plántulas (Noviembre2006-Abril2007) una proporción considerable de los días el cielo estuvo nublado e incluso con algunas lluvias, lo que pudo haber determinado la alta sobrevivencia de las plántulas expuestas a las condiciones del mencionado Jardín, tomando en cuenta que la disponibilidad de agua es uno de los factores más importantes para el establecimiento de las especies de la familia Cactaceae (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991). Al contrario de lo que sucedió en el Jardín, en el campo esta condición es uno de los factores limitantes para su establecimiento. Los resultados en campo indican que en el ciclo 2006-2007 no se presentó reclutamiento de nuevos individuos de *M. supertexta* en la población y muestran una baja proporción de individuos pequeños, lo que sugiere que el reclutamiento es un proceso poco frecuente, siendo este comportamiento reportado en otras especies de la familia Cactaceae como una característica ecológica que hace a las especies vulnerables a distintos factores de disturbio (Álvarez *et al.*, 2004).

En segundo término, el valor de λ puede explicarse por la probabilidad de sobrevivencia de los individuos juveniles y adultos, expresada sobretodo en la permanencia de los individuos de cada una de estas categorías, que junto con las entradas de fecundidad y transición de plántula a juvenil presentaron los valores más altos dentro de la matriz de transiciones (Otros aspectos se mencionan posteriormente en el apartado 5.3).

La población de *M. supertexta* en Santiago Quiotepec no ha alcanzado la estructura estable de tamaños, a pesar de que en el modelo se obtuvo un valor de λ que indica que la población está creciendo. Esto se puede explicar a través de la exposición de los supuestos del modelo matricial

de proyección poblacional. Así, en esta clase de modelos el concepto de "equilibrio" está basado en que el ambiente y los parámetros demográficos se mantienen constantes; no obstante la heterogeneidad en estos parámetros existe tanto en el tiempo como en el espacio, por lo que la mayoría de las poblaciones en condiciones naturales no se encuentra en equilibrio en lo que se refiere a estructura poblacional (Caswell, 2001).

La mortalidad de individuos de *M. supertexta* se relaciona en gran medida al sitio donde viven. Como se expuso en la sección anterior, esta población se ve favorecida por la sombra, aunque no necesariamente de plantas nodriza o rocas, muy probablemente de microhabitats que proporciona el cerro; sin embargo, el fuerte grado de pendiente ocasiona que trozos de cerro se desprendan y con ellos arrastran a las plantas. La erosión natural debida a las características propias del terreno se ve agravada por los cortes hechos a los cerros por el camino de terracería. Otra causa de mortalidad es ocasionada por la presencia de ganado caprino que se supone es la responsable de las evidencias de depredación de algunos individuos, sobretodo adultos de las categorías cuatro y cinco encontrados con pedazos quitados. Consideración adicional merece el hecho que *M. supertexta* se encuentra amenazada por actividades humanas como la visita de personas, la extracción de recursos maderables y sus implicaciones, la cercanía de caminos principales y al núcleo de población más importante de la zona (Peters y Martorell, 2000).

El valor reproductivo por categoría de tamaño se incrementó con el tamaño de los individuos. El valor más alto se presentó para la categoría cinco, lo cual puede explicarse a partir de que los individuos agrupados en ella exhiben el valor más alto de fecundidad y la mayor probabilidad de sobrevivencia. Los individuos reproductivos (categorías tres, cuatro y cinco) muestran una tendencia a disminuir su mortalidad conforme incrementa el tamaño. El valor reproductivo observa este mismo patrón de comportamiento en otras mamilarias como *M. magnimamma*, *M. crucigera*, *M. kraehenbuehlii*, *M. pectinifera* (Valverde *et al.*, 2004; Contreras y Valverde, 2002; Martínez-Mendoza, 2003; Valverde y Zavala-Hurtado 2005), al contrario de lo que ocurre en cactáceas de porte mayor como *Neobuxbaumia macrocephala* (Esparza, 1998).

