

912EJ



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

**“ANALISIS DEMOGRAFICO POR EDADES DE
Mammillaria magnimamma (CACTACEAE) EN EL
PEDREGAL DE SAN ANGEL, MEXICO, D.F.”**

T E S I S

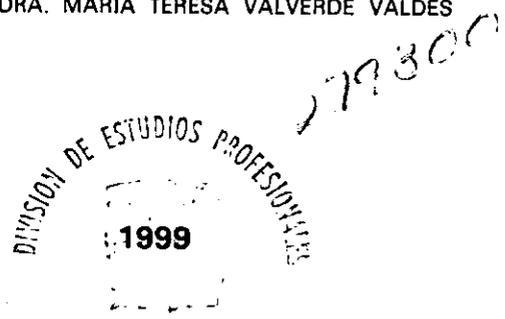
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

B I O L O G A

P R E S E N T A :

S A N D R A Q U I J A S F O N S E C A

DIR. DE TESIS: DRA. MARIA TERESA VALVERDE VALDES



**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**

FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



MAT. MARGARITA ELVIRA CHÁVEZ CANO
Jefa de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis:

Análisis demográfico por edades de Mammillaria magnimamma (Cactaceae)
 en el Pedregal de San Ángel, México, D.F.

realizado por Quijas Fonseca Sandra

con número de cuenta 9115882-2, pasante de la carrera de Biología.

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio

Atentamente

Director de Tesis

Propietario

Dra. María Teresa Valverde Valdés

M. Teresa Valverde V.

Propietario

Biól. Ernesto Vicente Vega Peña

[Firma]

Propietario

M. en C. Irene Pisanty Baruch

ipibarch.

Suplente

M. en C. Silvia Castillo Arguero

Silvia Castillo Arguero

Suplente

Dr. José Santiago Arizaga Pérez

[Firma]

Edna María Suárez Díaz

Consejo Departamental de Biología

Dra. Edna María Suárez Díaz

A mi madre:

Por que siempre soñaste disfrutar de este momento,
perdóname por que no fue así.
Te quiero y te extraño mucho.

A mi padre:

Por el apoyo y amor que me has brindado
en todo momento. Gracias por confiar en mi.
Te quiero mucho.

A mis hermanos:

Por que son una parte muy importante de mi vida,
compartiendo y aprendido tantas cosas juntos.
Los amo con todo mi corazón.

AGRADECIMIENTOS

Mi más profundo agradecimiento a la personita linda y maravillosa que es Tere Valverde, por haberme permitido contar con su confianza y amistad en los momentos difíciles de mi vida.

A la querida maestra Irene Pisanty por su incomparable amistad, además de su apoyo tanto moral y académico en estos momentos tan difíciles. Muchísimas gracias.

Al comité de sinodales Dra. María Teresa Valverde Valdés, Béd. Ernesto V. Vega Peña, M. en C. Irene Pisanty Baruch, M. en C. Silvia Castillo Arqueiro y el Dr. J. Santiago Arizaqa Pérez. Muchas gracias por tomarse la molestia en leer esta tesis y contribuir a que mejorara en su versión final.

A todas las personas que siempre estuvieron dispuestas a tomar los datos de diámetro y fenología: Tere Valverde, Pedro Mendoza, Silvia Castillo, Mariana Hernández, Cinthya Contreras, Marcela Ruedas, Lijia Esparza, Elena Vilchis, Ariel Arias, Manuela López, Lucrecia Trejo, Efraín Aquirre, Mariana Romero, Oswaldo Nuñez, Adrián Gutiérrez y Pilar Mendoza.

A Lucrecia Trejo y Marcela Ruedas por haberme permitido utilizar parte de sus datos e incluirlos en esta tesis. Gracias.

A las meqapersonas del Laboratorio Especializado de Ecología que me brindaron una amistad sincera, además de que hemos logrado ser grandes amigos: Tere, Irene, Mariana, Pedro, Cinthya, Lucas, Marcela, Manuela, Lijia, Elena y Ariel.

A Patty Balvanera y Efra Aquirre por la gran amistad que nos une y por todas las cosas que estamos logrando juntos.

A todas mis amigas del no tan famoso círculo ecléctico: Esther, Yazmin, Gaby, Pilar, Claudia, Mariana y Alma.

A mis familiares que me dieron muchísimos ánimos para terminar esta parte tan importante de mi vida

Esta tesis fue realizada gracias al apoyo económico del proyecto financiado por CONACYT-No. 3181P-N960B.

CONTENIDO

RESUMEN	1
CAPITULO 1. ANTECEDENTES TEORICOS	2
1.1 <u>Ecología de poblaciones</u>	2
1.1.1 Demografía.....	3
1.2 <u>Tablas de Vida</u>	6
1.3 <u>Demografía y conservación</u>	11
1.3.1 Conservación en cactáceas	13
1.3.2 Patrones demográficos en cactáceas	14
1.3.3 Cactáceas globosas: el caso del género <i>Mammillaria</i>	15
1.4 <u>Las respuestas de las plantas ante los disturbios: el caso del fuego</u>	18
1.5 <u>Objetivos</u>	21
CAPITULO 2. SITIO Y ESPECIE DE ESTUDIO	22
2.1 <u>Sitio de estudio: El Pedregal de San Ángel</u>	22
2.1.1 Localización y Características Generales.....	22
2.1.2 Clima	23
2.1.3 Suelo	23
2.1.4 Vegetación	24
2.1.5 Zonas de trabajo	24
2.2 <u>Especie de estudio : <i>Mammillaria magnimamma</i> Haworth.</u>	27
CAPITULO 3. MATERIALES Y METODOS.....	29
3.1 <u>Cálculo de la edad a partir del tamaño</u>	29
3.1.1 Individuos menores de un año de edad. (Fase de invernadero)	29
3.1.2 Individuos mayores de un año de edad. (Fase de campo).....	30
3.1.3 Análisis estadístico sobre la estructura de edades.....	32
3.2 <u>Fenología reproductiva y ecología de las etapas tempranas del desarrollo</u>	33
3.2.1 Fenología	33
3.2.2 Experimentos de germinación de semillas	33
3.2.3 Análisis estadístico sobre los porcentajes finales de germinación de semillas	34
3.2.4 Experimentos de sobrevivencia de plántulas	34
3.2.5 Análisis estadístico sobre las curvas de sobrevivencia de plántulas	35
3.3 <u>Construcción y análisis de la tabla de vida estática</u>	36
3.3.1 Análisis de sobrevivencia	36
3.3.2 Tabla de vida estática	38
CAPITULO 4. RESULTADOS.....	40
4.1 <u>Cálculo de la edad a partir del tamaño</u>	40
4.1.1 Individuos menores de un año de edad. (Fase de invernadero)	40

4.1.2 Individuos mayores de un año de edad. (Fase de campo).....	41
4.2 <u>Curva de crecimiento individual a largo plazo</u>	45
4.3 <u>Estructura de edades de la población</u>	46
4.4 <u>Dinámica de las etapas tempranas del desarrollo</u>	48
4.4.1 Germinación.....	48
4.4.2 Sobrevivencia de plántulas.....	49
4.5 <u>Fenología reproductiva</u>	52
4.6 <u>Fecundidad</u>	54
4.7 <u>Tablas de vida estática</u>	58
4.8 <u>Crecimiento poblacional</u>	62
4.9 <u>Mortalidad</u>	62
CAPITULO 5. DISCUSION	65
5.1 <u>Crecimiento individual</u>	65
5.2 <u>Biología reproductiva</u>	68
5.3 <u>Crecimiento poblacional</u>	71
CONCLUSIONES	79
LITERATURA CONSULTADA	80

RESUMEN

En el presente trabajo se construyeron tablas de vida estáticas, clasificando a los individuos por edades, para evaluar el crecimiento de dos poblaciones de *Mammillaria magnimamma* localizadas en una zona conservada y una zona perturbada dentro de la Reserva del Pedregal de San Ángel. A partir de datos de germinación y establecimiento de plántulas y la medición de parámetros demográficos (como fecundidad y crecimiento individual) para cada una de las dos zonas, se pudo estimar la tasa de crecimiento de cada población y evaluar la manera en la que ésta se ve modificada ante eventos de disturbio.

Se encontró que la tasa de crecimiento del diámetro en individuos de *M. magnimamma* menores de un año de edad, bajo condiciones controladas, fue de 0.0025 cm/año. En individuos de edades mayores y bajo condiciones de campo, la tasa de crecimiento varía de acuerdo a su diámetro. Los individuos alcanzan una longevidad natural de 22-23 años, aproximadamente. Su período reproductivo anual comienza en febrero y finaliza en agosto, siendo los individuos de mayor edad los que presenta la máxima actividad reproductora. La germinación y sobrevivencia de plántulas, bajo condiciones de campo, son las etapas más críticas del estado de vida de esta especie, ya que presentan las tasas de mortalidad más elevadas. Las tasas de crecimiento poblacional (λ) de las dos zonas de estudio son mayores a la unidad, indicando que ambas poblaciones se encuentran creciendo, aunque la zona perturbada presenta una λ menor que la conservada.

Aunque las poblaciones de *M. magnimamma* localizadas dentro del Pedregal aparentemente no presentan un peligro inmediato de desaparición, hay que tomar en cuenta que, al igual que muchas otras cactáceas, son especies altamente vulnerables a eventos de disturbio, lo cual es patente en las bajas tasas de crecimiento observadas.

CAPITULO 1. ANTECEDENTES TEORICOS

1.1 Ecología de poblaciones

Se entiende por población a un grupo de organismos de la misma especie que ocupan un espacio particular en un momento dado (Krebs 1994). Las poblaciones presentan un conjunto de características que son medidas estadísticas colectivas y que no pueden ser aplicadas a los individuos que las componen. Estas características, conocidas como propiedades emergentes de las poblaciones, son de tres tipos generales:

- a) Descriptores de la abundancia. Es común que se utilice alguna medida de densidad (individuos por unidad de área).
- b) Descriptores de la dinámica numérica interna. En este rubro entran principalmente las tasas de natalidad y mortalidad y las de inmigración y emigración.
- c) Estructura poblacional. Se refiere a la proporción de individuos de distintas categorías y puede ser descrita en diferentes términos:
 - Estructura de edades o tamaños. Describe el número relativo de jóvenes y viejos y/o el número relativo de individuos grandes y pequeños, respectivamente (Krebs 1994).
 - Estructura genética. Describe la heterogeneidad entre los individuos, como resultado de la variación de las frecuencias génicas y alélicas de la población (Silvertown and Lovett-Doust 1993).
 - Estructura espacial. Comprende la distribución de los individuos en el espacio como resultado de la variación en la densidad dentro de una población (Krebs 1994).
 - Proporción de sexos. Referida como la cantidad relativa de machos y hembras que componen a una población (Smith 1996).
 - Estructura de estadios. Describe el número relativo de individuos en los diferentes estadios en que está dividido el ciclo del vida de un organismo (Krebs 1994).

La ecología de poblaciones intenta explicar el origen de la estructura de una población, así como su dinámica numérica a través del tiempo y el espacio (Franco 1990). El propósito no es simplemente describir esta dinámica en sí misma, sino fundamentalmente hacer varios tipos de hipótesis e inferencias que expliquen cómo se distribuyen las diferentes especies en la naturaleza, y cuáles son los mecanismos de regulación numérica de las poblaciones y sus posibles consecuencias evolutivas, resultado de las diferentes presiones de selección que han

moldeado la historia de vida de cada especie en particular a través del tiempo (Stearns 1992, Silvertown and Lovett-Doust 1993).

1.1.1 Demografía

La demografía constituye una herramienta de trabajo fundamental para la ecología de poblaciones, pues comprende una serie de métodos que permiten analizar y describir de manera numérica la estructura y dinámica de las poblaciones a través del tiempo, a partir del conocimiento de las tasas vitales de nacimiento, crecimiento y mortalidad, las cuales describen el desarrollo de los individuos durante su ciclo de vida (Soberón 1987, Franco 1990). La respuesta de estas tasas al ambiente particular en el que se desarrollan los organismos determina la dinámica poblacional en un tiempo ecológico (Caswell 1989), mientras que en un contexto evolutivo, las predicciones acerca de estas respuestas permiten analizar la intensidad de la selección natural sobre algunas características de la historia de vida de las especies estudiadas (Stearns 1992).

Los estudios demográficos permiten conocer no sólo el número de individuos de una población, sino cómo y por qué este número cambia a través del tiempo. El estudio de la dinámica de una población nos lleva al conocimiento de tres aspectos fundamentales a nivel poblacional:

- a) La tasa de crecimiento de la población como resultado de los nacimientos, las muertes, la inmigración y la emigración.
- b) Algunos atributos de la historia de vida de los organismos, por ejemplo, la edad a la primera reproducción, el número de eventos reproductivos a través del ciclo de vida, el número de descendientes en cada evento reproductivo y la longevidad máxima.
- c) Proyecciones sobre el futuro de la población asumiendo que las condiciones iniciales permanecieran constantes (Franco 1990, Stearns 1992).

Para describir la dinámica de una población se han desarrollado varios modelos de crecimiento que han servido como base para plantear una serie de preguntas con respecto al funcionamiento de las poblaciones. A continuación se explican, de manera general, los modelos de crecimiento exponencial y logístico, por ser los modelos fundamentales en los que se basa mucha de la teoría ecológica reciente.

a) *Crecimiento exponencial*

Es el modelo de crecimiento poblacional más sencillo, pues no considera el efecto de la densidad, de la estructura de edades (o de tamaños o de estados), de la estocasticidad ambiental, o de la variabilidad genética. Este modelo supone que todos los individuos de una población son equivalentes, no hay inmigraciones ni emigraciones y los recursos son ilimitados. De esta forma, el tamaño de la población sólo depende de los nacimientos y las muertes, que se producen en una cierta proporción constante (Larson 1992, Gotelli 1995, Padilla 1996).

La expresión matemática que expresa el tamaño de la población en un momento particular (N_{t+1}) como función del tamaño poblacional una unidad de tiempo antes (N_t), en el cual existen nacimientos (N) y muertes (M), además de inmigraciones (I) y emigraciones (E), es la siguiente :

$$N_{t+1} = N_t + N - M + I - E \dots\dots\dots(1)$$

En una población cerrada, es decir, en donde no existe migración, el crecimiento puede medirse como un cambio en el tamaño de la población (dN) durante intervalos de tiempo muy pequeños (dt):

$$dN / dt = N - M \dots\dots\dots(2)$$

Si incorporamos el índice instantáneo de nacimientos (n) y el índice instantáneo de muertes (m), que son proporcionales al tamaño de la población, tenemos que

$$dN / dt = (n - m) N \dots\dots\dots(3)$$

La expresión $n - m$ es igual a la constante r , que se conoce como la tasa intrínseca de incremento poblacional o parámetro Malthusiano. Así, la ecuación (3) queda como

$$dN / dt = rN \dots\dots\dots(4)$$

El valor de r determina si una población incrementa ($r > 0$), permanece constante en tamaño ($r = 0$) o declina hacia la extinción ($r < 0$). Cuando r es positiva, la población crecerá exponencialmente a través del tiempo, de manera proporcional al valor de r y al tamaño de la población.

Las poblaciones no mantienen un crecimiento exponencial indefinidamente, puesto que existen distintos factores que modifican esta tendencia, como por ejemplo la limitación de los recursos (capacidad de carga del ambiente) (Larson 1992, Gotelli 1995, Padilla 1996). Para describir el crecimiento poblacional de una manera más real se han desarrollado varios modelos que intentan corregir algunas de las limitaciones del modelo anterior. Uno de los más importantes ha sido el modelo logístico de crecimiento poblacional.

b) *Crecimiento logístico*

Este modelo de crecimiento poblacional toma en cuenta el efecto de la densidad, sobre el crecimiento que puede alcanzar la población. Debido a que este modelo de crecimiento toma como base el modelo exponencial, se asume que existe una distribución estable de edades, al menos inicialmente, además de que no existe migración. Supone que los recursos son limitados para la reproducción, el crecimiento y la sobrevivencia, y que estos determinan el tamaño máximo que puede alcanzar la población. De esta manera, los índices de natalidad y mortalidad dependen del tamaño de la población (Gotelli 1995, Smith 1996).

Al retomar la ecuación de crecimiento exponencial (4), es sencillo añadir la expresión que representa el efecto de la densidad:

$$dN/ dt = rN (K - N / K).....(5)$$

La constante K representa la capacidad de carga, es decir, el número máximo de individuos que la población de esa especie puede soportar en un ambiente particular o, desde el punto de vista matemático, es la densidad poblacional a la cual el número de nacimientos es igual al número de muertes y, por lo tanto, no hay crecimiento poblacional. El término $(K-N)/K$ ó $(1-N/K)$ se conoce como la capacidad no utilizada de crecimiento de la población (Krebs 1994, Gotelli 1995, Smith 1996, Gutiérrez y Sánchez 1998). Esta expresión puede adquirir valores entre 0 y 1. Cuando la población (N) se encuentra cerca de su capacidad de carga (K), el crecimiento se verá reducido.

Los modelos de crecimiento exponencial y logístico, consideran que todos los miembros de la población son equivalentes. Sin embargo, se sabe que existen diferencias entre los individuos, ya que su aporte al crecimiento de la población es diferente. Por esta razón, se han desarrollado otras herramientas que toman en cuenta otros parámetros para describir de manera

más detallada a la población. Una de estas herramientas son las tablas de vida, estructuradas por edades o estadios, y otra son las matrices de proyección poblacional definidas por categorías de edades, tamaños o estados.

1.2 Tablas de Vida

En una tabla de vida se incluyen los datos de sobrevivencia, mortalidad y reproducción de los individuos de una población, generalmente clasificados por categorías de edad; esto permite, entre otras cosas, ubicar las edades más vulnerables o en las que se da una mortalidad más significativa y también cuantificar el crecimiento de la población. La primera tabla de vida que se construyó para una población humana es atribuida a Aemilius Macer (225 a.C.), de la Roma antigua, y en ella se presentaba una estimación de la esperanza de vida de un individuo a una edad particular (Larson 1992, Ricklefs 1996). Dada la importancia que adquirió el uso de tablas de vida en poblaciones humanas, esta herramienta se extendió a poblaciones animales y vegetales. La primera tabla de vida empleada para una población animal fue la de R. Pearl y S.L. Parker, de 1921, calculada a partir de un estudio de laboratorio en la mosca de la fruta, *Drosophila melanogaster* (Ricklefs 1996), en tanto que para poblaciones vegetales su uso es más reciente. El primer análisis de tabla de vida para una población vegetal en su estado natural fue para poblaciones de *Plantago major*, *P. media* y *P. lanceolata* (Harper 1977). A partir de esas fechas, los análisis demográficos en plantas utilizando las tablas de vida, se han vuelto relativamente frecuentes, sobre todo en poblaciones forestales (Leverich and Levin 1979).

Una tabla de vida considera las diferencias demográficas que existen entre los individuos de los distintos estadios del ciclo de vida mediante la clasificación de la población según su estructura de edades y es posible utilizar este tipo de análisis aún cuando hay sobreposición de generaciones (Begon *et al.* 1988). El hecho de que los individuos de una población no sean todos iguales puede ser un factor importante para el crecimiento poblacional. Los factores que determinan estas diferencias son diversos e inherentes a cada especie. Tradicionalmente se ha supuesto, generalmente en poblaciones animales, que las diferencias entre los individuos de una misma población están dadas principalmente por la edad. De este modo, resulta útil dividir a la población en grupos de edad, con el objeto de calcular las tasas de sobrevivencia y fecundidad específicas para cada clase de edad.

Hay dos tipos básicos de tablas de vida en ecología de poblaciones; su diferencia radica en la forma en como son recolectados los datos. En las tablas de vida de "cohorte" (dinámicas u horizontales) se estudia una sola cohorte de individuos (es decir, un grupo de individuos nacidos en un mismo intervalo de tiempo) desde su nacimiento hasta la muerte del último sobreviviente y a partir de esto se calculan las tasas de sobrevivencia y mortalidad por categoría.

El segundo tipo de tabla de vida es llamada "estática" (específica en el tiempo o vertical) y es comúnmente utilizada para organismos iteróparos de vida larga con generaciones superpuestas, incluso cuando los organismos son sésiles. En las tablas de vida estáticas los datos de sobrevivencia y mortalidad por categoría de edad son obtenidos a partir del análisis de la estructura de edades de la población (Odum 1985, Begon *et al.* 1988, Krebs 1994).

En poblaciones naturales es difícil determinar la edad de los individuos de muchas especies, tales como plantas, hongos y colonias de invertebrados (Primack 1993). Incluso en los casos en los que esta variable se puede determinar, la desventaja reside en que la edad de un individuo no es necesariamente la mejor medida de su "status" biológico o de su destino demográfico potencial (Begon *et al.* 1988).