Es claro que la mayor influencia en λ esta dada por la permanencia de los individuos juveniles, así como de aquellos que comienzan a reproducirse. El crecimiento es el segundo parámetro en

importancia, sobretodo de las categorías uno y dos. Esto es una condición importante en *M. supertexta*, que es una especie de vida larga, pues conduce la mayor parte de sus reservas y energía a la sobrevivencia y al crecimiento, destinando un bajo porcentaje para producir nueva descendencia; esto ultimo pudo corroborarse en el campo pues no se observó reclutamiento.

Por tratarse de una población en crecimiento los valores de elasticidad más altos se presentan en los estadios de juveniles y adultos pequeños que inician a ser reproductivos. Además la fecundidad de los individuos de la categoría tres tiene un peso preponderante en λ , por lo que modificaciones en estas etapas provocaría cambios importantes en la tasa de crecimiento poblacional.

5.3. Simulaciones numéricas del comportamiento poblacional y análisis de viabilidad poblacional.

En este trabajo se usaron datos experimentales para determinar las entradas de fecundidad y sobrevivencia de plántulas, por lo que ambos parámetros pueden ser sobreestimaciones de lo que podría registrarse en campo.

La reducción del 50% en la fecundidad (categorías 3, 4 y 5) de manera simultanea con la transición 1 a 2 (sobrevivencia de plántulas) representa en λ una disminución por debajo de la unidad, lo cual es una consideración optimista del comportamiento de estos eventos en el campo; tomando en consideración que en experimentos de germinación en campo con semillas de plantas del mismo género no se ha observado ninguna radícula emergida (Contreras y Valverde, 2002) o en un porcentaje muy bajo, como en *M. magnimamma* de 1% (Valverde *et al.*, 2004). Los reportes de sobrevivencia en algunas especies cercanas a *M. supertexta* no han superado el 25% de éxito (Contreras y Valverde, 2002; Martínez-Mendoza, 2003; Flores-Martínez y Manzanero-Medina, 2005) y suponiendo condiciones drásticas, la simulación por perdida de fecundidad y sobrevivencia en conjunto en un 95% produce una λ cuyo valor queda fuera del intervalo de confianza calculado para la λ original.

La simulación de entradas de fecundidad y de la transición 1 a 2 (sobrevivencia de plántulas) tienen una connotación diferente en el valor de λ cuando se modifican de manera separada o en conjunción con cambios en las entradas de permanencia y crecimiento de individuos juveniles y reproductivos, evidenciando que la permanencia de los individuos juveniles y adultos de *M. supertexta* es un parámetro muy importante en el destino de la población, puesto que el aumento de la mortalidad de los individuos en estas categorías conlleva una disminución en el valor de λ y es solo un poco más importante que la fecundidad o la sobrevivencia, cuando se analiza su impacto de forma separada en λ . Al hacer una combinación de cambios en fecundidad, transición 1 a 2 y permanencia de las categorías 2, 3, 4 y 5, retoma mayor importancia la permanencia de individuos juveniles y adultos en λ tal como se ha reportado en otros trabajos con cactáceas (Esparza, 1998; Godínez-Alvarez *et al.* 2003).

El crecimiento de las categorías 2, 3 y 4 no representa un aumento considerable en λ , aun con un incremento del 30% de los valores originales (que sería bastante difícil de que se presentará en campo). Lo que debe tomarse en cuenta es que cuando se disminuye la fecundidad (categorías 3, 4 y 5) y la sobrevivencia de plántulas en un 50%, el valor de λ cae por debajo de la unidad aún presentándose crecimiento teórico del 30% de todos los individuos juveniles y reproductivos.

Así, una de las alternativas de conservación que existen para la población de *M. supertexta* es la protección de su hábitat, que debe encaminarse sobre todo a la reducción de la erosión del terreno en los cortes hechos en los cerros para en trazo del camino. Una segunda acción favorable sería la elaboración de un plan de manejo y reglamentación del ganado caprino en la región. Con esto se podrían observar disminución de la mortalidad de individuos juveniles y adultos que inician a reproducirse, mismos que en el análisis de elasticidad contribuyen con los valores más altos. Además con estas acciones se generarían mejores condiciones para la sobrevivencia de semillas y plántulas, eventos que, como se observó en los resultados, constituye una fuerte limitante para el crecimiento poblacional de *M. supertexta* en este sitio.

BIBLIOGRAFIA

- Aguiar, M. R. y O. E. Sala. 1999. Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution*. 14 (7): 273-277.
- Akcakaya, H. R. 2000. Population viability analyses with demographically and spatially structured models. *Ecological Bulletins*. 48:23-38
- Álvarez- Buylla, E. and M. Slatkin. 1994. Finding confidence limits on population growth rates: three real examples revised. *Ecology*. 75: 852-863
- 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
- Arias, M. S.; S. Gama L. y L U. Guzmán C. 1997. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Fascículo 14. Cactaceae A. L. Juss. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 146 pp.
- Arreola-Nava, H. J. 1997. Formas de vida y características morfológicas. *In: Suculentas Mexicanas/Cactáceas*. CVS Publicaciones. p 27-35
- Beissinger S. R. and M. I. Westphal. 1998. On the use of demographic models of population viability in endangered species management. *Wild Manage*. 62: 821-841
- Benítez-Rodríguez, J. L., A. Orozco-Segovia and M. Rojas-Aréchiga. 2004. Light effect on seed germination of four *Mammillaria* species from the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Central, Mexico. *The southwestern naturalist*. 49(1):11-16
- Benton, T. G. y A. Grant. 1999. Elasticity analysis as an important tool in evolutionary and population ecology. *Trends in Ecology and Evolution*. 14(12): 467-471
- Bravo, H. H. 1978. Las Cactáceas de México. Tomo I. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 743 pp.
- Bravo-Hollis, H. and L. Scheinvar. 1995. El interesante mundo de las cactáceas. Fondo de Cultura Económica. México.
- Brigham, C. A. and D. M. Thomson. 2003. Approaches to Modeling Population Viability in Plants; An Overview. *In: Brigham, C. A. and M. W., Schwartz (Eds). Population Viability in Plants. Ecological Studies*. 165: 145-171

- Caswell, H. 1986. Life cycle models for plants. In: Gross L. J. and R. M. Miura (eds.) Lectures of Mathematics in the Life Sciences. American Mathematics Society. USA.
- Caswell, H. 2001. Matrix population models: construction, analysis and interpretation. Sinauer Associates, Sunderland. M. A. 722 p
- CNA. 2005. Datos diarios de temperatura máxima, temperatura mínima y precipitación registrados en la Estación climatológica de Quiotepec, Cuicatlán, Oaxaca durante el periodo 1995-2005. Comisión Nacional del Agua.
- Cody, M. L. 1993. Do Cholla Cacto (*Opuntia* spp., Subgenus *Cylindropuntia*) use or need nurse plants in the Mojave Desert? *Journal of Arid Environments*. 24: 139-154.
- Contreras, C. and M. T. Valverde. 2002. Evaluation of the conservation status of a rare cactus (*Mammillaria crucigera*) through the analysis of its population dynamics. *Journal of Arid Environments*. 51:89-102
- Coulson, T., G. M. Mace, E. Hudson and H. Possingham. 2001. The use and abuse of population viability analysis. *Trends in Ecology and Evolution*. 16:219-221
- De Kroon, H. A. Plaisier; J. van Groenendael, H. Caswell. 1986. Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology*. 67: 1427-1431
- Del Castillo, R. F. 1988. Fenología y remoción de semillas en *Ferocactus histrix*. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. 33: 5-14.
- Durán, R. y M. Franco. 1995. La contribución de la ecología de poblaciones: el caso de *Pseudophoenix sargentii* Wendl. Ex Sarg. En la península de Yucatán, En: Linares, E. *et al.* 1995. Conservación de Plantas en Peligro de Extinción: Diferentes Enfoques. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Esparza, D. L. G. 1998. Estudio poblacional de *Neobuxbaumia macrocephala*: Análisis matricial. Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 69 p.
- Ezcurra, E. 1997. De árboles leñosos a suculentas espinosas. In: *Suculentas Mexicanas/Cactáceas*. CVS Publicaciones. p 43-47
- Fieberg, J. and S. P. Ellner. 2000. When is it meaningful to estimate an extinction probability? *Ecology*. 81: 2040-2047
- Flores, J., E. Jurado and A. Arredondo. 2006. Effect of light on germination of seeds of Cactaceae from the Chihuahuan Desert, Mexico. *Seed Science Research*. 16: 149-155