En organismos de vida larga, como es el caso de muchos vegetales, las tablas de vida pueden ser o han sido utilizadas de la misma manera que en las poblaciones animales, pero en muchos casos este enfoque es poco conveniente para las peculiaridades de las plantas. La tasa de crecimiento individual en plantas depende mucho del ambiente local y de su etapa de desarrollo siendo, en consecuencia, muy variable, de tal forma que dos plantas de la misma edad pueden tener tamaños totalmente diferentes y destinos demográficos distintos (Silvertown and Lovett-Doust 1993). Sin embargo, existen ocasiones en las que el conocimiento de las circunstancias que han afectado a la población por un intervalo largo de tiempo facilita en gran medida la interpretación de las estructuras de edades, pues nos brindan una gran cantidad de información sobre el estado presente y pasado de la población (Begon *et al.* 1988).

La tabla de vida esta compuesta por una serie de columnas, que estan encabezadas por la designada como x , la cual indica (y numera) las diferentes edades o etapas del ciclo de vida. La segunda columna, n_x , incluye la mayor parte de los datos brutos obtenidos de la población e indica el número de individuos sobrevivientes observados en el intervalo de edad x . La columna l_x indica la proporción de la cohorte original que sobrevive al inicio de la edad x . Esta columna está encabezada por un valor estandarizado l_0 , de 1000, o en ocasiones de 1.00 o 100, y todos los

valores siguientes son calculados a partir de este (Begon *et al.* 1988, Krebs 1989, Smith 1996)

$$l_x = n_x / n_0 \dots\dots\dots(6)$$

La columna l_x es la base para la construcción de una curva de sobrevivencia, a través de la cual se puede comparar la sobrevivencia entre sexos, entre cohortes originada en diferentes años, entre poblaciones y entre especies. Una curva de sobrevivencia muestra los cambios en el número de individuos de la cohorte a través del tiempo, desde el momento en que nacen hasta que mueren. Esta se obtiene graficando la proporción de sobrevivientes a través del tiempo (i.e., en las diferentes clases de edad). Con el objeto de facilitar los análisis comparativos, las curvas de sobrevivencia siempre se realizan calculando el logaritmo de l_x , o bien graficando l_x en una escala logarítmica en el eje de las ordenadas contra la edad (en el eje de las abscisas); (Krebs 1994, Smith 1996).

Las curvas de sobrevivencia son modelos conceptuales y suelen ser clasificadas de acuerdo a tres tipos hipotéticos propuestos por Pearl en 1928 y retomados por Deevey en 1947: curvas de tipo I, de tipo II y de tipo III, de acuerdo al patrón de mortalidad de los individuos, es decir, si la mortalidad se encuentra concentrada hacia el final de la vida, se mantiene más o menos constante o se concentra en las edades iniciales, respectivamente. Su validez depende de la veracidad de la tabla de vida y particularmente de los datos de la columna l_x . Aunque la tabla de vida y su respectiva curva de sobrevivencia representan el comportamiento típico de la población bajo estudio, no siempre se ajustaran a los modelos hipotéticos establecidos. La tabla de vida describe el comportamiento de la población en un lugar y tiempo específico, bajo condiciones ambientales específicas y asumiendo que presenta una distribución estable de edades (Smith 1996).

La mortalidad se registra en la columna d_x , que corresponde a la proporción de la cohorte original que muere durante cada intervalo x a $x+1$ y se calcula como la diferencia entre l_x y l_{x+1} . La tasa de mortalidad específica de cada categoría de edad, q_x , puede ser considerada como la "probabilidad" media de morir que tiene un individuo de la categoría x . La variable q_x es equivalente a $1-p_x$, donde p_x indica la probabilidad de sobrevivencia de los organismos de la categoría x (Begon *et al.* 1988, Krebs 1989, Smith 1996). Para calcular q_x se utiliza la siguiente expresión:

$$q_x = d_x / l_x \dots\dots\dots(7)$$

Para determinar la esperanza media de vida de los individuos al comienzo de la edad x , e_x , es necesario estimar otros dos estadísticos: L_x y T_x . L_x es el número de individuos vivos, en promedio, en el intervalo de edad x a $x+1$; en tanto que T_x se puede definir como el tiempo de todos los individuos que viven desde la edad x hacia adelante (Krebs 1989, Smith 1996).

La forma de calcular e_x es la siguiente :

$$e_x = T_x / n_x \dots \dots \dots (8)$$

en donde T_x , se obtiene de la siguiente forma:

$$T_x = \sum_x^{\omega} L_x \dots \dots \dots (9)$$

y a su vez L_x se calcula como:

$$L_x = \frac{n_x + n_{x+1}}{2} \dots \dots \dots (10)$$

La variable e_x se interpreta como el tiempo que resta de vida a un organismo promedio de la categoría x , y su valor va disminuyendo hacia las categorías de edad más grandes.

Además del análisis de sobrevivencia, una tabla de vida incluye datos de la reproducción de los individuos de las diferentes categorías de edad de la población. Estos datos se expresan en la columna m_x (función de maternidad) que indica el número de descendientes por individuo de la categoría x , lo cual representa la fecundidad individual o la tasa de nacimientos en cada intervalo de edad. Uno de los valores más importantes que se pueden obtener a partir de los datos de la tabla de vida y que depende en gran medida de la fecundidad es la tasa reproductiva neta (R_0), que cuantifica el promedio de descendientes totales producidos por un individuo a lo largo de toda su vida (Begon *et al.* 1988, Krebs 1994).

La forma más habitual de calcular R_0 :

$$R_0 = \sum (l_x m_x) \dots \dots \dots (11)$$

R_0 puede ser interpretada de dos maneras: es el número promedio de descendientes por individuo en el transcurso de su vida, o también puede concebirse como el factor multiplicativo que convierte el tamaño original de una población al tamaño de la población una generación más

tarde.

El tiempo generacional (T_g) es una medida que indica el tiempo promedio transcurrido entre el nacimiento de los padres y el nacimiento de la descendencia. Como la descendencia nace a lo largo de un período de tiempo y no de manera sincrónica, el cálculo del tiempo generacional es sólo aproximado. La medida del tiempo de una generación se define como sigue:

$$T_g \approx \frac{\sum l_x m_x x}{\sum l_x m_x} = \frac{\sum l_x m_x x}{R_0} \dots \dots \dots (12)$$

Cuando se conoce la tasa reproductiva neta (R_0) y el tiempo generacional (T_g), se puede calcular la tasa de incremento de la población (r) directamente como un índice instantáneo

$$r \approx \ln R_0 / T_g \dots \dots \dots (13)$$

Debido a que el tiempo generacional es una estimación aproximada, este valor de r es sólo una aproximación a su valor real cuando las generaciones se traslapan. El valor real puede obtenerse por igualdad de la ecuación de Euler-Lotka (Begon *et al.* 1988, Stearns 1992)

$$1 = \sum e^{-rx} l_x m_x \dots \dots \dots (14)$$

La tasa intrínseca de incremento poblacional es un índice instantáneo y puede ser convertida en un índice finito a través de la fórmula :

$$r = \ln \lambda \dots \dots \dots (15)$$

$$\text{y } \lambda = e^r \dots \dots \dots (16)$$

en donde λ es la tasa finita de crecimiento poblacional. Esta tasa puede adquirir valores mayores de la unidad (cuando la población está creciendo), iguales a la unidad (cuando la población está en equilibrio) o menores de la unidad (cuando la población está decreciendo).

1.3 Demografía y conservación

En la actualidad es común oír hablar del acelerado proceso de extinción que sufren las especies animales y vegetales debido a diversas causas, principalmente relacionados con actividades humanas (Primack 1993). La biología de la conservación, como ciencia nueva y multidisciplinaria, surge para tratar de resolver la gran amenaza que actualmente sufre la diversidad biológica de nuestro planeta, teniendo dos objetivos principales: primero, investigar el impacto humano sobre la diversidad biológica y segundo, desarrollar propuestas para prevenir la extinción de especies y promover la conservación de las comunidades biológicas (Primack 1993, Soulé 1993).

Como parte de los esfuerzos de conservación de especies, se han propuestos diversas categorías para evaluar su estado de conservación y permitir su protección y persistencia a largo plazo. Algunas de estas categorías son:

-*Especies raras*: especies cuya población es biológicamente viable, aunque escasa de manera natural, debido a que presenta densidades poblacionales bajas, una distribución geográfica restringida y/o gran especificidad de hábitat (Primack 1993, Norma Oficial Mexicana 1994, Hunter 1996).

-*Especies amenazadas o vulnerables*: especies que podrían estar en peligro de extinción en un futuro cercano, si los factores que ocasionan el deterioro o pérdida del hábitat continúan operando, siendo la causa principal de la disminución en el tamaño de sus poblaciones (Primack 1993, Norma Oficial Mexicana 1994, Hunter 1996).

-*Especies en peligro de extinción*: especies cuyas áreas de distribución o densidades poblacionales han sido reducidas a tal punto que su viabilidad poblacional está en riesgo o es poco probable en toda su área de distribución, debido principalmente a la destrucción o modificación drástica del hábitat, sobreexplotación, enfermedades o depredación, entre muchos otros (Primack 1993, Norma Oficial Mexicana 1994, Hunter 1996).

En la actualidad existen varios métodos para evaluar o asignar alguna categoría de *status* de conservación a una especie. Uno de ellos contempla la realización de análisis de viabilidad poblacional (PVA) (Soulé 1993). Los análisis de viabilidad poblacional (PVA's) buscan determinar si la especie en cuestión tiene la capacidad para persistir en el ambiente con ciertas probabilidades, dada su tasa de crecimiento, su tamaño poblacional y sus características de variabilidad genética (Shaffer 1991, Boyce 1992, Menges 1992). Además, considera los efectos de pérdida, fragmentación y deterioro del hábitat (Primack 1993), así como diversos aspectos

genéticos (i.e., deriva génica, depresión por endogamia, etc).

Otra forma de evaluar el estado de conservación de una especie es a través del monitoreo directo que permite conocer los cambios temporales de la población como respuesta a cambios del medio ambiente (Primack 1993, Hunter 1996). Existen tres tipos de monitoreo:

- a) los inventarios, que son el conteo repetitivo del número de individuos presentes en una población, lo cual permite conocer si la población se encuentra numéricamente estable, incrementa o decrece.
- b) las inspecciones, que se llevan a cabo mediante un muestreo repetitivo de la población, a través de la cual se obtiene la densidad de la especie dentro de una comunidad, además de estimar el tamaño de la población relacionándola con el tamaño de área que ocupa.
- c) los estudios demográficos, que incluyen un análisis de los diferentes individuos (por categorías de edad, estado o tamaño) de la población, conociendo para cada clase o categoría sus índices de crecimiento, reproducción y sobrevivencia (Primack 1993).

La importancia de los estudios demográficos radica en que la información recabada puede ser usada para la descripción y análisis de las historias de vida de las especies estudiadas, y para calcular la tasa de crecimiento de la población e identificar los estados críticos en su ciclo de vida (Menges 1986, Caswell 1989). Dentro de los tres tipos de monitoreo directo, este último, es el que genera mayor información y, cuando es analizado cuidadosamente, es una de las herramientas más valiosas usadas para tomar decisiones acerca del manejo de las poblaciones (Primack 1993, Hunter 1996).

A pesar de la importancia que guardan los estudios demográficos para evaluar el *status* de conservación de una especie, este tipo de enfoque analítico originalmente se llevó a cabo con otros fines. En un principio se aplicó a poblaciones naturales de hierbas y arbustos de zonas templadas, y después se aplicó principalmente a árboles de zonas cálidas secas y húmedas. Recientemente se ha empezado a aplicar a especies que presentan una reducción preocupante en sus poblaciones, tanto por factores bióticos y abióticos naturales, como por presiones de tipo humano, encontrándose actualmente amenazadas (Harper 1977, Franco and Silvertown 1990, Hernández-Apolinar 1992, Martínez-Ramos y Alvarez-Buylla 1995, Olmstead and Alvarez-Buylla 1995, Esparza 1998).

1.3.1 Conservación en cactáceas

La familia Cactaceae tiene dos centros de diversificación muy importantes a nivel mundial, uno de ellos es México. Se estima, en forma conservadora, que hasta la fecha se han descrito cerca de 110 géneros y 2000 especies de cactáceas (Arias 1993), además de concentrar un alto índice de endemismos a nivel genérico (73%) y específico (78%) (Hernández y Godínez-Alvarez 1994). Existen más de 800 especies reconocidas de cactáceas que se distribuyen en México (Hunt 1992), lo cual constituye alrededor del 40% de las especies de esta familia descritas hasta el momento (Anderson *et al.* 1994). La notable diversidad florística de la familia Cactaceae en México y su alto grado de endemismo, así como la sobrecolecta de que son objeto y la destrucción o modificación de los hábitats en los que viven, determinan que sea una de las familias de plantas superiores con más especies (299) en la lista de la IUCN (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza), (Sánchez-Mejorada 1982, Arias 1993, Hernández y Godínez-Alvarez 1994). A pesar de la gran riqueza florística que esta familia representa en nuestro país, solo ha sido principalmente la base de inventarios florísticos. En años recientes ha cobrado importancia en áreas como fisiología vegetal, ecología y conservación.

Es de notar la marcada ausencia de estudios demográficos y poblacionales sobre cactáceas, no sólo en México, sino a nivel mundial. El estudio de las cactáceas con enfoque poblacional nos permitirá abordar preguntas fundamentales sobre su biología, incluyendo fenómenos como su alto índice de endemismos, su distribución y/o abundancia limitadas, sus historias de vida particulares y sus adaptaciones a ambientes extremos, entre otras.

En nuestro país, durante los últimos años se ha despertado la conciencia por proteger la biodiversidad, por lo que se han hecho esfuerzos en crear áreas naturales protegidas y normas oficiales que regulen el manejo y conservación de especies.

Algunas de estas áreas comprenden una rica flora de cactáceas, siendo en algunos de estos lugares elementos dominantes de la fisonomía del lugar. Dos de las varias reservas creadas en nuestro país, con estas situación, son la Reserva de Tehuacán-Cuicatlán, en Puebla y Oaxaca y la Reserva de la Biosfera de Mapimí, que incluye porciones de los estados de Durango, Coahuila y Chihuahua. En la primera de ella las cactáceas son la séptima familia con mayor cantidad de especies (con 81 sp.), mientras que en la segunda, es la tercera familia en importancia de especies presentes (con 33 sp., sólo superada por gramíneas y compuestas) (Cornet 1985, Arias 1993, Dávila *et al.* 1993, Hernández y Bárcenas 1995, Arias *et al.* 1997). De

esta manera, la creación de estas áreas protegidas permite evaluar el estado de conservación de las especies de esta familia, para conocer el comportamiento de sus poblaciones en estado natural y proponer medidas de conservación y manejo.

Otra de las medidas adoptadas por el gobierno federal con respecto a la conservación, fue la publicación del 16 de mayo de 1994 del Diario Oficial de la Federación, en donde se hace mención de la flora y fauna silvestres, terrestres y acuáticas, que se encuentra dentro de las categorías de protección decretadas y que señala la importancia que guardan los estudios poblacionales para determinar el status de conservación de las especies.

En materia de regulación internacional, México firmó los tratados de la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de la Flora y la Fauna Silvestres (CITES) que proporciona el marco legal para la regulación del comercio de especies amenazadas que son explotadas comercialmente.

1.3.2 Patrones demográficos en cactáceas

Con base en los estudios demográficos y poblacionales que se han hecho hasta el momento con especies de esta familia de plantas, destacan las siguientes características :

- a) Son especies muy vulnerables a diferentes tipos de perturbación como son:
 - el pastoreo por diferente tipo de ganado (del Castillo 1982, Jordan and Nobel 1982, Reid *et al.* 1983, Bowers 1997, Suzán 1997, Huerta y Escobar 1998, Jiménez *et al.* 1998, Ramírez *et al.* 1998).
 - la colecta ilícita de ejemplares y la fragmentación del hábitat por actividades agrícolas (del Castillo 1982, Chacón 1984, Martínez *et al.* 1993, Suzán 1997, Huerta y Escobar 1998, Jiménez *et al.* 1998).
 - la sobrecolecta, cuando son un recurso alimenticio para poblaciones humanas y como plantas de ornato (del Castillo 1982, Huerta y Escobar 1998, Jiménez *et al.* 1998, Ramírez *et al.* 1998).

- b) Cuando han sufrido un daño físico severo, la recuperación es muy lenta y afecta la tasa de crecimiento individual y la edad a la primera reproducción (Zavala-Hurtado and Díaz-Solis 1995).

- c) Los períodos de germinación de semillas, establecimiento y sobrevivencia de plántulas son particularmente vulnerables a variables ambientales como las heladas severas, sequías prolongadas, temperaturas extremas y variación en la humedad (Steenbergh and Lowe 1969, Turner *et al.* 1969, Brum 1973, Steenbergh and Lowe 1976, 1977, Jordan and Nobel 1981, del Castillo 1982, Steenbergh and Lowe 1983, Parker 1989, Valiente-Banuet and Ezcurra 1991, Valiente-Banuet *et al.* 1991a, 1991b, Mandujano *et al.* 1998, Suzán *et al.* 1998).
- d) Presentan tasas anuales de crecimiento individual y poblacional muy lentas (ciclos de vida frecuentemente muy largos); (Steenbergh and Lowe 1977, Jordan and Nobel 1982, Steenbergh and Lowe 1983, Gibson and Nobel 1986, Parker 1988, Schmalzel *et al.* 1995, Zavala-Hurtado and Díaz-Solís 1995, Bowers 1997, Suzán *et al.* 1998, Esparza 1998, Jiménez *et al.* 1998, Ramírez *et al.* 1998, Ruedas 1999).
- e) Presentan asociación con rocas y/o plantas que proveen condiciones microclimáticas adecuadas para el establecimiento y sobrevivencia de plántulas como son la disminución de la radiación lumínica, la temperatura y la evaporación del agua, efecto conocido con el nombre de nodricismo (Brum 1973, Steenbergh and Lowe 1976, 1977, Trujillo 1982, McAuliffe 1984, Parker 1987a, Nobel 1989, Valiente-Banuet and Ezcurra 1991, Valiente-Banuet *et al.* 1991a, 1991b, Suzán *et al.* 1994, Esparza 1998, Leirana y Parra 1998, Rodríguez 1998).
- f) El tamaño y la estructura de edades de las poblaciones tiende a fluctuar marcadamente a través del tiempo (Steenbergh and Lowe 1983, Martínez *et al.* 1993, Pierson and Turner 1998).

Los escasos estudios poblacionales que han permitido conocer las características demográficas antes mencionadas explican, en gran medida, por qué las cactáceas son tan vulnerables a un evento de perturbación y cuales son problemas que deben afrontar para que sus poblaciones puedan establecerse, es decir, como influyen los factores bióticos y abióticos sobre la dinámica poblacional.

1.3.3 Cactáceas globosas: el caso del género *Mammillaria*.

Dentro del género *Mammillaria*, los estudios a nivel poblacional y demográfico realizados hasta el momento han sido con unas cuantas especies. Una de las primeras especies que se han estudiado es *Mammillaria microcarpa*, que se distribuye en el Desierto Sonorense, en donde se

evaluaron aspectos de distribución, abundancia y otros parámetros demográficos. Entre los resultados más importantes destaca su asociación al cactus arborescente *Opuntia fulgida*; sin embargo, también se le puede encontrar en lugares expuestos pero en menor cantidad. Los individuos que se encuentran asociados a *O. fulgida* son principalmente de categorías de tamaño pequeño (indicando reclutamientos exitosos). Esta asociación parece conferir a la mamilaria nodricismo contra el calor sofocante, el estrés hídrico, las temperaturas extremas de congelación y depredación de mamíferos de gran tamaño (McAuliffe 1984).

Valiente-Banuet y colaboradores (1991a) han demostrado que dos especies de *Mammillaria* que se distribuyen dentro del Valle de Tehuacán (*M. colina* y *M. casoi*), presentan asociación con plantas nodrizas. En el caso de *M. colina* se encuentra debajo de dos arbustos perennes: *Caesalpinia melanadenia* y *Castela tortuosa*; en cambio, *M. casoi* sólo se encuentra debajo de *C. tortuosa*. El principal factor que explica esta asociación es la diferencia de temperaturas que se presenta debajo del dosel del arbusto y en sitios expuestos.

Una de las cactáceas en las que se concentra un mayor número de trabajos es *Mammillaria pectinifera*, especie endémica y amenazada de la región de Tehuacán-Cuicatlán, de la que se han estudiado aspectos muy variados, como distribución geográfica y estado actual de las poblaciones, evaluando su área de distribución, tamaño poblacional, densidad, estructura de tamaños, etapas del establecimiento de plántulas y semillas, y características generales de su hábitat. Asimismo, se han analizado las posibles causas de deterioro de las poblaciones y los riesgos que las amenazan. Hasta la fecha se han encontrado un total de 10 poblaciones; los individuos que las conforman se encuentran agregados en espacios abiertos y asociados a un substrato calcáreo-rocoso. Al parecer los factores que más afectan el establecimiento de los individuos de *M. pectinifera* son la depredación y el micrositio en el que se da la germinación. Todas las poblaciones encontradas difieren en tamaño, densidad y estructura de tamaños, presentando evidencias de actividad humana (Peters *et al.* 1997, Peters y Ezcurra 1998).

Zavala-Hurtado y colaboradores (1997) también estudiaron una población de *M. pectinifera* en el Valle de Zapotitlán, en donde analizaron la producción de semillas, germinación, reclutamiento, crecimiento (que permitió estimar la edad), producción de flores y frutos, así como la mortalidad. Se encontró que la población se encuentra decreciendo ($\lambda = 0.91$), siendo la etapa adulta (de 12 a 27 mm de diámetro) la que más requiere atención para la conservación de poblaciones de esta especie. Se estimó, además, que en un periodo de 15.68 años sobrevivirá

solamente un 30% de la población.

Otro estudio sobre *M. pectinifera* y *M. camea* en la región del Valle de Zapotitlán, evaluó aspectos de distribución espacial, y de manera experimental, el efecto de las espinas sobre temperaturas superficiales y estado hídrico interno de las plantas, en individuos que se presentan en lugares expuestos y sombreados. Se encontró que *M. pectinifera* es capaz de colonizar cualquier parte del hábitat, siendo su cubierta de espinas la que influye en los mecanismos fisiológicos que le permiten sobrevivir en sitios desfavorables. En tanto, *M. camea* presenta asociación a sitios con sombra y preferentemente bajo áreas cercanas al tronco de arbustos de *Castela tortuosa*, con orientación este. Al parecer la cubierta de espinas no muestra un patrón claro como mecanismo que determine la distribución que presente una cactácea (Rodríguez 1998).

Otra especie actualmente en estudio es *M. crucigera*, especie endémica y amenazada de la región de Tehuacán-Cuicatlán. En este caso se ha encontrado que la tasa de crecimiento de la población, es ligeramente mayor a la unidad (aunque tomando en cuenta las tasas de germinación encontradas en condiciones de laboratorio), siendo las transiciones de permanencia y crecimiento las que más contribuyen a la tasa de crecimiento poblacional (Contreras, en preparación).

Los monitoreos realizados en *M. mathildae*, especie amenazada y endémica de la zona desértica de Querétaro, sobre aspectos de su viabilidad y estructura poblacional, muestran que la población presentó densidades bajas y alto espaciamiento entre los individuos; además, se vió que la fragmentación de su hábitat por la explotación de cantera y el sobrepastoreo afectan su viabilidad poblacional (García *et al.* 1998).

En el caso de *M. gaumeri*, especie endémica y amenazada de la costa de Yucatán, se ha valorado aspectos de distribución, abundancia y sobrevivencia de adultos, además de experimentos sobre establecimiento y sobrevivencia de plántulas en exposiciones contrastantes y de herbivoría. Se encontró que los individuos de tamaño pequeño pueden localizarse en diferentes microambientes, en tanto que los individuos de mayor tamaño presentan asociación con plantas nodrizas. Aparentemente, la dinámica poblacional de esta especie está relacionada con los cambios y perturbaciones que presente el matorral de duna costera, dentro del cual se encuentra (Leirana y Parra 1998).

Los estudios realizados con *M magnimamma*, la especie que nos ocupa, también han sido numerosos. A partir de un estudio de ecofisiología de la germinación y el crecimiento de plántulas, se encontró que sus semillas son fotoblásticas, con viabilidad alta, y no presentan mecanismos de latencia sofisticados (Ruedas 1999). Además, la tasa de crecimiento de las plántulas es muy lenta, aunque aumenta ligeramente cuando existen nutrientes, alta humedad y alta intensidad lumínica (Ruedas 1999). Por otro lado, se han realizados estudios para determinar su abundancia y patrón de distribución espacial en dos zonas del D.F.; en el Centro de Ecoguardas de Tlalpan (Díaz *et al.* 1997) y en el Pedregal de San Ángel (Trejo 1999). En este último sitio se encontró que presenta una densidad poblacional de 600 plantas/ha y que el tamaño de la planta no tiene relación alguna con la profundidad de suelo y nivel de exposición del micrositio que ocupa; se observó que las mayoría de las plantas prefieren micrositios con suelo de 1 a 5 cm de profundidad y una exposición lumínica del 30 al 50% (Trejo 1999). En un estudio que se realizó paralelamente al presente, se encontró , a través de un análisis demográfico con un enfoque matricial, que dos poblaciones que exhiben diferentes niveles de disturbio presentan una tasa de crecimiento poblacional ligeramente menor a la unidad (López-Villavicencio, en preparación).

1.4 Las respuestas de las plantas ante los disturbios: el caso del fuego

Uno de los factores que afecta determinadamente la dinámica poblacional de muchas especies de plantas son los disturbios, que ocurren de manera natural (o muchas veces provocados por el hombre) en los diversos ecosistemas. En particular este trabajo pretende analizar los efectos del disturbio por fuego sobre la demografía de una especie de cactácea. Así, es importante analizar el tipo de efectos, tanto demográficos como evolutivos, que pueden esperarse en comunidades sujetas a este tipo de perturbación.

Los términos disturbio y perturbación suelen presentar confusión, ya que usualmente se emplean como sinónimos; sin embargo, mientras que el primero es la causa, el segundo se refiere a los efectos (Rykiel 1985). En general, un disturbio natural es definido como un evento relativamente discreto en el tiempo que ocurre en una amplia variedad de biomas y tiene efectos tanto sobre las plantas como los animales, cambiando la disponibilidad de recursos, modificando el substrato o el ambiente físico en general (White and Pickett 1985, Pickett *et al.* 1989, Agee 1993). Los disturbios afectan diferentes ecosistemas, comunidades, poblaciones, taxa y niveles tróficos; su impacto es observable en todos los niveles de organización ecológica (Pickett and

White 1985, Pickett *et al.* 1989). Estos disturbios pueden ser causados por agentes como el fuego, el viento, las heladas, el agua, avalanchas, ríos de lava, insectos, enfermedades, etc. y muchos son causados por efectos de actividades humanas (Rykiel 1985, White and Pickett 1985, Agee 1993).

El fuego es un clásico agente de disturbio. Es un evento relativamente discreto en el tiempo que puede ser caracterizado por su frecuencia, intensidad, estacionalidad e incluso su tiempo de inicio. Este tipo de perturbación suele provocar respuestas tanto a nivel de los ecosistemas, como a nivel de los individuos. Las respuestas evolutivas de las plantas ante eventos frecuentes de perturbación por fuego han sido muy variadas y pueden resumirse como sigue:

- 1) Germinación. Algunos arbustos o árboles poseen semillas de testa dura que su permanencia en el suelo hasta que el fuego pase (latencia de testa). Algunas de estas semillas son consumidas por el fuego, otras son escarificadas, lo cual permite que se embeban y germinen en un ambiente rico en nutrientes y libre de competencia una vez que el fuego ha terminado (Agee 1993).
- 2) Crecimiento y desarrollo rápido. Algunas especies leñosas presentan características de historia de vida que les permiten completar su ciclo de vida rápidamente, siendo capaces de producir semillas entre dos eventos de fuego muy cercanos (Agee 1993).
- 3) Resistencia del follaje al fuego. Esta respuesta se presenta sobre todo en plantas que producen hojas con alto contenido de resinas o aceites (Agee 1993).
- 4) Corteza resistente al fuego. El espesor de la corteza, sobre todo en árboles, puede ser un factor crítico en determinar la sobrevivencia de la planta ante una perturbación por fuego (Agee 1993).
- 5) Yemas axilares latentes. Muchas especies de arbustos y una amplia variedad de árboles pueden regenerar la copa después del fuego por el rebrote de las yemas a lo largo del tallo y ramas laterales (Agee 1993).
- 6) Lignotúberculos. Un lignotúberculo es un abultamiento basal entre la raíz y el tallo que contiene yemas y sustancias de reserva. Cuando los tallos mueren a causa del fuego, las yemas latentes son estimuladas para rebrotar usando las reservas alimenticias (Christensen 1985, Agee 1993).
- 7) Floración. Después de un incendio, varias especies de arbustos o árboles suelen verse estimuladas para florecer, ya que sus hojas han sido quemadas o removidas y además existe una mayor disposición de nutrientes (Christensen 1985).

A nivel individual, después de un disturbio suelen verse afectadas características tales como el crecimiento, la arquitectura, la reproducción, la dispersión y la capacidad de interacción. La edad, tamaño y estructura genética de las poblaciones también pueden verse alteradas como resultado del disturbio. Esto tiene efectos importantes sobre las características demográficas de las poblaciones; tanto la mortalidad como la reproducción y el reclutamiento pueden modificarse, dando lugar a cambios en las tasas de crecimiento poblacional. Además, algunos atributos de la historia de vida que se relacionan con regímenes particulares de disturbio pueden evolucionar en respuesta a este tipo de eventos disturbio (White and Pickett 1985).

1.5 Objetivos

Objetivo General:

Construir una tabla vida estática, por edades, para dos poblaciones de *Mammillana magnimamma* en un sitio conservado y otro perturbado del Pedregal de San Ángel, para estimar la tasa de crecimiento poblacional con base en los datos de sobrevivencia y reproducción. Asimismo evaluar su estado de conservación.

Objetivos Particulares:

- a) Cuantificar la tasa de crecimiento individual para diferentes categorías de tamaño, lo que permitirá estimar la edad de los individuos a partir de variables de tamaño.
- b) Comparar las tablas de vida y las curvas de sobrevivencia de las poblaciones de la zona conservada y la zona perturbada para evaluar el efecto que las perturbaciones tienen sobre *Mammillaria magnimamma*.
- c) Conocer algunos aspectos fundamentales de la fenología reproductiva de *Mammillana magnimamma* y su capacidad de regeneración natural, como son la germinación y el establecimiento en condiciones de campo.

CAPITULO 2. SITIO Y ESPECIE DE ESTUDIO

2.1 Sitio de estudio: El Pedregal de San Ángel

2.1.1 Localización y Características Generales

El presente estudio se realizó en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, dentro de los terrenos de Ciudad Universitaria, al sur de la Ciudad de México. Esta zona es el producto del derrame de lava del Xitle que hizo erupción hace 2000 años aproximadamente. La lava arrojada a la superficie durante las erupciones del Xitle corrió principalmente hacia elevaciones menores localizadas en dirección NE del volcán. Con una longitud de 15 km, el derrame cubrió un área de forma arriñonada con una extensión total de 80 km² (Rojo 1994).

Al enfriarse, la lava formó un substrato de superficie muy irregular donde empezaron a distinguirse unidades microtopográficas contrastantes como cuevas, hoyos, grietas, promontorios rocosos, hondonadas y planchas de roca que hacen del pedregal un sitio de una enorme heterogeneidad ambiental. A través de las diferentes altitudes que presenta el derrame desde el cono de Xitle hasta su extremo norte, la humedad, la temperatura, la exposición solar y los vientos, varían a manera de un gradiente, obteniendo un área dividida en una serie de unidades macroambientales que, a su vez, están constituidas por un mosaico de microambientes de gran diversidad (Carrillo 1995). La Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel se encuentra ubicada en la parte norte del derrame a una altitud de 2240 m.s.n.m. y presenta una comunidad descrita por Rzedowski (1994) como matorral xerófilo de *Senecio praecox* (Valiente-Banuet y de Luna 1994).

La Reserva del Pedregal de San Ángel fue decretada en septiembre de 1983, con una extensión original de 1.24 km², dividida en cinco áreas distintas dentro del perímetro de la UNAM (Alvarez *et al.* 1982). En 1990, se amplió a 1.46 km² y se redefinió el área, estableciendo una división entre la zona núcleo y un área de amortiguamiento cuyo fin era minimizar de manera natural los efectos negativos ocasionados por las instalaciones existentes dentro de la zona de reserva (Carrillo 1995). A la fecha, la reserva cuenta con poco más de 1.86 km², después de la adición de nuevos terrenos en 1996 (Anónimo 1997).

2.1.2 Clima

En esta zona la temperatura media anual es de 16.3 °C, aunque a través de todo el año se distinguen dos épocas en donde la temperatura varía marcadamente: la primera se presenta durante los meses de marzo a mayo alcanzando temperaturas máximas de 34.6 °C, mientras que la otra es una época relativamente fría que va de diciembre a febrero llegando hasta los -6°C. La precipitación alcanza hasta 855 mm por año, presentando una estacionalidad muy marcada con el comienzo moderado de la época de lluvias en mayo y un máximo en julio. En octubre la precipitación desciende notablemente y permanece con valores muy bajos de noviembre a abril (Figura 2.1) (Colegio de Geografía de la UNAM 1990 a 1998; Valiente-Banuet y de Luna 1994).

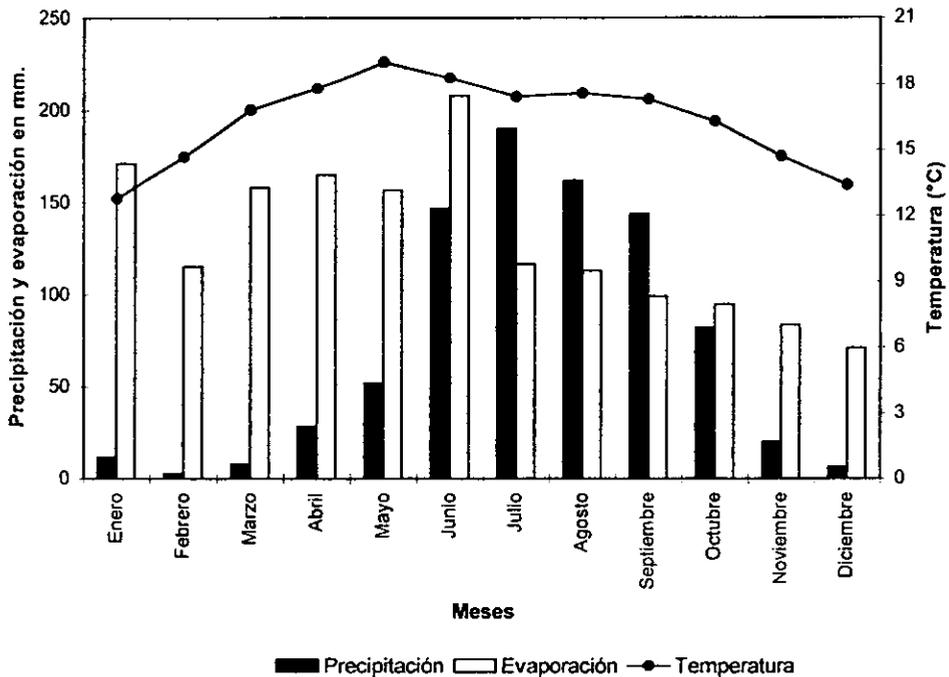


Figura 2.1 Climograma del Pedregal de San Ángel (1990-98). Datos obtenidos de la estación Climatológica del Colegio de geografía de la UNAM:

2.1.3 Suelo

Los suelos que componen esta zona tienen un origen eólico y orgánico y su profundidad sólo alcanza unos cuantos centímetros (Rzedowsky 1994). En un estudio reciente se encontró

que la profundidad promedio del suelo en la parte baja del derrame del Xitle, correspondiente a la actual Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, es de $4.50 \pm e.e. 0.27$ cm (intervalo 0-40 cm) siendo necesario 426.4 años para formar 1 centímetro de suelo (Cano-Santana y Meave 1996).

Los porcentajes de composición de minerales del suelo en el Pedregal corresponden a 58% de arenas, 30% de limos y 12% de arcilla, y son moderadamente ácidos (pH 6.1). Poseen una considerable cantidad de materia orgánica (12.1%), además de potasio y calcio; sin embargo, son pobres en nitrógeno y fósforo aprovechables. La relativa riqueza en potasio y calcio se debe al origen volcánico de las partículas acarreadas por el viento, pues estos iones seguramente provienen de la descomposición de feldespatos (Rzedowsky 1994).

2.1.4 Vegetación

Antes del crecimiento de la mancha urbana, la Reserva del Pedregal de San Ángel tenía una comunidad de *Senecio praecox* que ocupaba cerca de 40 km^2 , es decir, un 50% de la superficie total del derrame del Xitle. En la actualidad, como resultado del crecimiento de la mancha urbana, se ha reducido a sólo 2.9 km^2 , lo que representa sólo el 3.5% de su área original (Carrillo 1985).

Rzedowski (1994) estimó 350 especies de plantas superiores en la parte baja del Pedregal. Sin embargo, para 1987 Valiente-Banuet y de Luna (1994) registraron solamente 226 de las especies originales, lo que revela una pérdida de 124 especies. A su vez, existen alrededor de 77 especies reportadas por Valiente-Banuet y de Luna (1994) que probablemente hayan entrado a la comunidad más recientemente. De éstas, 20 habían sido previamente citadas por Rzedowski para localidades adyacentes al Pedregal, dos son introducidas y 55 son de procedencia incierta. Es importante señalar que aproximadamente un 25% de estos nuevos registros son de hábitos ruderales y su presencia puede estar asociada a la alta frecuencia de perturbaciones de que ha sido objeto esta zona (Valiente-Banuet y de Luna 1994).

2.1.5 Zonas de trabajo

En la Reserva del Pedregal de San Ángel se seleccionaron dos sitios con características contrastantes en cuanto al nivel de perturbación, a juzgar por el grado de desarrollo de la vegetación, las condiciones de cantidad de suelo y humedad edáfica y el nivel de exposición lumínica a nivel de suelo. Esto se hizo con el objeto de realizar un análisis comparativo de

poblaciones de *Mammillaria magnimamma* en dos condiciones ambientales contrastantes (en cuanto a nivel de perturbación) dentro del mismo sitio de estudio.

La zona que se denominó como "Perturbada" (Figura 2.2) presentó dos incendios muy severos en marzo de 1996 y en febrero-marzo de 1998. Al W de esta zona se localiza la Av. de los Insurgentes, y se caracteriza por tener accidentes topográficos poco pronunciados y una vegetación predominantemente de herbáceas, dominada principalmente por *Muhlenbergia robusta* (Cano-Santana 1993). El estrato arbóreo está ausente o poco desarrollado y la especie arbustiva más abundante es *Verbesina virgata*. El área presenta suelo poco profundo (prom. $4.09 \text{ cm} \pm 3.9$) y con baja acumulación, además de poca humedad y alta radiación solar a nivel del suelo ($63\% \pm 21.65$); (Trejo 1999). Además de los recientes incendios que la afectaron, la estructura y fisionomía de la vegetación hacen pensar que ha sido un sitio sujeto a alta incidencia de perturbaciones (Trejo 1999).

La zona denominada como "Conservada" se localiza en la parte posterior del Jardín Botánico exterior, también del lado oeste de la Av. de los Insurgentes, pero a mayor distancia de la misma (Figura 2.2). Presenta una topografía más accidentada que el sitio perturbado, con una mayor incidencia de grietas y hondonadas. Se caracteriza por un estrato arbóreo más o menos bien desarrollado, donde la especie más abundante es *Buddleia cordata* (Cano-Santana 1993). En este sitio se presenta un suelo más desarrollado y con mayor nivel de acumulación ($4.5 \pm 3.43 \text{ cm}$), lo cual le confiere una mayor capacidad de retención de humedad; también presenta una menor radiación solar a nivel del suelo ($46\% \pm 24.31$) en comparación con el sitio perturbado, dada por la mayor cobertura vegetal (Trejo 1999).

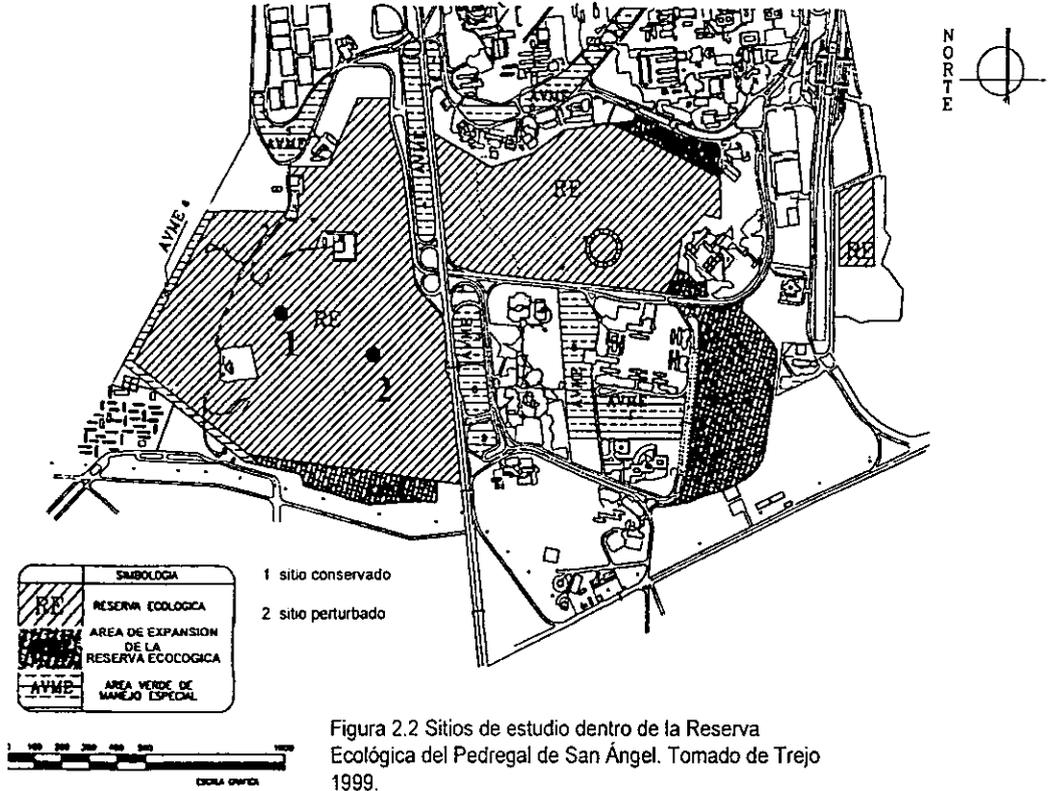


Figura 2.2 Sitios de estudio dentro de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel. Tomado de Trejo 1999.