- Flores-Martínez, A. 1995. Patrones de sobrevivencia de plántulas de *Neobuxbaumia tetetzo* (Coulter) Backeberg bajo la sombra de tres especies de arbustos nodriza en una zona semiárida de Puebla (México). Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 39p
- Flores-Martínez, A. y G. I. Manzanero-Medina. 2005. Método de Evaluación de Riesgo de Extinción de *Mammillaria huitzilopochtli* D. R. Hunt. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. 50: 15-26.
- Flores-Martínez, A. y G. I. Manzanero-Medina. 2003. Germinación comparativa de especies del género *Mammillaria* endémicas de Oaxaca, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. 48: 36-51
- Franco, J., G. de la Cruz, A. Cruz, A. Rocha, N. Navarrete, G. Flores, E. Kato, S. Sánchez, L. Abarca y C. Bedia. 1985. Manual de ecología. Editorial Trillas. México. 266 p.
- Franco, M. 1990. Ecología de Poblaciones. *Ciencias*. 4:4-9
- Godínez, A. H. O. 1991. Propagación de cactáceas: una experiencia para su cultivo y conservación. Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 39 pp.
- Godínez-Alvarez, H., T. Valverde and P. Ortega-Baes. 2003. Demographic trends in the Cactaceae. *The Botanical Review*. 69(2): 173-203
- Godínez-Alvarez, H. and Valiente-Banuet, A. 1998. Germination and early seedling growth of Tehuacan Valley cacti species: the role of soils and seed ingestion by dispersers on seedling growth. *Journal of Arid Environments*. 39: 21-31
- Groenendaal, J. V., H. de Kroon and H. Caswell. 1988. Projection matrices in population biology. *Trends in Ecology and Evolution*. 3: 264-269
- Groom, M. J. and M. A. Pascual. 1998. The analysis of population persistence: an outlook on the practice of viability analysis. In: Fiedler, P. L and P. F. Kareiva (eds). *Conservation Biology*. Chapman and Hall. New York. p 4-27
- Hernández, H. M. y H. Godínez A. 1994. Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. *Acta Botánica Mexicana*. 26: 33-52.
- Hernández, H. M., C. Gómez-Hinostrosa y B. Goettsch Cabello. 2004. Cactáceas. En: A. J. García-Mendoza, M. J. Ordoñez y M. Briones-Salas (eds.) *Biodiversidad de Oaxaca*. Instituto de

- Biología, UNAM-Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza- World Wildlife Found, México. pp. 199-207
- Hunt, D. 1999. CITES Cactaceae checklist. Royal Botanical Gardens Kew/ Internacional Organization for Succulent Plant Study. Inglaterra
- INEGI. 1993. San Juan Bautista Cuicatlán, Estado de Oaxaca. Cuaderno estadístico municipal. INEGI, Gobierno del Estado, H. Ayuntamiento de San Juan Bautista Cuicatlán. 101 p.
- INEGI. 2001a. Carta Topográfica 1: 50 000. San Juan Bautista Cuicatlán E 14D17. Oaxaca. México.
- INEGI. 2001b. Carta Edafológica 1: 250 000. Oaxaca E 14-9. Oaxaca. México.
- JMP, Institute. 1995. JMP Statistics Graphic Guide version 3.2.1. SAS Institute. Cory.
- Kenneth, A.K. 1976. Quantitative and Dynamic Plant Ecology. Edward Arnold. Second Edition. Great Britain 26-29
- Krebs, J. 1985. Ecología: Estudio de la distribución y abundancia. Harla. Segunda edición. México. 753 p
- León de la Luz, J. L. y R. Domínguez-Cadena. 1991. Evaluación de la reproducción por semilla de la pitaya agria (*Stenocereus gummosus*) en Baja California Sur, México. *Acta Botánica Mexicana*. 14: 75-87
- Ludwing J.A. and J. F. Reynolds. 1988. Statistical ecology. A primer methods and computing. Wiley Interscience Publications. New York. 337p.
- Mandujano, M. C.; C. Montaña; M. Franco; J. Golubov; A. Flores-Martínez. 2001. Integration of demografic annual variability in a clonal desert cactus. *Ecology*. 82 (2): 344-359
- Martínez, M. 1948. Algunas observaciones relativas a la flora de Cuicatlán, Oaxaca. Anales del Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. 19 (2): 365-391.
- Martínez-Hernández, G. C. y G. S. Pacheco. 2000. Técnicas de propagación y estudio ecológico para el manejo y conservación de *Mammillaria kraehenbuehlii* (Krainz) Krainz. Memoria de Residencia Profesional. Instituto Tecnológico Agropecuario de Oaxaca. Oaxaca. México. 81 p.
- Martínez-Mendoza, D. y F. M. López. 2000. Estudio ecológico y propagación sexual y asexual de *Mammillaria oteroi*. Memoria de Residencia Profesional. Instituto Tecnológico Agropecuario de Oaxaca. Oaxaca. México. 89 p.