2.2 Especie de estudio : *Mammillaria magnimamma* Haworth.

Dentro de la familia Cactaceae, el género *Mammillaria* es uno de los más grandes y diversos. Este género es principalmente endémico de nuestro país, aunque también se pueden encontrar algunas especies en Estados Unidos y Centro y Sudamérica. Se han descrito cerca de 170 especies pertenecientes a este género, aunque por cultivo e hibridación se incrementa a cerca de 250 especies (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorana 1991, Innes 1990).

La especie *Mammillaria magnimamma* (Figura 2.3) presenta uno o varios tallos, a veces formando grandes grupos; los tallos son globoso-aplanados y profundamente enterrados. Los tubérculos forman series espiraladas, de consistencia firme, de color verde grisáceo oscuro, con jugo lechoso en su interior. Las axilas presentan lana blanca, especialmente en el área floral. Las aréolas son romboides hasta casi circulares y cuando jóvenes presentan lana blanca. Las espinas son de longitud muy variable entre los diferentes individuos y muy desiguales entre sí en la misma aréola, lisas, de color desde córneo hasta amarillento sucio, con la punta negruzca y algo ascendentes. Las flores de esta especie son sumamente variables, ya que existen ejemplares con flores amarillentas y otros con flores rosadas o purpúreas. El fruto es claviforme, de color rojo carmín y conserva a veces el perianto seco. Las semillas son oblongas, con el hilo lateral, testa algo rugosa y de color beige (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorana 1991).

Mammillaria magnimamma se distribuye en la Altiplanicie Mexicana en los estados del centro, desde Zacatecas y San Luis Potosí por el norte, hasta México, Tlaxcala y el Distrito Federal hacia el sur y desde Tamaulipas, Puebla y Veracruz en el este, hasta el noroeste de Michoacán y sureste de Jalisco en el poniente. Es abundante en los estados de México e Hidalgo. Crece principalmente en altitudes de 1700 a 2600 m.s.n.m., en terrenos planos o en laderas de lomas y cerros con poca pendiente. La forma que habita en el Pedregal de San Ángel, Distrito Federal, presenta un aspecto diferente, quizá como resultado de su adaptación a la vida en rocas volcánicas (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorana 1991).

Cabe agregar que esta especie se reporta por primera vez, dentro del Pedregal, en 1914 por Reiche (Rzedowski 1994) y después por varios autores más, como son : Rzedowski (1954), Diego-Pérez (1970) y Panti (1984). Este último autor hace la observación de que *M. magnimamma* se encuentra asociada a *Senecio praecox* y, además, de que está en peligro de desaparecer del área, es decir, que su sobrevivencia está en riesgo si la urbanización continúa

operando (Panti 1984). También Rzedowski (com.pers.) reporta que la abundancia de esta especie en la reserva ha disminuido en las últimas décadas.

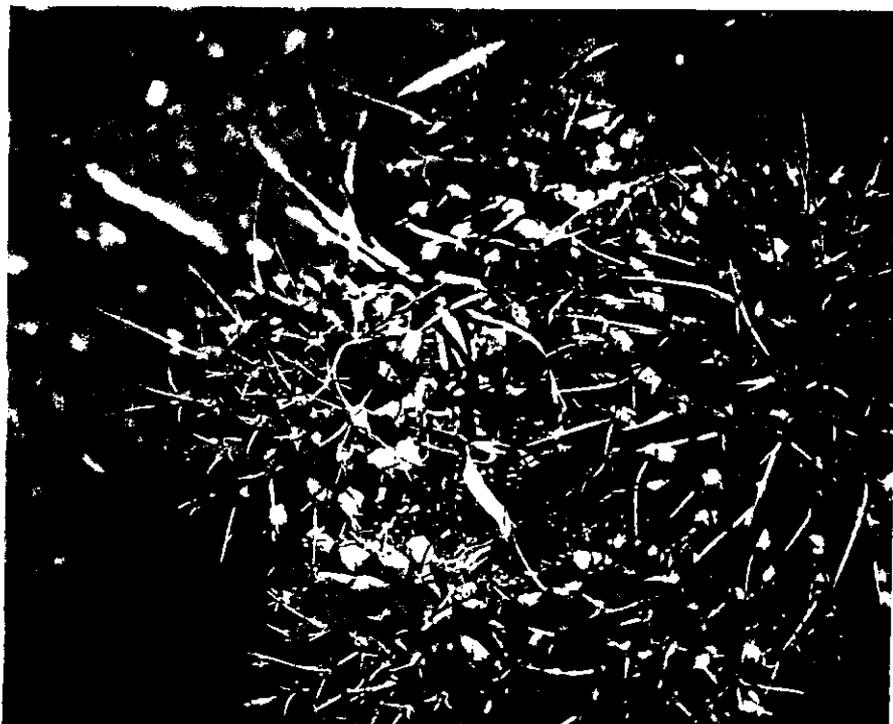


Figura 2.3 *Mammillaria magnimamma* Haworth

CAPITULO 3. MATERIALES Y METODOS

3.1 Cálculo de la edad a partir del tamaño

3.1.1 Individuos menores de un año de edad. (Fase de invernadero)

Para conocer el intervalo de tamaños que se presenta en individuos de *M. magnimamma* menores de un año de edad, se retomaron resultados de una tesis de análisis de crecimiento bajo condiciones de invernadero de la Facultad de Ciencias (Ruedas 1999).

Para esta fase de experimentación se colectaron 25 frutos de *M. magnimamma* de diferentes individuos en el Pedregal de San Ángel (entre julio y agosto de 1997), se contaron y separaron las semillas y se pusieron a germinar en agar comercial al 2%, registrando la fecha de inicio de la germinación. Después de 21 días, las plántulas se transplantaron a macetas de plástico en el invernadero de la Facultad, donde se aplicaron diferentes tratamientos de luz, humedad y nutrientes. Cada tratamiento se aplicó a siete plántulas, cuyo crecimiento (en diámetro) se siguió durante 7 meses. Como en este trabajo se buscaba conocer la velocidad con la que cambia el tamaño de las plántulas en condiciones naturales, se analizaron únicamente los resultados del tratamiento de invernadero que más se asemejaba a las condiciones de campo, es decir, alta exposición lumínica (100%), baja frecuencia de riego (cada 15 días) y ausencia de nutrientes. A partir del día 99 después de la germinación se comenzó a seguir el crecimiento del diámetro de las siete plántulas experimentales; esto se hizo cada 15 días, hasta que las plántulas fueron cosechadas el día 171 (el experimento duró del 20 de agosto al 31 de octubre de 1997)

Para cada una de las fechas de medición se obtuvo un promedio del diámetro por planta (a partir de las siete plántulas medidas), siendo posible estimar la velocidad de crecimiento de las plántulas durante los primeros meses de edad a partir de la comparación entre diámetros promedio obtenidos en fechas consecutivas. Con estos datos fue posible estimar el diámetro que potencialmente alcanzaría un individuo de esta especie a un año de edad.

Como se verá más adelante, con esta última estimación fue posible obtener el tamaño de diámetro inicial, indispensable para poder construir la curva teórica de crecimiento a largo plazo de las plantas de esta especie, como se detalla en la siguiente sección.

3.1.2 Individuos mayores de un año de edad. (Fase de campo)

En cada una de las dos zonas de trabajo seleccionadas en El Pedregal de San Ángel se marcaron áreas circulares con un radio de 3m. En la Z.C. (Zona Conservada) se trazaron 25 círculos, en tanto que para la Z.P. (Zona Perturbada) fueron 23, de acuerdo a una selección sistemática, es decir, en donde se encontrara una colonia de cactus. En cada una de estas áreas, marcadas con una estaca al centro, se localizaron y marcaron con una etiqueta de plástico todos los individuos de *Mammillaria magnimamma*, tomando su distancia y dirección con respecto al centro del círculo. Esto permitió realizar un seguimiento individual de estas plantas y analizar su crecimiento en el periodo de un año. Los individuos marcados fueron 248 en la Z.C. y 207 en la Z.P. De cada uno de los individuos se le midió el diámetro de sus tallos en el lapso de un año: en septiembre de 1996 y septiembre de 1997.

Para estimar de manera más precisa y confiable la edad de un individuo en función a su tamaño (diámetro), fue necesario tener en cuenta el tamaño mínimo que presenta un individuo de esta especie y las tasas de crecimiento que presentan los individuos de diferentes categorías de diámetro acumulado en condiciones naturales. La medida del diámetro que se utilizó fue el "diámetro acumulado" (o clon), que se refiere a la suma de los diámetros de todos los tallos (o ramets) que conforman a cada individuo.

En el cálculo del diámetro inicial de esta especie fue necesario retomar dos tipos diferentes de resultados. Por una parte, se tomó en cuenta el diámetro calculado a un año de edad que alcanza un individuo de *M. magnimamma*, a partir del tratamiento de invernadero detallado en la sección anterior. Por otra parte, se estimó el crecimiento que presentan los individuos de esta especie bajo condiciones naturales, es decir, basado en un modelo de regresión lineal se obtuvo la tasa de crecimiento (m), que tomó en cuenta el incremento en diámetro de los 455 individuos marcados en 1996 en las dos zonas del Pedregal de San Ángel. A partir de este modelo de crecimiento, se interpoló para calcular el tamaño mínimo de una plántula al tiempo 0, que obviamente es una constante teórica y estimada, pues en realidad el tamaño de una plántula al tiempo 0, no existe.

La existencia de una relación lineal dentro de un proceso entre los tiempos t y $t+1$ indica que dicho proceso tiene un comportamiento exponencial a través del tiempo. De este modo, se consideró que el crecimiento de los individuos de *M. magnimamma* ocurre de manera exponencial a través de toda su vida. Esto se puede comprobar dado el siguiente razonamiento:

la relación entre el tamaño al tiempo 0 y al tiempo 1 es lineal, descrita por la ecuación:

$$D_1 = D_0 m \dots\dots\dots(17)$$

en donde D_0 y D_1 son el diámetro acumulado de la planta a los tiempos 0 (i.e., inicial) y 1 (al cabo de un año), respectivamente, y m es la tasa de crecimiento individual, dada por la pendiente de la función lineal obtenida de la regresión (con coordenadas al origen ajustadas a cero) entre D_1 y D_{1+1} . La importancia de un ajuste a cero implica la existencia de individuos muy pequeños, que aunque no se observan, sí se pueden presentar.

Bajo este mismo principio se obtiene que:

$$D_2 = D_1 m, \text{ y } D_3 = D_2 m \text{ (es decir } D_3 = D_0 * m * m * m, D_3 = D_0 m^3 \text{)}$$
$$\text{y } D_t = D_0 m^t \dots\dots\dots(18)$$

Así, para calcular el tamaño inicial, D_0 , de las plántulas, se partió de la ecuación anterior, en donde

- D_t = diámetro alcanzado al tiempo t
- D_0 = diámetro inicial
- m = tasa de crecimiento
- t = tiempo

Conociendo el diámetro de las plantas de un año de edad (D_1) (ver sección anterior), se obtuvo el diámetro inicial como

$$D_0 = D_1 / m \dots\dots\dots (19)$$

Posteriormente se procedió a generar la curva de crecimiento a largo plazo de *M. magnimamma* haciendo uso de la información sobre diámetro inicial (D_0) y tasa de crecimiento (m).

Varios autores (Jordan & Nobel 1982, Steenberg & Lovett 1983, Parker 1988, Zavala-Hurtado & Díaz-Solís 1995, Nolasco et al. 1996, Contreras, en preparación, Vilchis, en preparación), han encontrado que, en varias especies de cactáceas, los individuos de diferentes tamaños, ya sea en base a su diámetro o altura, presentan diferencias en cuanto a la velocidad con la que crecen sus tallos. Con base en lo anterior y en un análisis exploratorio de datos, se decidió que las tasas de crecimiento de los individuos de *M. magnimamma*, etiquetados en El

Pedregal, de diferentes tamaños iniciales se analizarían por categorías de diámetro acumulado (i.e., la suma de los diámetros de todas las cabezas o tallos de una planta). Las categorías designadas fueron: a) de 1 a 2.5 cm; b) de 2.6 a 5 cm; c) de 5.1 a 10 cm; d) de 10.1 a 15 cm; e) de 15.1 a 20 cm y f) de 20.1 a 104 cm. Estas categorías se asignaron cuidando que el número de individuos de cada categoría nunca fuera menor a 15.

Se obtuvo la tasa de crecimiento de las plantas de cada una de estas categorías de tamaño a partir de un modelo de regresión lineal, que permitió correlacionar el incremento experimentado en diámetro entre septiembre de 1996 (t) y septiembre de 1997 (t+1). Estas regresiones se realizaron independientemente para cada categoría, obteniendo los valores de las tasas discretas de crecimiento (representada por la pendiente de la línea), error estándar de la pendiente, R² y nivel de significancia (p). A partir de las tasas de crecimiento y el error estándar se construyó la curva de crecimiento.

De esta ecuación, podemos entonces estimar la edad de una planta (t) según su diámetro acumulado (D_t), suponiendo que el crecimiento de los individuos ocurre de manera exponencial en el tiempo.

$$t = \frac{\ln D_t - \ln D_0}{\ln m} \dots\dots\dots (20)$$

Con esta última función se estimó la edad de una muestra de 522 individuos de la Z.C. y de 419 de la Z. P. Estas plantas fueron las que se marcaron inicialmente en 1996 para seguir su crecimiento, más las plantas muestreadas como parte de un análisis del patrón de distribución espacial realizado a principios de 1997 y en el que también se midió su diámetro acumulado (Trejo 1999). A partir de estos cálculos de edad, fue posible conocer la estructura de edades de cada una de las dos poblaciones, en términos de la proporción de individuos en cada categoría de edad definida. Esta estructura de edades se utilizó como base para construir una tabla de vida estática, como se explica más adelante.

3.1.3 Análisis estadístico sobre la estructura de edades

Para determinar si la estructura de edades difería entre la Z.C. y la Z.P., se llevó a cabo una prueba de G (Zar 1996). Para esto se establecieron las siguientes categorías de edad : a) de 1 a 4 años ; b) de 5 a 8 años ; c) de 9 a 12 años ; d) de 13 a 16 años y e) de 17 a 22 años.

La expresión que permite calcular el valor de G es la siguiente:

$$G = 4.60517 \left[\sum_{i=1, i=n} f_i \log f_i - \sum_{i=1, i=n} f_i \log f_i^* \right]$$

En donde

f_i : frecuencia relativa de la categoría i en la primera zona

f_i^* : frecuencia relativa de la categoría i en la segunda zona

El valor obtenido de G es comparado contra el valor de tablas de χ^2 , para determinar si las estructuras de edades difieren significativamente entre zonas.

3.2 Fenología reproductiva y ecología de las etapas tempranas del desarrollo

3.2.1 Fenología

Se llevó un registro de su fenología reproductiva en los años de 1997 y 1998 en los individuos que se marcaron inicialmente en 1996. Este consistió en visitas quincenales, en los meses entre febrero y agosto (que son los meses de reproducción), para contabilizar el número de estructuras reproductoras por planta según las siguientes categorías fenológicas: botones florales, flores maduras y frutos maduros. Estos datos permitieron describir el comportamiento fenológico de la especie durante el ciclo anual de crecimiento.

3.2.2 Experimentos de germinación de semillas

Con el objeto de estimar los valores de fecundidad que serían incorporados en el análisis demográfico (tabla de vida), se realizaron experimentos de germinación de semillas en condiciones naturales durante las épocas de lluvias (agosto) de 1997 y 1998, para evaluar el porcentaje de germinación en el campo.

Para esto, en 1997 se llevaron al campo 400 semillas a cada zona, colectadas ahí mismo y en esa misma temporada de fructificación. En cada zona se eligieron cuatro sitios y en cada uno de estos sitios se marcaron dos parcelas de 15x15 cm, delimitando sus extremos con palillos de madera; en una de estas dos parcelas se sembraron 100 semillas esparciéndolas directamente sobre el suelo, mientras que la otra funcionó como control, en donde no se coloraron semillas. Esto se hizo con el fin de ver si germinaban semillas del banco de germoplasma y poder usar estas observaciones para no sobrestimar los valores de germinación

de los cuadros con semillas. El registro de la germinación se llevó a cabo cada quince días durante dos meses.

Para 1998 el diseño del experimento varió con respecto al del año anterior, ya que se pensó en la posibilidad de utilizar diferentes micrositos con características diversas y en seguir el proceso germinativo más de cerca. Según las condiciones de la zona de estudio, se decidió probar diferentes niveles cualitativos en la cantidad de suelo y el nivel de exposición lumínica. De esta forma, se seleccionaron los siguientes tratamientos, por duplicado, para cada zona:

- 1) Expuestas con suelo
- 2) Expuestas sin suelo
- 3) Sombra con suelo
- 4) Sombra sin suelo

En cada uno de los sitios que se eligieron de acuerdo a las condiciones señaladas, se marcaron dos parcelas de igual tamaño (15x15 cm), y siguiendo la técnica del año anterior; se esparcieron 50 semillas en uno de los cuadros, mientras que el otro funcionó como control. El registro de la germinación se llevó a cabo diariamente durante 15 días, después cada tercer día durante las siguientes dos semanas y luego quincenalmente durante los siguientes dos meses.

3.2.3 Análisis estadístico sobre los porcentajes finales de germinación de semillas

La comparación de los porcentajes finales de germinación (transformados a arcoseno) obtenidos en las Z.C. y Z.P. en 1997 se hizo a través de una prueba de t de Students. Para 1998 no fue posible realizar un análisis de los resultados finales de la probabilidad o el porcentaje final de germinación obtenido para cada tratamiento, dado que no se tuvieron más de dos réplicas por tratamiento. Sin embargo, de estos análisis fue posible obtener un dato estimado de la probabilidad de germinación de las semillas que caen al suelo en cada una de las dos zonas. Estos datos se utilizaron en la estimación de la fecundidad, como se verá más adelante.

3.2.4 Experimentos de sobrevivencia de plántulas

Este experimento se llevó a cabo en 1997 y consistió en la introducción de plántulas al campo para seguir su sobrevivencia durante un período de tiempo largo. Primero se pusieron a germinar semillas de cada zona, colectadas en 1997, para después sembrarlas en un substrato preparado (que consistió de una parte de tierra proveniente de cada zona por una parte de agrolita), esterilizándolo previamente. Las plántulas se mantuvieron durante un mes en cámaras

de germinación bajo condiciones controladas de luz, humedad y temperatura y posteriormente en el invernadero de la Facultad de Ciencias. Después de tres meses, en agosto de 1997, se transplantaron al Pedregal. En cada una de las zonas (Conservada y Perturbada), se localizaron tres sitios cercanos a las parcelas de germinación descritas anteriormente y en cada uno de ellos se colocaron 40 plántulas en parcelas de 50x30 cm. Se siguió la sobrevivencia de estas plántulas quincenalmente por dos meses, hasta que murieron todas.

En 1998 se llevó a cabo un nuevo experimento de sobrevivencia de plántulas. Se utilizaron semillas de frutos colectados ese año y se obtuvieron las plántulas, siguiendo el procedimiento del año anterior. En agosto, las plántulas fueron introducidas al Pedregal, pero en este caso el seguimiento fue más detallado: se utilizaron los mismos ocho micrositos de cada zona que se habían seleccionado para el experimento de germinación de semillas (expuestas con suelo, expuestas sin suelo, etc.). En cada uno de estos sitios, se introdujeron 30 plántulas, en parcelas de 50x30 cm. Se siguió la sobrevivencia de estas plántulas durante los siguientes 6 meses: diariamente durante los primeros 15 días, después cada tercer día durante los siguientes 15 días, luego cada quince días durante tres meses, y finalmente de manera mensual los últimos dos meses.

Con los datos de sobrevivencia de las plántulas de 1997 y 1998 se construyeron las curvas de sobrevivencia correspondientes para cada una de las zonas y por tratamiento.

3.2.5 Análisis estadístico sobre las curvas de sobrevivencia de plántulas

Las curvas de sobrevivencia de las plántulas obtenidas de los diferentes tratamientos en 1998, se compararon con un análisis propuesto por Peto y Peto (Pyke and Thompson 1986).

Este análisis es una prueba de χ^2 que está determinada por las siguiente variables :

$$LR = \frac{(d_1 - E_1)^2}{E_1} + \frac{(d_2 - E_2)^2}{E_2} \dots \dots \dots (21)$$

en donde

LR (logrank) : valor de χ^2

d_x : suma de todas las muertes observadas en la cohorte x

E_x : muertes esperadas para la cohorte x determinadas por la mortalidad de cada intervalo y la proporción de sobrevivientes

E_x se calcula de la siguiente manera:

$$E_x = \sum D_i (p_{xi}) \dots \dots \dots (22)$$

en donde

D_i : suma de las muertes de los dos tratamientos en el intervalo i

p_i : proporción de individuos que sobrevive de la cohorte x en el intervalo i

La forma de calcular p_{xi} es :

$$p_{xi} = s_{xi} / S_i \dots \dots \dots (23)$$

en donde

s_{xi} : número de individuos vivos en el tratamiento j al comienzo del intervalo i

S_i : suma de los individuos que sobreviven en los dos tratamientos al comienzo del intervalo i

La prueba de Peto y Peto se realizó de manera pareada sólo para comparar los cuatro tratamientos (sombra/luz, suelo/sin suelo) dentro de una misma zona.

3.3 Construcción y análisis de la tabla de vida estática

3.3.1 Análisis de sobrevivencia

Como ya se había mencionado antes, existen tres tipos de curvas de sobrevivencia (tipo I, de tipo II y de tipo III), señalando que el riesgo de morir puede o no depender de la edad de los individuos, además de que puede ser constante o variar como una función del tiempo.

En muchas ocasiones no es posible determinar con exactitud la edad a la que se muere un individuo que conforma la población, ya que el estudio se hace en un intervalo de tiempo pequeño. Además hay que tomar en cuenta que aunque un individuo no aparezca en un censo, no implica forzosamente que haya muerto.

Cuando se realiza el análisis de sobrevivencia de una población se deben de tomar en cuenta los supuestos anteriores. El tipo de distribución que así lo hace es la distribución Weibull,

que se encuentra dentro del paquete estadístico GLIM, versión 3.77 (Crawley 1993).

La función que describe este tipo de distribución es:

$$S(t) = e^{-\beta t^\alpha} \dots\dots\dots(24)$$

En donde S(t) indica la proporción de individuos de la cohorte original que viven al tiempo t ; α representa el riesgo de muerte de los individuos a través de su ciclo de vida, pudiendo ser constante (si $\alpha = 1$), mayor en edades avanzadas (si $\alpha > 1$) o concentrarse en las edades más tempranas (si $\alpha < 1$). El parámetro β es una constante que considera por un lado α (riesgo de muerte) y por el otro μ (la edad promedio de muerte), a partir de la siguiente función:

$$\beta = \mu^{-\alpha} \dots\dots\dots(25)$$

Con este análisis es posible determinar, según el valor de α , si la curva de vida obtenida a partir del análisis de sobrevivencia es del tipo I ($\alpha > 1$), del tipo II ($\alpha = 1$) o del tipo III ($\alpha < 1$).

Para poder llevar a cabo este análisis fue necesario conocer, por un lado, el número probable de plántulas que se podrían establecer en 1997 (N_0) y sobrevivir hasta 1998; y por otro lado, conocer el destino de las plantas que se marcaron dentro del Pedregal en 1996 y fueron censadas en 1997 y luego en 1998.

El valor de N_0 de cada una de las zonas de estudio, se calculó tomando en cuenta resultados de secciones anteriores, como fueron: el número promedio de frutos por individuo en cada intervalo de edad (sección 3.2.1), el número de individuos en cada categoría de edad (sección 3.1.2), el número de semillas por fruto y la proporción de estas semillas que germinó en el campo (sección 3.2.2). Para calcular N_0 se tomaron en cuenta todos estos resultados correspondientes al ciclo 1997. Además, se asumió que una fracción de N_0 no pudo llegar a establecerse, y se calculó cuántas plántulas de la cohorte generada en 1997 llegaron hasta el año siguiente. Para obtener este resultado, se utilizaron los datos de sobrevivencia de plántulas para 1997 (sección 3.2.4).

La manera en la que se incorporaron al análisis de sobrevivencia los individuos de *M. magnimamma* que se marcaron en 1996 en condiciones naturales, y que constituyó el complemento de la parte anterior fue más sencilla. Primero fue necesario señalar, para cada

individuo, si continuaba presente o había muerto en cada censo. Se consideró un individuo como muerto cuando su tejido presentó necrosis, se perdió o presentó evidencias de saqueo de la zona de estudio; además, se señaló el año de su muerte. Con estos datos, el análisis de sobrevivencia calcula las tasas de mortalidad por edades, lo cual se utiliza como base para calcular la columna de l_x de la tabla de vida.

3.3.2 Tabla de vida estática

A partir de la distribución de edades observada y la sobrevivencia obtenida en el análisis de la sección anterior para cada zona, se elaboró la correspondiente tabla de vida estática. Para cada una de las tablas se consideraron (por zonas) los parámetros señalados en la Tabla 3.1 (Begon *et al.* 1988, Krebs 1989).

Para obtener m_x , que refleja la tasa de nacimientos per capita (o fecundidad) en cada intervalo de edad, se consideraron los resultados de secciones anteriores, como son: el número promedio de frutos producidos por planta en cada intervalo de edad durante 1998 (sección 3.2.1), el número de semillas por fruto y la proporción de semillas germinadas en el campo que se obtuvo para ese mismo año (sección 3.2.2).

Símbolo	Significado
Cat. de Tamaño x	Intervalo de tamaño por categoría de edad Edad.
n_x (obs.)	Número de individuos de edad x observados en el campo
n_x (calc.)	Número de individuos que sobreviven al intervalo de edad x obtenidos a partir del análisis de sobrevivencia (sección 3.3.1)
l_x	Sobrevivencia. proporción de individuos que permanecen vivos hasta la edad x
d_x	Mortalidad: número de individuos que mueren durante el intervalo de edad x al siguiente
q_x	Índice de mortalidad promedio ocurrida durante el intervalo de edad x al siguiente
e_x	Esperanza de vida media de los individuos al comienzo de la edad x .
L_x	Número de individuos vivos en promedio en el intervalo de edad x a $x+1$
T_x	Tiempo acumulado desde la edad x hacia adelante
m_x	Tasa de nacimientos per capita en el intervalo de edad x
F_x	Número total de individuos nuevos producidos por los individuos de la edad x .

Tabla 3.1 Columnas que componen las tablas de vida para cada una de las zonas.

Para cada zona se construyó la curva de sobrevivencia partiendo de los datos de l_x de la tabla de vida correspondiente. Adicionalmente, se obtuvieron las medidas de la dinámica poblacional que se muestran en la Tabla 3.2.

Símbolo	Significado	Forma de obtenerla
T_g	Tiempo generacional	$\approx \sum x l_x m_x / R_0$
R_0	Índice de multiplicación por generación	$= \sum l_x m_x$
r	Índice instantáneo de crecimiento	$\approx \ln R_0 / T_g$
λ	Índice finito de incremento	$\approx e^r$

Tabla 3.2 Medidas de dinámica poblacional

CAPITULO 4. RESULTADOS

4.1 Cálculo de la edad a partir del tamaño

4.1.1 Individuos menores de un año de edad. (Fase de invernadero)

Con los resultados de los incrementos en diámetro obtenidos a partir de las plántulas que se mantuvieron en condiciones de invernadero, se obtuvo la velocidad de crecimiento, mediante un modelo de regresión simple.

De esta manera, se obtuvo que la tasa a la cual crece el diámetro de las plántulas menores de 1 año, en condiciones similares a las del Pedregal de San Ángel, es de 0.0025 cm/día (Figura 4.1).

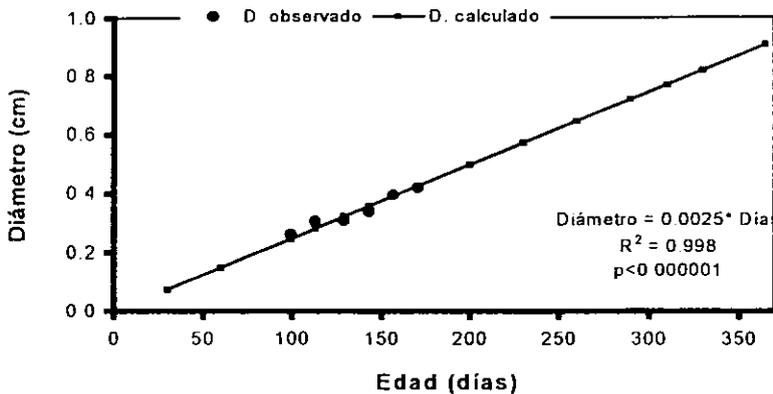


Figura 4.1 Función de crecimiento para plántulas menores de un año bajo condiciones de invernadero. Cada punto observado representa el promedio de diámetro de 7 plántulas.

Para poder calcular el diámetro que tendrían las plántulas al cabo de t días, se utilizó la función:

$$D_t = (0.0025) t$$

donde D_t representa el diámetro al tiempo t y t es la edad en días. Como se observa en la Tabla

4.1 los valores de diámetro calculados con la función anterior son muy cercanos a los observados directamente con la medición de las plántulas. Según estos resultados, el diámetro promedio que puede tener una de estas plántulas a los 30 días de edad es de 0.07 cm (Tabla 4.1).

Edad (días)	Diámetro observado (cm)	Diámetro calculado (cm)
30		0.07
60		0.15
99	0.26	0.25
113	0.31	0.28
129	0.31	0.32
143	0.34	0.36
157	0.39	0.39
171	0.42	0.42
200		0.50
230		0.57
260		0.65
290		0.72
310		0.77
330		0.82
365		0.906

Tabla 4.1 Valores de diámetro en individuos de *M. magnimamma* bajo condiciones de invernadero. El valor en negritas indica el tamaño de una plántula a los 30 días de edad.

4.1.2 Individuos mayores de un año de edad. (Fase de campo)

Para el cálculo de la edad de los individuos de *M. magnimamma* marcados en el campo, se tomaron en cuenta dos resultados diferentes. Por una parte, se retomó el valor de diámetro de 0.906 cm que corresponde a los individuos de un año de edad bajo condiciones de invernadero (Tabla 4.1) y, por el otro, se obtuvo la tasa de crecimiento de los individuos que se marcaron dentro del Pedregal, tomando en cuenta el incremento en diámetro de 1996 (t) a 1997 (t+1) (Figura 4.2) y el cual correspondió a 1.2 cm/año (Tabla 4.2). El valor mínimo de diámetro del cual partió nuestro cálculo de edades, que tomó en cuenta los dos resultados anteriores fue de 0.755 cm.

$$D_1 = D_0 \cdot m; D_0 = D_1 / m$$

$$D_0 = 0.906 \text{ cm} / 1.2 \text{ cm/día} = 0.755 \text{ cm}$$

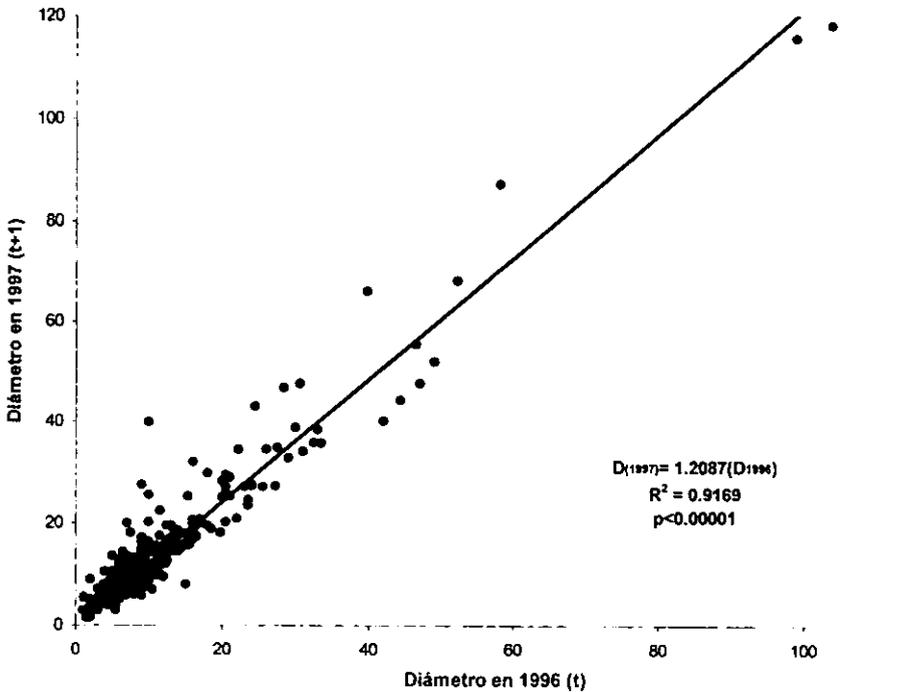


Figura 4.2 Relación entre el diámetro de 1996 (t) y 1997 (t+1) para los individuos de *M. magnimamma* marcados en El Pedregal de San Ángel.

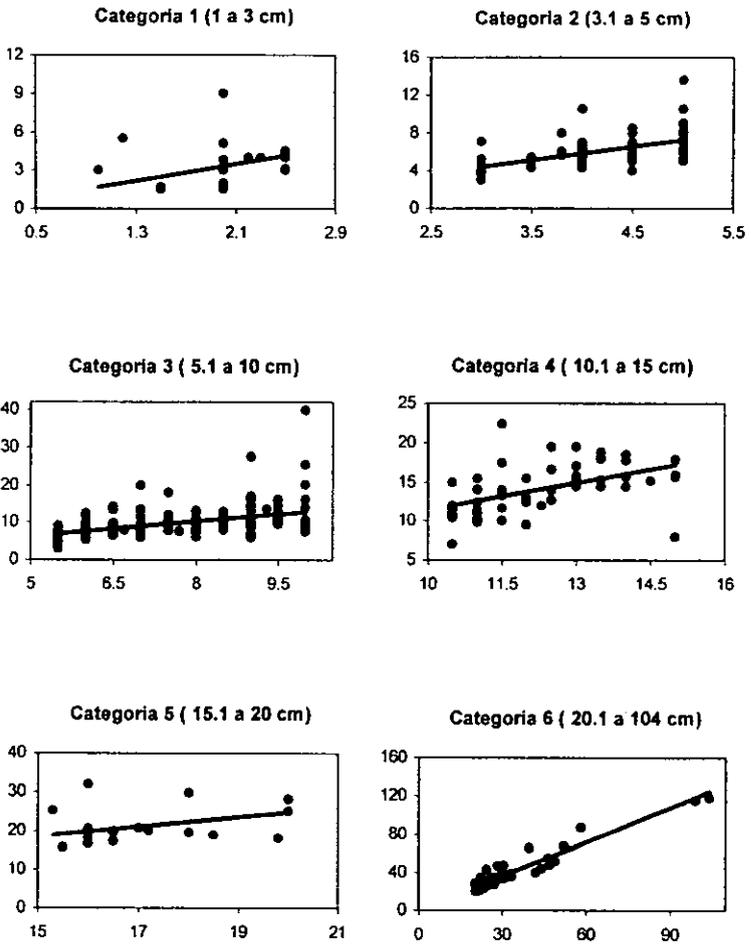
Los individuos de *M. magnimamma* de diferentes categorías de tamaño del Pedregal mostraron, por lo general, un crecimiento continuo en sus diámetros (Figura 4.3). Se encontró que las pendientes de las regresiones entre D_t y D_{t+1} (que reflejan la tasa de crecimiento) son mayores en las categorías que concentran a los individuos más pequeños y van disminuyendo conforme se alcanza un diámetro mayor (Tabla 4.2). El caso contrario se da para los valores de

R^2 , ya que los valores más altos se encuentran en las últimas categorías, lo cual indica que las tasas discretas de crecimiento mayores, presentan un error asociado mayor (Figura 4.4); nótese que todos los coeficientes de correlación presentan un alto nivel de significancia lo cual indica un buen grado asociación entre los diámetros inicial y final (Tabla 4.2).

Número de individuos por categoría (n)	Categoría de diámetro acumulado (1996) (cm)	Tasa discreta de crecimiento (pendiente de D_t vs. D_{t+1}) m (cm/día)	Error estándar de la pendiente (\pm e.s)	R^2	p
24	1.0-3	1.643798	0.161598	0.81023610	<0.00000
63	3.1-5	1.446967	0.046642	0.93850211	<0.00000
200	5 1-10	1.263039	0.031063	0.89202349	<0.0000
51	10.1-15	1.148750	0.032287	0.96124310	<0.00000
19	15 1-20	1.230442	0.060466	0.95602794	<0.00000
36	20 1-104	1.197901	0.030207	0.97760695	<0.00000
393	1.0-104	1.208695	0.012654	0.95880491	<0.0000

Tabla 4.2 Tasas discretas de crecimiento por categoría de diámetro acumulado en individuos de *M. magnimamma* del Pedregal de San Ángel. Los resultados de esta tabla son los resúmenes de las correlaciones entre D_t y D_{t+1} presentadas en la Figura 4.3.

Diámetro 1997 (t+1)



Diámetro 1996 (t)

Figura 4.3 Relación entre el diámetro de 1996 (t) y 1997 (t+1) para las diferentes categorías de tamaño elegidas.

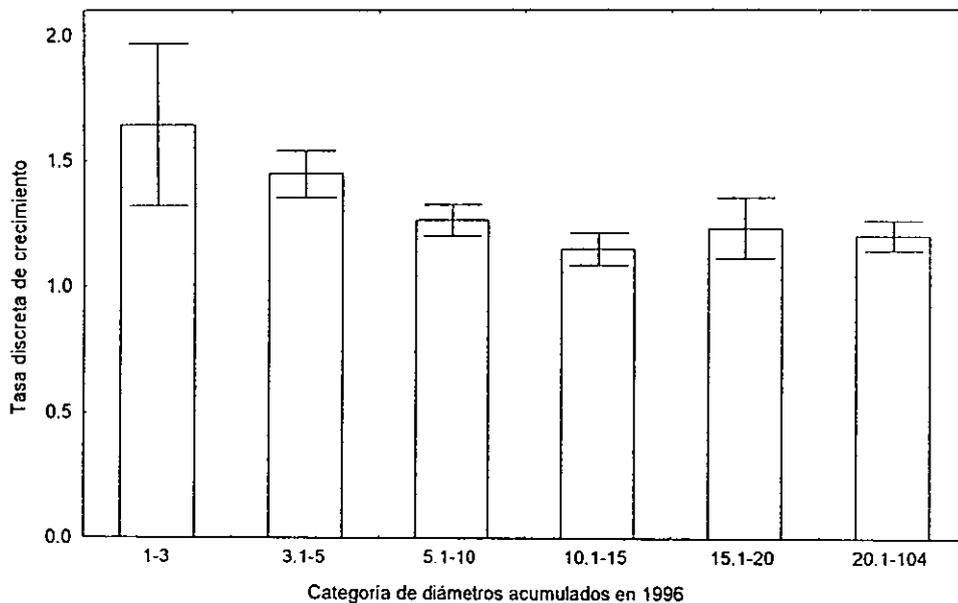


Figura 4.4 Tasas discretas de crecimiento por categoría de tamaño (diámetro acumulado) mostrando su error estándar estimado.

4.2 Curva de crecimiento individual a largo plazo

La función que describe el crecimiento de los individuos de *M. magnimamma* presenta una forma de tipo exponencial (Figura 4.5). Además, puede verse que conforme se alcanza un mayor tamaño de diámetro acumulado, el error asociado al cálculo de la edad a partir de este parámetro morfométrico es mayor.

La curva de crecimiento de la Figura 4.5 está generada a partir de las 6 diferentes tasas de crecimiento presentadas en la Tabla 4.2, incluyendo su error estándar asociado. Hay que recordar que el tamaño de diámetro del cual parte esta curva es de 0.755 cm (ver sección 4.1.2).