- Martínez-Mendoza, D. 2003. Demografía de *Mammillaria kraehenbuehlii* (Krainz) Krainz en la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Tesis de Maestría. Instituto Tecnológico Agropecuario de Oaxaca. Oaxaca. México. 87 p.
- Martorell, C. and P. Patiño. 2006. Globose cacti (*Mammillaria*) living on cliffs avoid high temperatures in a hot dryland of Southern Mexico. *Journal of Arid Environments*. 67: 541-552
- Matteucci, S. y A. Colma. 1982. Metodología para el estudio de la vegetación. The General Secretariat of the Organization of American States. Washington, D. C. 168 p.
- Menges, E. S. 2000. Population viability analyses in plants : challenges and opportunities. *Trends in Ecology and Evolution*. 15: 51-56
- Miranda, F. 1948. Datos sobre la vegetación de la Cuenca Alta del Papaloapan. Anales del Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. 19 (2):334-364.
- Miranda, F. y E. Hernández-X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 28: 29-179
- Moloney, K. A. 1986. A generalized algorithm for determining canopy size. *Oecologia*. 69: 176-180
- Morris, W., D. Doak, M. Groom, P. Kareiva, J. Fieberg, L. Gerber, P. Murphy, and D. Thomson. 1999. A practical handbook for population viability analysis. The Nature Conservancy. 79 p.
- Nobel, P. S. 1998. Los incomparables agaves y cactus. México. Trillas. 211 p.
- Ordaz-Santiago, J. A. 2001. Estudio ecológico de *Mammillaria huitzilopochtli* en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Oaxaca. Memoria de Residencia Profesional. Instituto Tecnológico Agropecuario de Oaxaca. 51 p
- Pearl, R. 1928. The Rate of Living. Knopf, New York
- Peters, E. y C. Martorell. 2000. Conocimiento y conservación de las mamilarias endémicas del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Instituto de Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México. Informe final. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Picó, F. X. 2002. Desarrollo, análisis e interpretación de los modelos demográficos matriciales para la Biología de la Conservación. *Ecosistemas*. 3 (URL:<http://www.aeet.org/ecosistemas/023/investigación2.htm>).
- Piñero, D. 1976. Distribución de las plantas en el espacio y su importancia en los estudios de Ecología Vegetal. *Biología*. 6(1-4): 19-26