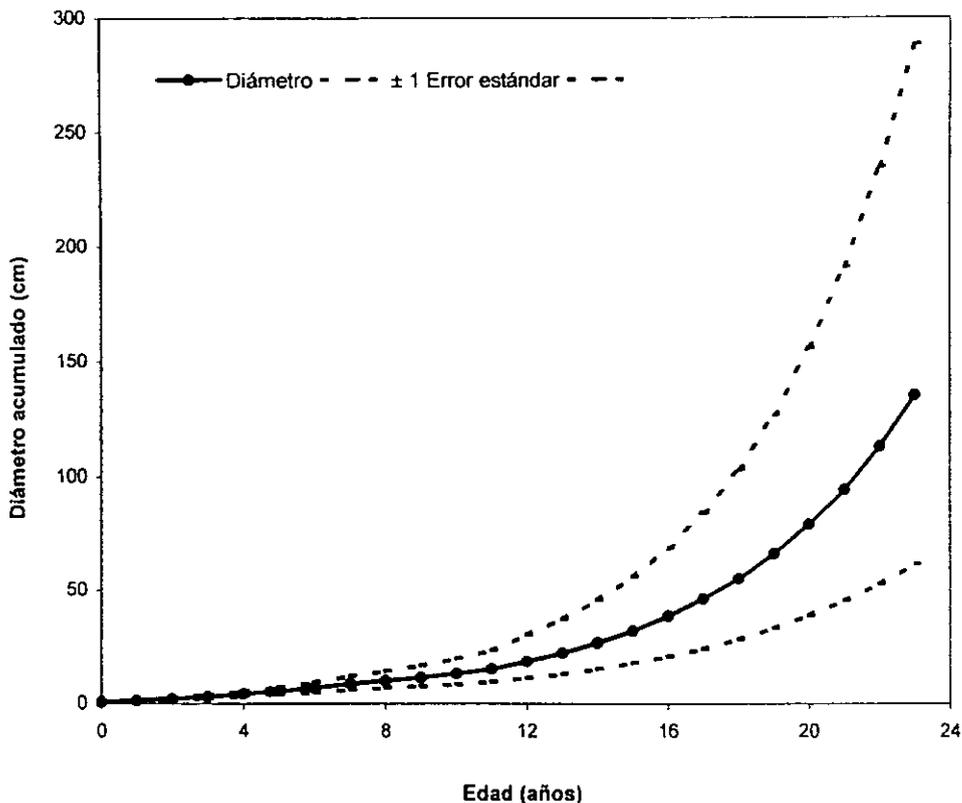


Figura 4.5 Curva de crecimiento de *M. magnimamma* dada por las diferentes tasas discretas de crecimiento \pm error estándar.

4.3 Estructura de edades de la población

Con base en la Figura 4.5, se calculó la edad aproximada de todos los individuos muestreados (Z.C.=522, Z.P.=419). Así, se describió la estructura de edades para las dos poblaciones (Figura 4.6). En ambas zonas se encontró que la mayoría de las edades se encuentran representadas, pero principalmente individuos de edades intermedias (3 a 8 años), mientras que los individuos de edades mayores se encuentran menos representadas.

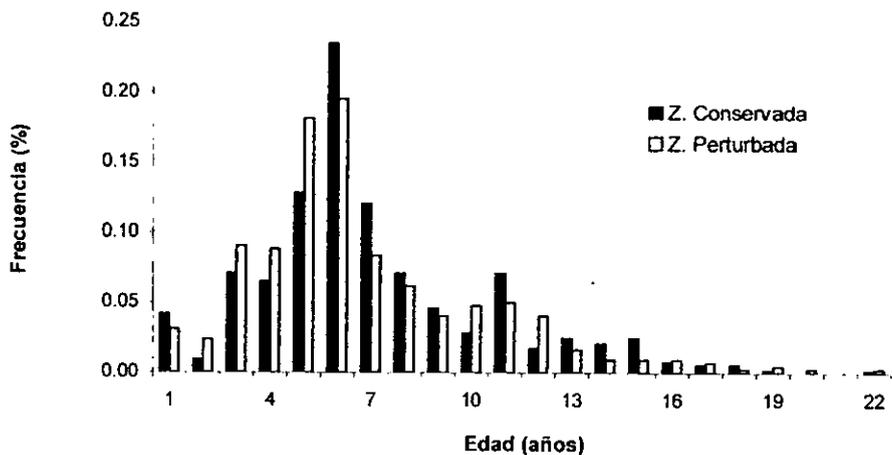


Figura 4.6 Estructura de edades de *M. magnimamma* en El Pedregal de San Ángel en 1997.

En ambas poblaciones, más del 50% de los individuos están concentrados en la categoría de 5 a 8 años, siguiendo en importancia numérica la categoría de 1 a 4 años. Las categorías de individuos de más de 13 años de edad representan menos del 10% de la población (Figura 4.7).

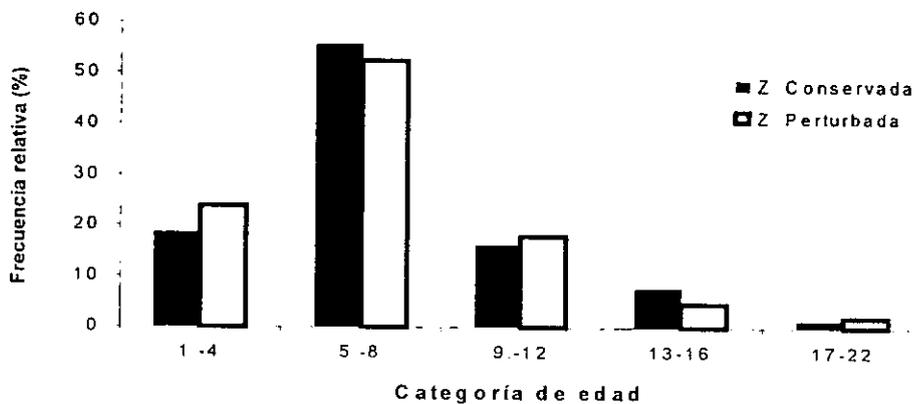


Figura 4.7 Estructura por categorías de edad para *M. magnimamma* en El Pedregal de San Ángel en 1997.

La prueba de G utilizada para comparar la estructura de edades en las poblaciones de *M. magnimamma*, demostró que las estructuras de edades de la Z. Conservada y la Z. Perturbada en 1997 no difieren significativamente ($G= 3.463$ $gl=4$ $p>0.05$).

4.4 Dinámica de las etapas tempranas del desarrollo

4.4.1 Germinación

Los promedios de las proporciones finales de germinación de la Z. Conservada y la Z. Perturbada en 1997 no difieren estadísticamente ($t=1$, $gl=3$, $p=0.391$). Dado que el diseño del experimento varió entre años, no fue realizar un análisis estadístico para comparar los porcentajes finales obtenidos en 1997 y 1998 (Tabla 4.3).

Año	Tratamiento	Z. Conservada	Z. Perturbada
Probabilidad de germinar			
1997		0.01	0.005
1998	ESS	0	0
	ECS	0.055	0
	SSS	0.09	0.0425
	SCS	0.0125	0.015

Tabla 4.3 Proporción de semillas de *M. magnimamma* que germinaron bajo condiciones naturales. Cada dato representa los resultados acumulados de 4 repeticiones en 1997 y dos repeticiones en 1998.
ESS= expuestas sin suelo, ECS= expuestas con suelo, SSS= sombreadas sin suelo y SCS= sombreadas con suelo.

Al observar los valores finales del porcentaje de germinación entre tratamientos para cada zona en 1998 (Tabla 4.4), destaca el hecho de que el tratamiento expuesto sin sustrato no presentó germinación en ninguna de las dos zonas. Las proporciones finales de germinación de la Z. Conservada (0.15) y la Z. Perturbada (0.06) en 1998 no difieren estadísticamente ($t=2.047$ $gl=7$ $p=0.080$).

Año	Tratamiento	Z. Conservada	Z. Perturbada
		% ($\bar{x} \pm D.S.$)	% ($\bar{x} \pm D.S.$)
1997		0.25 \pm 0.5	0.125 \pm 0.25
1998	ESS	0	0
	ECS	2.75 \pm 1.677	0
	SSS	4.938 \pm 2.21	2.125 \pm 1.237
	SCS	0.625 \pm 0.530	0.75 \pm 0.707

Tabla 4.4 Porcentajes de germinación en semillas de *M. magnimamma* bajo condiciones naturales. Cada dato representa el promedio \pm desviación estándar de 4 repeticiones en 1997 y dos repeticiones en 1998.

4.4.2 Supervivencia de plántulas

Durante 1997 la mortalidad de plántulas que se presentó en ambas zonas fue similar durante los primeros 15 días después de la siembra, acentuándose posteriormente la mortalidad en la Z.P. que en la Z.C. Después de 45 días ya no hubo plántulas sobrevivientes en las dos zonas (Figura 4.8).

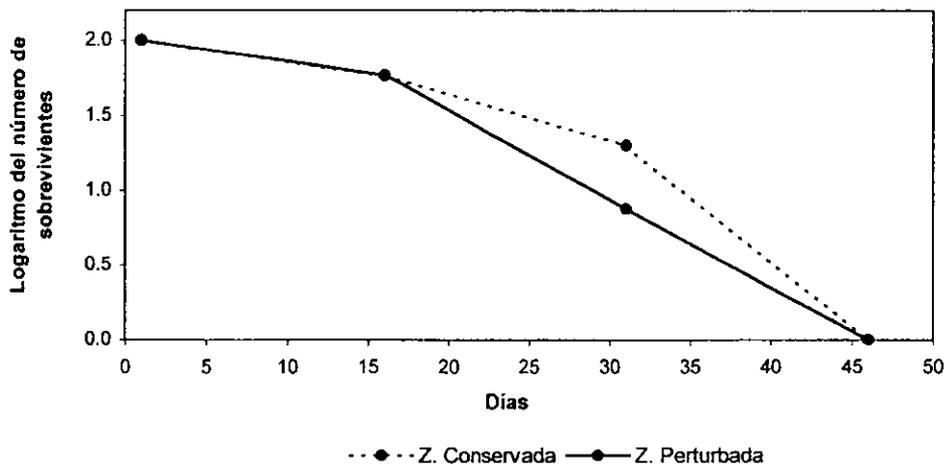


Figura 4.8 Curva de supervivencia de las plántulas *M. magnimamma* introducidas al Pedregal de San Ángel en agosto de 1997.

Los resultados muestran que el micrositio más desfavorable para las plántulas introducidas en 1998 fue el expuesto con suelo (Figura 4.9a). Por el contrario, el microambiente en el que se observó la mayor sobrevivencia de plántulas fue en el sombreado y con suelo. El análisis de las curvas de sobrevivencia indicó que para la Z.C. hubo diferencias significativas ($p < 0.05$) entre estos dos tratamientos extremos (Tabla 4.5). Además, también hubo diferencias entre los dos tratamientos con suelo (expuesto y bajo sombra) ($p < 0.05$) y los dos tratamientos con sombra (con suelo y sin suelo) ($p < 0.05$).

Se observó que el microambiente que siempre presentó diferencias significativas con los demás fue el sombreado con suelo y que además, (ver Figura 4.9a) presentó la mortalidad más baja.

Las plántulas que se plantaron en sitios expuestos y sin sustrato dentro de la Z.P., fueron las que presentaron una mayor tasa de mortalidad (Figura 4.9b). El tratamiento que presentó la mortalidad final más baja fue el expuesto pero con presencia de sustrato. Las plántulas protegidas de la radicación solar (bajo sombra) mostraron el mismo tipo de comportamiento, independientemente de la cantidad de suelo. Entre todos los demás tratamientos se encontraron diferencias significativas en cuanto a las curvas de sobrevivencia de plántulas (Tabla 4.5).

Tratamientos		χ^2	
		Z. Conservada	Z. Perturbada
Expuesto sin suelo	vs. Expuesto con suelo	2.934	4.513*
	vs. Sombra sin suelo	0.217	30.811*
	vs. Sombra con suelo	5.662*	33.874*
Expuesto con suelo	vs. Sombra sin suelo	0.949	6.624*
	vs. Sombra con suelo	13.595*	5.531*
Sombra sin suelo	vs. Sombra con suelo	4.796*	0.364

Tabla 4.5 Resultados de los análisis de las curvas de sobrevivencia de plántulas de *M. magnimamma* en El Pedregal bajo diferentes tratamientos. Los números indican valores de χ^2 . El símbolo (*) denota diferencias entre tratamientos ($p < 0.05$).

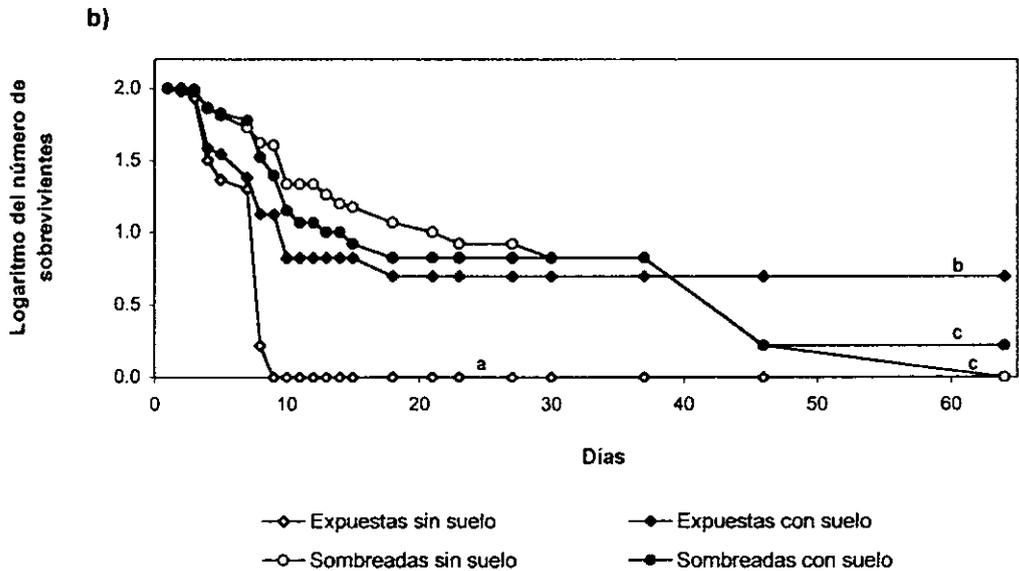
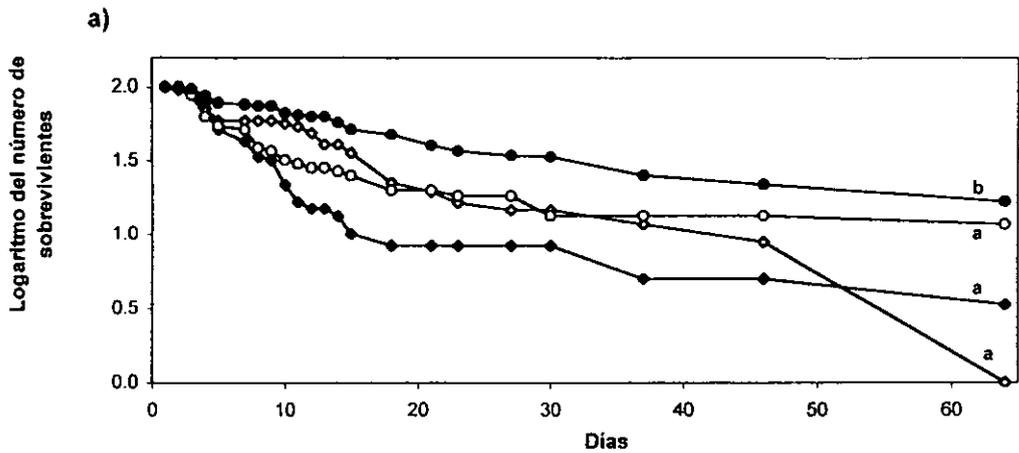


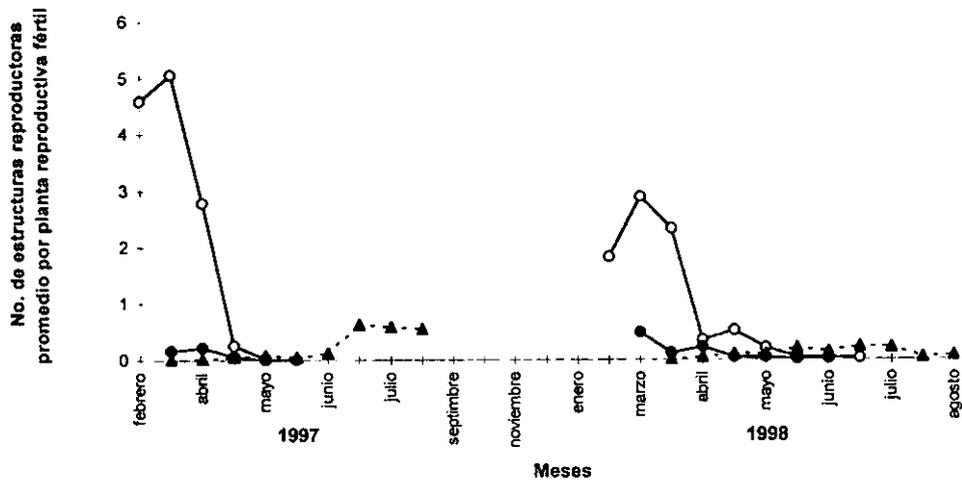
Figura 4.9 Curvas de supervivencia de las plántulas de *M. magnimamma* introducidas al Pedregal San Ángel en agosto de 1998 bajo diferentes tratamientos, a) Z. Conservada y b) Z. Perturbada. Las diferentes letras indican diferencias entre los tratamientos.

4.5 Fenología reproductiva

Las estructuras reproductoras que se cuantificaron quincenalmente a lo largo de dos años fueron los botones florales, flores maduras y frutos maduros (Figura 4.10). En la Z.C. la producción de botones, tanto para 1997 como para 1998, comenzó en febrero, alcanzando su máximo en marzo y terminando en junio (Figura 4.10a). En el caso de las flores maduras, la cantidad que se encontró en los dos años fue muy baja apareciendo en marzo y finalizando en junio. Los frutos maduros comenzaron en marzo y finalizaron en agosto; para 1997 estas estructuras alcanzaron un pico en junio, en tanto que en 1998 este se presentó en julio.

En la Z.P. la producción de botones comenzó en febrero, sólo que el máximo de producción varió para cada uno de los años: en 1997 se presentó en marzo y terminó en junio, en tanto que en 1998 se presentó en febrero y finalizó en julio (Figura 4.10b). En 1997 las flores maduras comenzaron a aparecer en marzo y terminaron en junio, mientras que en 1998 la producción de flores ocurrió de febrero a junio. La producción de frutos maduros, en ambos años, comenzó en abril y finalizó en agosto; el máximo varió entre años, ya que en 1997 se dió en julio y en 1998 en junio. Nótese que para ambas zonas, la producción de estructuras reproductoras por planta, fue mayor en 1997 que en 1998.

a)



b)

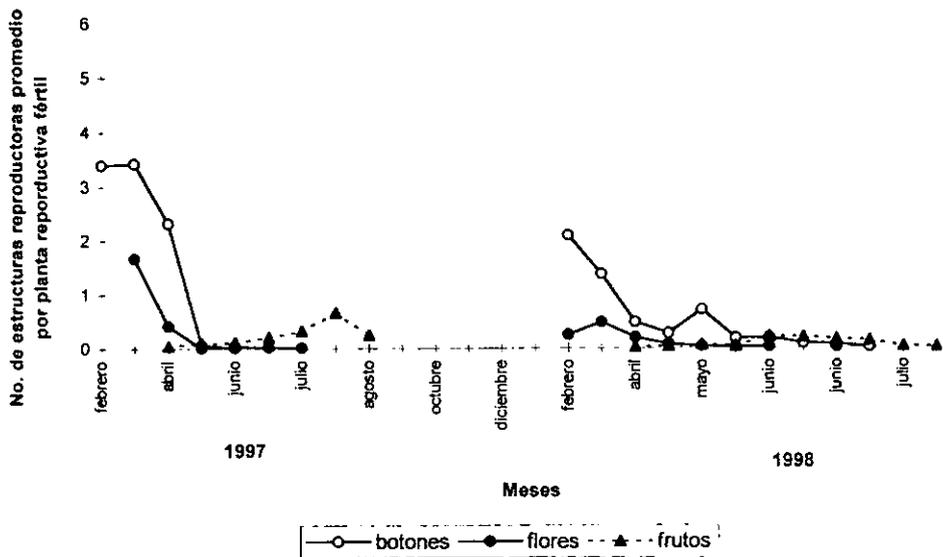


Figura 4.10 Comportamiento fenológico de las estructuras reproductoras de *M. magnimamma* en El Pedregal de San Ángel, a) Z. Conservada y b) Z. Perturbada.

Se observó que casi el 50% de los individuos marcados de la Z.C. se reprodujeron los dos años que duró el muestreo, mientras que el 20% se reprodujo sólo uno de estos años. En la Z P la situación fue prácticamente inversa, con un 43% de los individuos que no se reprodujeron ninguno de los dos años, un 24% con dos eventos reproductivos y un 33% con uno solo (Figura 4.11).

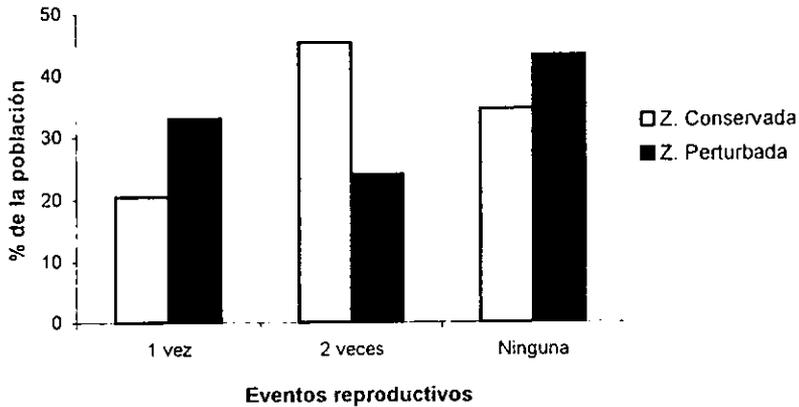


Figura 4.11 Distribución de número de eventos reproductivos que presentaron los individuos de *M. magnimamma* en El Pedregal de San Ángel entre 1996 y 1998.

4.6 Fecundidad

Según los cálculos de edad y nuestras observaciones de producción de frutos, los organismos más jóvenes en los que se observa reproducción tienen 3 años de edad (Figura 4.12). La producción de frutos varía según la edad de los individuos, presentando un aumento notable en los individuos de 6 a 8 años de edad de ambas zonas y aumentando hacia edades más avanzadas. En ambas zonas se observó una mayor producción de estructuras reproductoras en 1997.

Sin embargo, no todos los individuos que conforman una categoría de edad contribuyen a la producción de frutos promedio, encontrando que en las edades más jóvenes solo una pequeña porción de los individuos participa en la producción de frutos. Mientras que en las edades más avanzadas casi la totalidad de los individuos producen frutos (Figura 4.13).

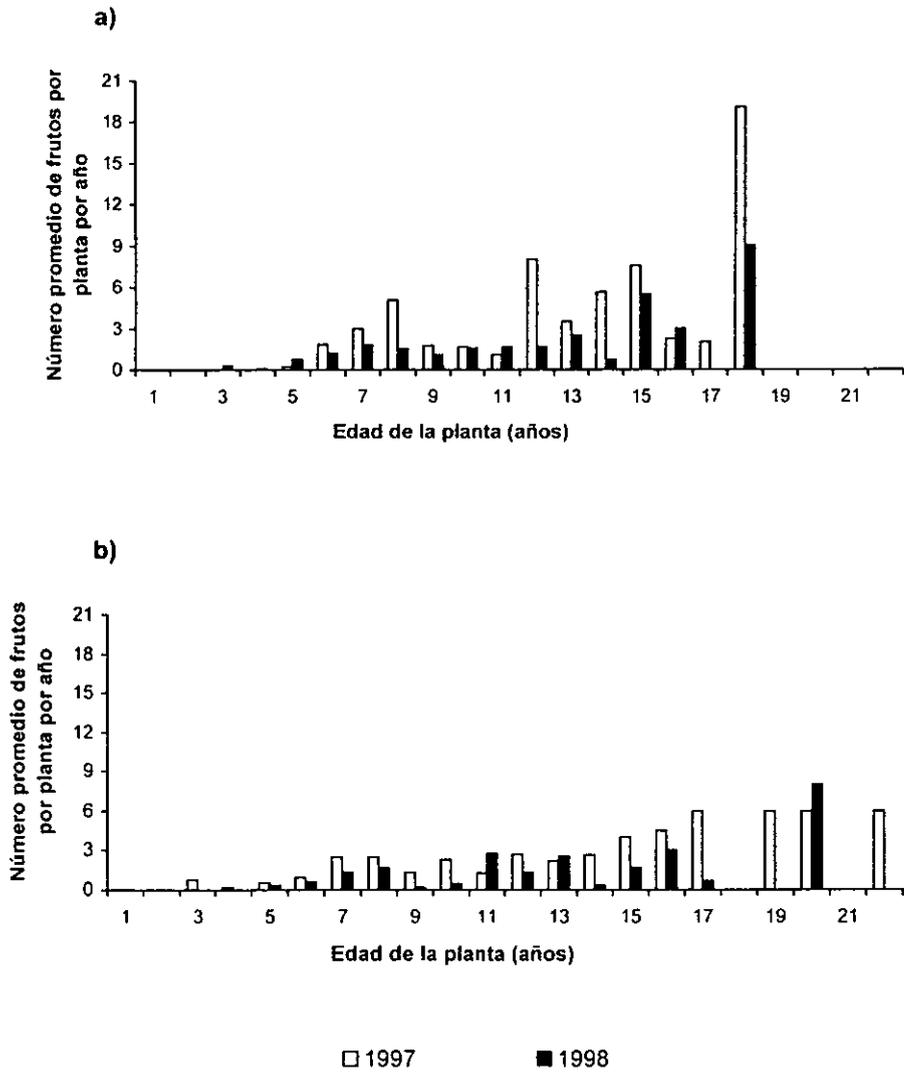
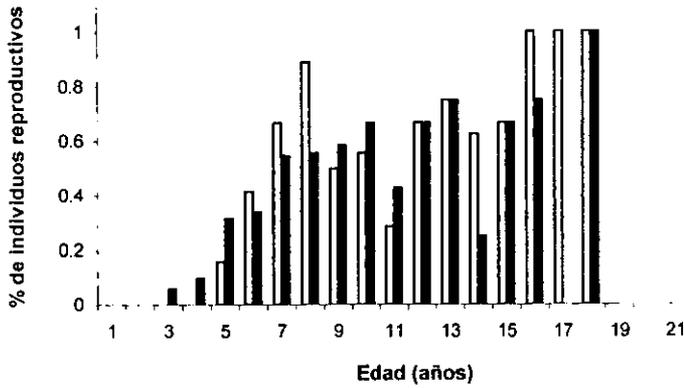


Figura 4.12 Promedio del número de frutos producidos al año por los individuos de *M. magnimamma* según su edad, a) Z. Conservada y b) Z. Perturbada.

a)



b)

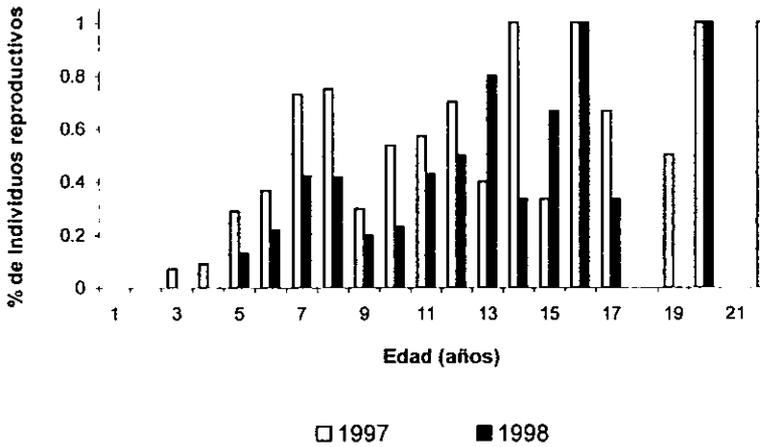


Figura 4.13 Exito reproductivo en los individuos de *M. magnimamma* según su edad, a) Z. Conservada y b) Z. Perturbada.

En 1997 la cantidad de frutos recolectados fue baja (6 para la Z.P. y 19 para la Z.C.), por lo que se decidió obtener un único valor del número promedio de semillas por fruto para ambas zonas, que fue de 93.48 ± 36.76 . En 1998 la cantidad de frutos recolectada fue mayor (69 para la Z.C. y 49 para la Z.P.), así que se pudo obtener un promedio del número de semillas por fruto para cada zona, que fue de 85.92 ± 42 (Z.C.) y de 75.40 ± 44.96 (Z.P.).

La cantidad de semillas por fruto en 1997 y en 1998 no difirieron significativamente ni en la Z.C. ($t=1.28$ $gl=24$ $p=0.212$), ni en la Z.P. ($t=1.442$ $gl=25$ $p=0.169$). En 1998 no existieron diferencias significativas entre los promedios obtenidos para cada zona ($t=1.1115$ $gl=48$ $p=0.270$).

Edad	Zona Conservada				Zona Perturbada			
	1997 Semillas por planta	Plántulas por planta	1998 Semillas por planta	Plántulas por planta	1997 Semillas por planta	Plántulas por planta	1998 Semillas por planta	Plántulas por planta
1	0	0	0	0	0	0	0	0
2	0	0	0	0	0	0	0	0
3	0	0	25.06	3.95	73.07	0.37	0	0
4	0	0	8.11	1.28	16.91	0.08	0	0
5	19.58	0.20	67.26	10.59	51.00	0.26	26.75	1.54
6	170.21	1.70	102.88	16.20	86.20	0.43	47.81	2.75
7	276.18	2.76	154.91	24.40	232.50	1.16	101.50	5.84
8	470.17	4.70	127.80	20.13	232.50	1.16	125.67	7.23
9	162.75	1.63	92.30	14.54	120.90	0.60	15.08	0.87
10	155.00	1.55	132.53	20.87	214.62	1.07	34.80	2.00
11	99.64	1.00	139.97	22.05	119.57	0.60	210.04	12.08
12	744.00	7.44	142.00	22.37	251.10	1.26	98.02	5.64
13	325.50	3.26	213.00	33.55	204.60	1.02	196.04	11.27
14	523.13	5.23	63.90	10.06	248.00	1.24	25.13	1.45
15	697.50	6.98	468.60	73.80	372.00	1.86	125.67	7.23
16	209.25	2.09	255.60	40.26	418.50	2.09	226.20	13.01
17	186.00	1.86	0	0	558.00	2.79	50.27	2.89
18	1767.00	17.67	766.80	120.77	0	0	0	0
19	0	0	0	0	558.00	2.79	0	0
20	0	0	0	0	558.00	2.79	603.20	34.68
21	0	0	0	0	0	0	0	0
22	0	0	0	0	558.00	2.79	0	0

Tabla 4.6 Tabla de fecundidad para los individuos de *M. magnimamma* en El Pedregal de San Ángel.

Nota: Semillas por planta = (frutos por planta) (semillas por fruto).

Plántulas potenciales por planta = (semillas por planta) (probabilidad de germinación).

Las probabilidad de germinación fueron = Z.C: 0.01 (97), 0.15 (98) y Z.P: 0.005 (98), 0.06 (98) (ver sección 4.4.1)

En la Tabla 4.6 se desglosa el cálculo de la fecundidad de los individuos de cada edad según su producción de frutos. En la Z.C. los individuos de 18 años de edad fueron los que presentaron una mayor fecundidad en ambos años. La edad a la primera reproducción varió entre años, ya que fue de 5 años en 1997 y de 3 años en 1998. En ambos años de estudio la producción de plántulas que potencialmente se establecen varía de acuerdo a la edad, encontrándose que los valores más altos se concentran en las edades más avanzadas y que las plantas de mayor edad no se reprodujeron.

En la Z.P. los valores de fecundidad muestran que en 1997 las plantas de mayor edad (de 16 a 22 años), presentan los valores más altos, en tanto que en 1998 el valor más alto de plántulas por planta madre se encuentra a los 20 años y las plantas de mayor edad no se reprodujeron. En este caso, la edad a la primera reproducción en 1997 es de 3 años y en 1998 es de 5 años. Por lo tanto, la edad promedio para la primera reproducción es a los 4 años, para ambas zonas.

4.7 Tablas de vida estática

En ambas zonas de estudio, las clases de edad fueron las mismas, extendiéndose de 0 a 22 años, lo cual indica que la longevidad natural de estas plantas debe ser de alrededor de 22-23 años. El valor inicial que se observa en la columna n_x (observada), para las dos tablas de vida, corresponde al número de plántulas que potencialmente pueden haber estado presentes en el suelo en 1997, según los datos de fecundidad de 1997. Se puede observar que, una vez aplicado los resultados del análisis de sobrevivencia del GLIM, la frecuencia calculada para cada una de las categorías de edad es considerablemente mayor.

Al comparar las tablas de vida de ambas zonas destacan los siguientes resultados: en ambas zonas, la mayor frecuencia observada es para los individuos de 6 años de edad, y la edad promedio a la primera reproducción es aproximadamente igual (4 años). Además, la mayor intensidad de mortalidad se concentra en las edades de 0 a 1 años (para la Z.C. $q_x=0.61$ y para la Z.P. $q_x=0.48$).

La esperanza de vida (e_x), de una plántula de la Z.P. es mayor tiempo ($e_x=3.92$ años) que en la Z.C. ($e_x=2.26$ años). Se puede observar que en la Z. Perturbada el período de máxima esperanza de vida (e_x) coincide con el inicio de la etapa reproductiva, aunque esto no ocurre en la

otra zona, en la que no se encuentra en el momento en el que inicia la reproducción pero sí en la primera parte de la edad reproductiva.

La función que describe el comportamiento de la curva de sobrevivencia de la Z. Conservada, obtenida a partir del análisis de sobrevivencia del paquete estadístico GLIM, es

$$S(t) = e^{-0.9518 t^\alpha}$$

mientras que para la Z. Perturbada fue

$$S(t) = e^{-0.5602 t^\alpha}$$

En ambas funciones el valor de α es igual a 0.49487, lo que indica que la mortalidad esta concentra en los individuos de menor edad.

Las curvas de sobrevivencia para ambas zonas de estudio, muestran que en la Z.C. *M. magnimamma* presenta una mortalidad más acentuada durante los primeros años, lo cual lleva a que permanezca una proporción menor de la cohorte original en las etapas posteriores (Figura 4.14). En ambos casos se concentra la mortalidad durante el primer año, lo cual corresponde con una curva de Deevey del tipo III.

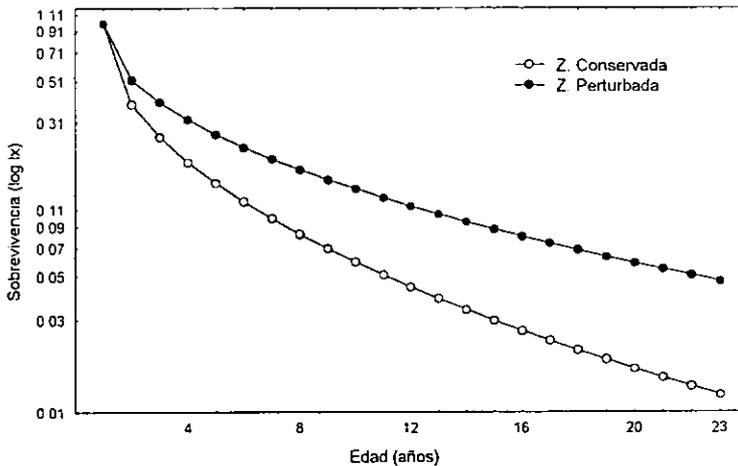


Figura 4.14 Curvas de sobrevivencia de individuos de *M. magnimamma* en la Reserva del Pedregal de San Ángel.

Tamaño (cm)	x	nx	lx	dx	qx	Lx	Tx	ex	mx	lxmx	Fx	lxmx
0,8	0	256	1,000	0,483	0,48	194,0	1001,7	3,92	0,00	0,00	0,00	0,00
0,9-2,0	1	13	0,517	0,122	0,24	116,6	807,7	6,11	0,00	0,00	0,00	0,00
2,1-2,9	2	10	0,394	0,074	0,19	91,5	691,1	6,84	0,00	0,00	0,00	0,00
3,0-4,2	3	8	0,321	0,051	0,16	75,6	599,5	7,30	0,00	0,00	0,00	0,00
4,3-5,3	4	37	0,270	0,038	0,14	64,1	524,0	7,59	0,00	0,00	0,00	0,00
5,4-6,8	5	76	0,231	0,030	0,13	55,4	459,9	7,77	1,54	0,36	116,92	2,2
6,9-8,6	6	82	0,201	0,024	0,12	48,5	404,5	7,85	2,75	0,55	225,45	3
8,7-9,9	7	35	0,177	0,020	0,11	42,9	358,0	7,84	5,84	1,04	204,27	7
10,0-11,3	8	26	0,158	0,017	0,10	38,2	313,1	7,76	7,23	1,14	187,87	9
11,4-13,0	9	17	0,141	0,014	0,10	34,3	270,2	7,48	0,87	0,12	14,74	1
13,1-15,0	10	20	0,127	0,012	0,09	31,0	240,6	7,40	2,00	0,25	40,02	3
15,1-18,5	11	21	0,115	0,010	0,09	28,1	209,6	7,12	12,08	1,39	253,63	15
18,6-22,1	12	17	0,105	0,009	0,09	25,6	181,5	6,78	5,64	0,59	95,81	7
22,2-26,5	13	7	0,095	0,008	0,08	23,4	155,9	6,38	11,27	1,08	78,91	14
26,6-31,8	14	4	0,087	0,007	0,08	21,5	132,5	5,92	1,45	0,13	5,78	2
31,9-38,1	15	4	0,080	0,006	0,08	19,8	111,0	5,40	7,23	0,58	28,90	9
38,2-45,7	16	4	0,074	0,006	0,08	18,2	91,3	4,82	13,01	0,96	52,03	15
45,8-54,7	17	3	0,068	0,005	0,07	16,9	73,1	4,17	2,89	0,20	8,67	3
54,8-65,6	18	1	0,063	0,005	0,07	15,6	56,2	3,47	0,00	0,00	0,00	0
65,7-78,6	19	2	0,059	0,004	0,07	14,5	40,6	2,70	0,00	0,00	0,00	0
78,7-94,2	20	1	0,055	0,004	0,07	13,5	26,1	1,87	34,66	1,89	34,68	38
94,3-112,8	21	0	0,051	0,003	0,07	12,6	12,6	0,97	0,00	0,00	0,00	0
112,9-135,2	22	1	0,047	0,003	0,07	12,6	12,6	0,97	0,00	0,00	0,00	0

Tabla 4.8 Tabla de vida estática para *M. magnimamma* (de 1996-97) en la Zona Perturbada del Pedregal de San Angel.

4.8 Crecimiento poblacional

Las dos poblaciones de *M. magnimamma* estudiadas en El Pedregal de San Ángel presentan diferencias muy ligeras en sus medidas de dinámica poblacional calculadas a partir de la tabla de vida (Tabla 4.9). Se encontró que para la población de la Z.C. el tiempo promedio que pasa desde el nacimiento de una planta hasta el nacimiento de su descendencia es de 10.66 años, mientras que para la Z.P. es mayor (12.51 años).

	Z. Conservada	Z. Perturbada
T_g	10.66	12.51
R_o	17.62	10.27
r	0.27	0.19
λ	1.31	1.20

Tabla 4.9 Medidas de la dinámica poblacional de las poblaciones de *M. magnimamma* en El pedregal de San Ángel.

Además, el número promedio de plántulas que deja una planta en el transcurso de toda su vida es mayor en la Z.C., con 17.62 plántulas, contra 10.27 plántulas de la Z.P. Consecuentemente, la tasa finita de crecimiento presenta ciertas diferencias, ya que para la Zona Conservada presenta un valor de 1.31 en tanto que para la Z. Perturbada es de 1.20, señalando que ambas poblaciones se encuentran creciendo. Estas diferencias parecen ser producto de las distintas fecundidades entre zonas, a pesar de que la mortalidad sea ligeramente más acentuada en la Z.C. (Figura 4.13).

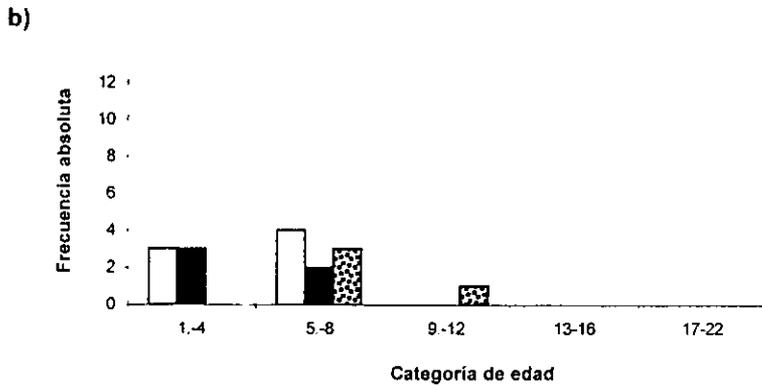
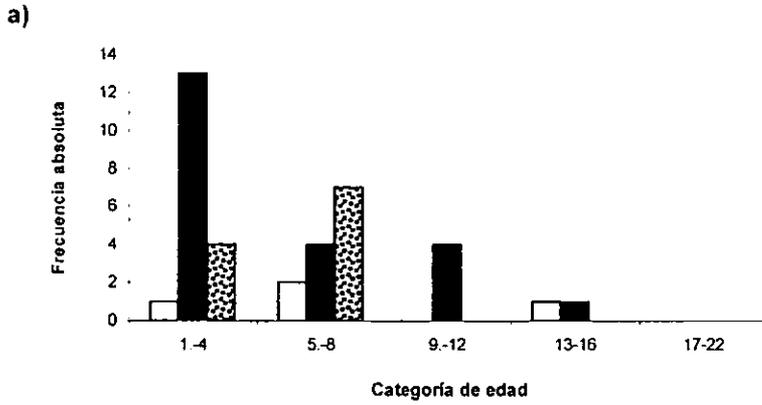
4.9 Mortalidad

El Pedregal de San Ángel frecuentemente sufre incendios durante la época de secas. En marzo de 1996 hubo un incendio en la Z.P. En febrero y marzo de 1998 otro incendio afectó a la Z.P. y una parte de la Z.C. En esta época fue posible determinar cuántos individuos de la muestra original murieron a causa del incendio.