- Ramírez-Padilla, C. A. and T. Valverde. 2005. Germination responses of three congeneric cactus species (*Neobuxbaumia*) with differing degrees of rarity. *Journal of Arid Environments*. 61: 333–343
- Ramos, M. S. 2001. Propagación de especies endémicas al género *Mammillaria* distribuidas en la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Memoria de Residencia Profesional. Instituto Tecnológico Agropecuario de Oaxaca. Oaxaca. México. 82 p.
- Reyes, S.J., C. Brachet, J. Pérez y A. Gutiérrez. 2004. Cactáceas y otras plantas nativas de la Cañada, Cuicatlán, Oaxaca. CFE-Sociedad Mexicana de Cactología, A.C-Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México-Comisión de Nacional de Áreas Naturales Protegidas-Cuicatlán, A. C. – México. 196 p.
- Rodríguez, C. y E. Ezcurra. 2000. Distribución espacial en el hábitat de *Mammillaria pectinifera* y *M. carnea* en el Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. 45: 4-14
- Rojas-Aréchiga, M. y J. L. Benítez-Rodríguez. 1999. Propagación de cactáceas. Resúmenes del II Congreso Mexicano y I Congreso Latinoamericano y del Caribe sobre cactáceas y otras plantas suculentas. Oaxaca, México. p134
- Rojas-Aréchiga, M. y Vázquez-Yañez, C. 2000. Cactus seed germination: a review. *Journal of Arid Environments*. 44: 85-104.
- Rosas, B. M. D. y M. C. Mandujano S. 2002. La diversidad de historias de vida de cactáceas, aproximación por el triángulo demográfico. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. 47 (2): 33-41.
- Ruedas, M.; T. Valverde; S. Castillo A. 2000. Respuesta germinativa y crecimiento de plántulas de *Mammillaria magnimamma* (Cacataceae) bajo diferentes condiciones ambientales. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 66: 22-35.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa. México.
- Schemske, D. W.; B. C. Husband; M. H. Ruckelshaus; C. Goodwillie; I. M. Parker; J. G. Bishop. 1994. Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology*. 75 (3): 584-606.
- Schwartz, M. W. and C. A. Bringham. 2003. Why Plant Population Viability Assessment?. In: Bringham, C. A. and M. W., Schwartz (Eds). Population Viability in Plants. Ecological Studies. 165: 3-15

- SEMARNAT, 2002. Norma oficial mexicana NOM- O59-ECOL-2001. Protección ambiental- especies nativas de México de flora y fauna silvestre-categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio- lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación. Marzo de 2002
- Valiente-Banuet, A. and E. Ezcurra. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacán Valley, México. *Journal of Ecology*. 79: 961-971
- Valiente-Banuet, A., Bolongaro-Crevenna, A., Briones, O., Ezcurra, E., Rosas, M., Nuñez, H., Barnard, G. and Vazquez, E. 1991a. Spatial relationships between cacti and nurse shrubs in a semi-arid environment in central Mexico. *Journal of Vegetation Science*. 2: 15-20
- Valiente-Banuet, A., F. Vite y J. Zavala-Hurtado. 1991. Interaction between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse shrub *Mimosa luisiana*. *Journal of Vegetation Science*. 2:11-14.
- Valverde, P. L. and J. A. Zavala-Hurtado. 2005. Assessing the ecological status of *Mammillaria pectinifera* Weber (Cactaceae), a rare and threatened species endemic of the Tehuacán-Cuicatlán Region in Central Mexico. *Journal of Arid Environments*.
- Valverde, V. M. T, L. G. Esparza y C. Contreras. 1999. Dinámica poblacional de *Mammillaria crucigera* y *Neobuxbaumia macrocephala* en la región de Tehuacán-Cuicatlán. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. Informe final. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Valverde, T., S. Quijas, M. López-Villavicencio and S. Castillo. 2004. Population dynamics of *Mammillaria magnimamma* Haworth. (Cactaceae) in a lava field in central Mexico. *Plant Ecology*. 170: 167-184
- Vandermeer, J. 1978. Choosing category size in a stage projection matrix. *Oecologia*. 32:79-84
- Zavala-Hurtado, J. A. y A. Díaz-Solís. 1995. Repair, growth, age and reproduction in the giant columnar cacti *Cephalocereus columna-trajani* (Karwinski ex. Pfeiffer) Schumann (Cactaceae). *Journal of Arid Environments* 31: 21-31.
- Zúñiga, B., G. Malda y H. Suzán. 2005. Interacciones Planta-Nodriza en *Lophophora difusa* (Cactaceae) en un Desierto Subtropical de México. *Biotropica*. 37(3): 351-356