En 1998 se observaron rastros de fuego en 118 plantas (de un total de 446), de las cuales 13 murieron (11.02%) y 105 (88.98%) fueron capaces de producir rebrotes. La capacidad de sobrevivir y rebrotar de los individuos de *M. magnimamma* después del incendio fue ligeramente diferente entre zonas; ya que de 39 plantas que se quemaron en la Z.C., solo 30 de estas (76.92%) fueron capaces de rebrotar. Mientras que en la Z.P. la cantidad de plantas quemadas fue de 79, de las cuales solo murieron 4 (5.06%), por lo que la sobrevivencia fue mayor en la Z.P. que en la Z.C.

En general, se encontró que la Z.C. (n=248) presentó una mayor mortalidad que la Z. Perturbada: de 1996 a 1997 el total de plantas muertas o desaparecidas fue de cuatro, mientras que de 1997 a 1998 fue de 33. En este último año la mayoría de las muertes se concentran en las edades más tempranas (Figura 4.15a). La categoría de 1 a 4 años presenta más del 50% de los muertos de 1997-98, debido principalmente a causas naturales, mientras que la mayor parte de las plantas muertas de la categoría de 5 a 8 años murieron debido al incendio de febrero-marzo de 1998.

Para la Z.P. (n=207), el número de plantas muertas también varió drásticamente entre años. De 1996 a 1997 se observaron cinco plantas muertas, concentrándose sólo en los individuos pequeños. Al año siguiente, la cantidad de muertos fue de 11, y la mortalidad se debió principalmente a causas de tipo natural (63%). La mortalidad en ambos años se concentró en la categoría de 5 a 8 años (más del 60%).(Figura 4.15b).



□ muerte natural 1996-97
 ■ muerte natural 1997-98
 ▨ plantas quemadas en 1998

Figura 4.15 Número de individuos de *M. magnimamma* por categoría de edad, a) Z. Conservada y b) Z. Perturbada (de 1996-98).

CAPITULO 5. DISCUSION

5.1 Crecimiento individual

Abordar el estudio de las tasas de crecimiento en cactáceas, en particular de las plántulas, es de gran importancia debido a que este estadio representa uno de los más vulnerables en el ciclo de vida de estas plantas y de él depende, en gran medida, el reclutamiento de nuevos individuos en la población. Hasta el momento, sólo unos cuantos trabajos han abordado el estudio del índice de crecimiento de plantas de esta familia menores a un año de edad, coincidiendo en que esta fase del ciclo de vida presenta tasas de crecimiento muy lentas (Steenbergh and Lowe 1969, Bravo-Hollis 1978, del Castillo 1982, Jordan and Nobel 1982, Trujillo 1982, Hernández y Godínez 1994, Nolasco *et al.* 1996, Vilchis en preparación).

La tasa de crecimiento que presenta *M. magnimamma* durante su primer año de vida, con base en el diámetro o biomasa, es muy pequeña, siendo de 0.0025 cm/día (ó 0.9125 cm/año) equivalente a 0.171 ± 0.003 g/g/día (Ruedas 1999), respectivamente. Sin embargo, cuando esta especie es cultivada con fines ornamentales, presenta una de las tasas de crecimiento más rápidas en comparación con otras especies de *Mammillaria*. Desafortunadamente, hasta la fecha no se conocen trabajos (además de Ruedas 1999) que reporten tasas de crecimiento en individuos menores a un año de edad dentro del género *Mammillaria*, aunque las observaciones de los horticultores sugieren que otras especies del género presentan tasas de crecimiento aún más lentas que la que se ha registrado para *M. magnimamma*.

Las tasas de crecimiento para plántulas menores de un años de edad se han determinado principalmente para especies de cactáceas columnares, que han considerado el aumento en altura. Jordan y Nobel (1982) determinaron que las plántulas de *Carnegiea gigantea* crecen 0.2 cm/año; *Pachycereus pringlei* presenta un aumento de 1 a 3 cm/año (Nolasco *et al.* 1996); mientras que *Neobuxbaumia macrocephala* sólo crece 1.3 cm/año (Vilchis, en preparación). Las altas tasas de crecimiento que presentan las cactáceas menores de un año de edad, responden principalmente a la ventaja que confiere presentar un metabolismo fotosintético C_3 . Altesor *et al.* (1992) encontraron que después de la germinación y hasta las 10 a 20 semanas de edad (dependiendo de la especie), se presenta una metabolismo C_3 , lo que permite un índice de crecimiento más rápido, y da como resultado que el estado crítico de plántula dure lo menos

posible, lo cual incrementa las probabilidades de sobrevivencia. Sin embargo, estas tasas de crecimiento son extremadamente bajas si se comparan con otras especies de ambientes mésicos.

Sólo en cuatro especies de cactáceas (una globosa, dos toneliformes y una columnar) se han descrito los diámetros de plantas menores a un año. Para la cactácea columnar *Carnegiea gigantea*, Steenberg y Lowe (1969) determinaron que, a una edad de 365 días, ésta alcanza un diámetro de 0.3 a 0.5 cm, siendo mucho menor que los 0.91 cm calculados para *M. magnimamma* a esa misma edad. Esto puede deberse a que el diámetro de *C. gigantea* fue definido en condiciones de campo, mientras que para *M. magnimamma* se determinó en condiciones de invernadero. Por su parte, la especie globosa y las dos toneliformes presentan valores de diámetro parecidos al obtenido para *M. magnimamma*. La especie globosa, *Mammillaria crucigera*, presenta un diámetro de 0.25 cm a una edad de tres meses (Contreras, en preparación), muy semejante a los 0.23 cm que presenta *M. magnimamma* a esa misma edad; *Ferocactus histrix* presentó un diámetro de 0.33 cm a 180 días de edad (del Castillo 1982), contra los 0.45 cm de *M. magnimamma* y *Echinocactus platyacanthus* alcanza un diámetro de 0.375 \pm 0.01 cm a los 138 días (Trujillo 1982), en comparación con los 0.34 cm de *M. magnimamma*. La similitud de estos resultados puede deberse, en primer lugar, a que los diámetros de las tres especies fueron determinados bajo condiciones controladas de campo o de invernadero y, en segundo, a que todas son especies que no deben su crecimiento sólo al aumento en altura, sino que también experimentan un crecimiento importante en diámetro.

Las tasas de crecimiento y el tamaño mínimo que pueden presentar una plántula de cactácea, aparentemente no difieren demasiado entre especies, independientemente de su forma de crecimiento posterior. Sin embargo, cuando la etapa de plántula ha sido superada, la tasa de crecimiento de los tallos es afectada por otro tipo de factores (i.e. metabolismo tipo CAM, forma de crecimiento del tallo, condiciones de crecimiento bajo plantas o rocas nodrizas, etc.). La mayoría de los trabajos que han medido crecimiento (altura o diámetro) se concentran en especies columnares. El crecimiento de las especies de esta familia presenta polos totalmente opuestos: por un lado, el crecimiento que presentan algunas especies es muy lento (Tabla 5.1) y, por el otro, existen especies con crecimiento muy rápido, como es caso de las "chollas" (subgénero *Cylindropuntia*), las cuales triplican su talla y peso en el intervalo de un año (León de la Luz y Valiente-Banuet 1994).

ESPECIE	CRECIMIENTO	AUTOR
COLUMNARES		
<i>Carnegiea gigantea</i>	6.7 cm/año (altura)	Hasting and Alcorn 1961
	a 1 año de edad 0.2 cm/año (altura) a 13 años de edad 0.44 cm/año (altura)	Jordan and Nobel 1982
	a 3 años de edad 0.51 cm/año (altura)	Steenbergh and Lowe 1977
<i>Sclerocactus polyancistrus</i>	2.5 cm/año (altura+diámetro)	May 1979
<i>Lophocereus schottii</i>	<1 m 6±12 cm/año (altura)	Parker 1988
	>5 m 88±67 cm/año (altura)	
<i>Stenocereus thurberi</i>	<1 m 7±6 cm/año (altura)	Parker 1988
	>5 m 62±30 cm/año (altura)	
<i>Cephalocereus columna-trajani</i>	11 cm/año (altura)	Zavala-Hurtado and Díaz-Solis 1995
<i>Pachycereus pringlei</i>	plántulas 1-3 cm/año (altura) adultos 30 cm/año	Nolasco et al. 1996
<i>Neobuxbaumia macrocephala</i>	plantas de 0 a 44 años 1 337±2.069 cm/año (altura)	Vilchis, en preparación
	plantas de 45 a 156 años 7 161±14.611 cm/año (altura)	
GLOBULARES O TONELIFORMES		
<i>Ferocactus wislizeni</i>	plantas de >10 años 1 cm/año (altura)	Shreve 1935
<i>Ferocactus covillei</i>	1 cm/año (altura)	Noyes 1946
	2.5 cm/año (diámetro)	
<i>Ferocactus acanthodes</i>	2.5 cm/año (altura + diámetro)	Noyes 1946
	Plantas de ≥ 26 años 1.4 cm/año (altura)	Nobel 1977
	0.9 cm/año (altura)	Jordan and Nobel 1982
<i>Ferocactus histrix</i>	1.5 cm/año (diámetro)	del Castillo 1982
<i>Mammillaria crucigera</i>	1.2570±0.04 cm/año (diámetro)	Contreras, en preparación

Tabla 5.1 Tasas de crecimiento en varias especies de cactáceas columnares y toneliformes.

M. magnimamma se encuentra entre las tasas de crecimiento intermedias de cactáceas globulares o toneliformes y sólo comparable con *M. crucigera*. *M. magnimamma* presenta una mayor tasa de crecimiento (1.161598 cm/año) en individuos de menor tamaño y va disminuyendo conforme alcanza un diámetro mayor. En el caso de *M. crucigera*, se presenta la situación inversa, ya que en los individuos de menor diámetro acumulado (0.49-2.25 cm) se da una de las tasas de crecimiento menor (1.2373 cm/año) y en los individuos de diámetro mayor se presenta la tasa de crecimiento más grande (1.3041 cm/año) (Contreras, en preparación). A pesar de esto último, podemos concluir que las tasas de crecimiento promedio (1.2087±0.012 cm/año para *M. magnimamma* y 1.2570±0.04 cm/año para *M. crucigera*) de ambas especies de *Mammillaria* son muy similares. Hay que dejar en claro que la tasa de crecimiento se refiere a las veces que ha incrementado una planta con respecto a su diámetro en el intervalo de un año, representando un aumento de diámetro diferente. Así que cuando *M. magnimamma* presentó un incremento de 1.2087±0.012 cm/año, equivalió a un aumento de 2.490±4.02 cm en el diámetro de la planta, en tanto que, el incremento de 1.2570±0.04 cm/año de *M. crucigera* representó un aumento de diámetro de 6.41±15.71 cm/año.

La tendencia a una disminución en la tasa de crecimiento individual conforme el tamaño de la planta aumenta puede deberse a alguna de las siguientes razones: a) los recursos disponibles están destinados a la producción de más tallos (o ramas) (Steenbergh and Lowe 1983, Parker 1989); b) la formación de estructuras reproductoras impide un crecimiento acelerado (Steenbergh and Lowe 1983, Parker 1989); c) la interrelación entre metabolismo fotosintético (CAM), la arquitectura y la relación superficie: volumen provocan una disminución en el crecimiento (es decir, cuando la plántula crece, va adquiriendo una forma esférica, por lo que el tamaño de la superficie por unidad de volumen va disminuyendo y, por consiguiente la tasa de crecimiento decrece, debido a la disminución de la superficie relativa para la captación de CO₂).

5.2 Biología reproductiva

La fenología, es decir, los fenómenos biológicos cíclicos, como la floración y la fructificación (Font Quer 1985), constituyen un aspecto importante en la historia de vida de las plantas. Los patrones fenológicos suelen ser afectados o determinados por factores climáticos, en especial bajo situaciones donde algunos de ellos representan condiciones limitantes o constituyen elementos predecibles del medio ambiente (Steenbergh and Lowe 1977, Parker 1987b, Parker 1989). Para *M. magnimamma*, la actividad reproductiva se presenta desde finales

del invierno y culmina a principios del verano, esto es, cuando los fotoperíodos son más largos, las temperaturas más elevadas y existen mayores probabilidades de lluvia. La prolongación del período de floración y fructificación por varios meses del año podría interpretarse como una respuesta evolutiva a la aleatoriedad de las lluvias año con año, y a las demandas de polinizadores y dispersores (del Castillo 1982, León de la Luz y Valiente-Banuet 1994). Este patrón fenológico es el más común entre las cactáceas (del Castillo 1982, Trujillo 1982, Chacon 1984, Martínez *et al.* 1993, Valiente-Banuet and Ezcurra 1991, Suzán *et al.* 1994, Martínez 1998, Vilchis en preparación), excepto para unas cuantas especies, como es el caso de *Mammillaria crucigera*, en donde la producción de frutos se da a través de todo el año (Contreras, en preparación).

La producción de frutos de *M. magnimamma* en 1997 y 1998, en cada una de las dos zonas de estudio, fue muy diferente, ya que en este último año la producción disminuyó notoriamente con respecto a la del año anterior. Esta disminución en la producción pudo deberse, entre otras causas, a que las condiciones climáticas fueron desfavorables (precipitación anual baja, heladas severas, etc.). En 1997 la precipitación acumulada en los meses anteriores al período de fructificación (de septiembre de 1996 a febrero de 1997) fue de 297.2 mm, mientras que en 1998 (de septiembre de 1997 a febrero de 1998) llegó a ser menor, con solo 154.9 mm (datos obtenidos de la estación climatológica del Colegio de Geografía de la UNAM), por lo que este factor puede determinar que la cantidad de frutos (seguramente afectando también a los polinizadores), haya disminuido en 1998.

Otro factor que influyó en la disminución en el número de frutos fue el incendio que afectó la Z.P. y una pequeña parte de la Z.C., en febrero-marzo de 1998. Un total de 118 plantas presentaron daño por fuego, de las cuales 73 (61.86%) ya estaban en estado reproductor, y sólo 52 de estas volvieron a presentar estructuras reproductivas, casi al final del período de fructificación. Muchas de estas estructuras correspondían a lo que denominamos "flores abortadas", es decir, botones florales que no alcanzaron a desarrollarse y, por consiguiente, no contribuyeron a la producción de frutos maduros.

Aunado a la situación anterior, existió un alto porcentaje de individuos de ambas zonas de estudio, que no se reprodujeron o que presentaron sólo un evento reproductivo durante los dos años que duró el estudio. En la Z.C. este porcentaje correspondió a un 54.8%, mientras que en la Z.P. fue considerablemente mayor, con un 76.07%.

Otras cactáceas también presentan una reducción en su producción total de frutos de una temporada de fructificación a la siguiente, como por ejemplo la cactácea columnar *Carnegiea gigantea*, debido principalmente a factores climáticos. Steenbergh and Lowe (1977) encontraron que cuando los individuos reproductivos de esta especie se ven sometidos a temperaturas críticas de congelamiento durante un invierno anterior al período de fructificación, la producción de frutos se ve reducida de un 25 a un 78%, dependiendo de la severidad de la helada. Otro caso en donde se ha reportado una disminución en la producción de frutos en años consecutivos ha sido en el cactus columnar *Peniocereus striatus*. Esto se ha debido a la reducción de las poblaciones de dos palomillas esfingidas, *Hyles lineata* y *Manduca quincemaculata*, las cuales son sus únicos polinizadores. Estas palomillas están siendo afectadas por el uso inmoderado de pesticidas en regiones aledañas a donde habita esta especie de cactácea (Suzán *et al.* 1994).

Los individuos de *M. magnimamma* producen una mayor cantidad de frutos conforme alcanzan edades mayores. Este mismo comportamiento se ha encontrado en otras especies de cactáceas, en donde el aumento de la fecundidad está relacionado, a su vez, con el aumento en el número de cabezas (tallos) o de ramas (Steenbergh and Lowe 1977, Trujillo 1982, Martínez 1998, Vilchis en preparación). *M. magnimamma* se encuentra entre las especies de cactáceas que presentan una producción de frutos intermedia (de 0.10 a 19 frutos por planta, dependiendo de la edad), ya que suelen existir especies que presentan cifras extremas. Por ejemplo, *Peniocereus striatus* sólo presenta 0.1 frutos por planta (Suzán *et al.* 1994), mientras que especies como *C. gigantea* y *Lophocereus schottii* presentan un promedio de 200 y 126 ± 82 frutos por planta, respectivamente (Steenbergh and Lowe 1977, Parker 1989). Entre las cactáceas globosas y toneliformes las cifras son menores y comparables con los resultados obtenidos para *M. magnimamma*; por ejemplo, *Coryphantha robbisorum* presenta un promedio de 1.58 ± 0.89 frutos por individuo, *Ferocactus histrix* produce de 7.6 a 9 frutos por fruto y *Echinocactus platyacanthus* alcanza hasta 18.05 frutos por individuo (del Castillo 1982, Trujillo 1982, Schmalzel *et al.* 1995).

La cantidad de semillas que contiene un fruto de *M. magnimamma*, no se vio modificada por los eventos de disturbio que están afectando ambas zonas de estudio de manera diferente, ya que resultó ser equivalente en las dos zonas de estudio. Esto generalmente es función del número y eficiencia de los polinizadores lo que sugiere que no hay diferencias entre zonas a este respecto.

La producción de una cantidad significativa de semillas, liberadas sincrónicamente en varias poblaciones y que comparten esta sincronía con otras especies de plantas, incrementan la probabilidad de establecimiento y sobrevivencia, disminuyendo el riesgo individual de depredación principalmente por hormigas, aves y mamíferos (Steenbergh and Lowe 1977, del Castillo 1982, León de la Luz y Valiente-Banuet 1994). En *M. magnimamma* las semillas se liberan justo en la época de lluvias, cuando las plántulas tienen más probabilidades de establecerse.

Las poblaciones de *M. magnimamma* están sometidas a constantes eventos de perturbación en El Pedregal (incendios de marzo de 1996 y febrero-marzo de 1998, saqueo, tiradero de basura, presión de la mancha urbana, etc.). Por ello, conocer el efecto inmediato y a largo plazo que causan estas perturbaciones sobre aspectos de su biología reproductiva (i.e. producción total de frutos, cantidad promedio de frutos por individuos de diferentes intervalos de edad, cantidad de semillas por fruto), es de suma importancia para determinar qué fase del ciclo reproductivo de *M. magnimamma* resulta el más vulnerable a ellas. En este caso, las diferencias entre la Z.P. y Z.C. en cuanto a los distintos componentes de la fecundidad, permiten sugerir que la producción de frutos, la germinación de semillas y el establecimiento de plántulas son las fases más afectadas por el aumento en las tasas de perturbación.

5.3 Crecimiento poblacional

a) Semillas

El crecimiento de las poblaciones depende del establecimiento y el reclutamiento de nuevos individuos. El establecimiento, que comprende la germinación y sobrevivencia de las plántulas, es uno de los períodos más críticos en el ciclo de vida de las cactáceas (Steenbergh and Lowe 1977, Bravo-Hollis 1978, León de la Luz y Valiente-Banuet 1994), por que se presentan las tasas de mortalidad más altas (Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla 1995, Trujillo 1982). Los bajos porcentajes de germinación obtenidos para *M. magnimamma* en el campo durante 1997 y 1998, concuerda con lo obtenido para especies como *Carnegiea gigantea* (Steenbergh and Lowe 1969, 1977), *Ferocactus acanthodes* (Jordan and Nobel 1981), *Neobuxbaumia tetetzo* (Valiente-Banuet and Ezcurra 1991) y *Neobuxbaumia macrocephala* (Esparza 1998).

Las diferencias en los porcentajes de germinación obtenidos en 1997 y 1998, tanto para la Z.C. como para la Z.P., pueden deberse a varios factores. Uno de ellos y, a mi parecer, uno de los más importantes, fue que el diseño experimental varió de un año al otro. En 1997 la selección de los sitios para colocar los cuadros de germinación no consideró características específicas y el seguimiento de semillas germinadas se llevó a cabo a intervalos de tiempo muy distantes, por lo que se pudieron perder algunos datos de germinación. Por otro lado, en 1998 la selección de sitios fue más cuidadosa y el registro de la germinación se hizo de manera más detallada. Otra de las razones por las cuales pudo haber variado el porcentaje de germinación tuvo que ver, quizá, con las condiciones climáticas (específicamente precipitación y temperatura) que variaron de un año al siguiente: en 1997 la precipitación de agosto a octubre fue de 303.5 mm y las temperaturas medias mensuales fueron de 17.4, 17.4 y 15.8 °C, respectivamente, mientras que en 1998, la precipitación de agosto a octubre fue de 717.6 mm y las temperaturas fueron de 18.0, 23.7 y 16.6°C, durante el mismo intervalo de tiempo.

Dentro de una misma zona las condiciones que favorecen la germinación de semillas son la cantidad de luz a nivel de suelo y, por consiguiente, la humedad y temperatura que se lleguen a presentar en cada uno de los micrositios seleccionados. Como resultado de las condiciones poco favorables para la germinación no se observó germinación cuando las semillas se encontraban en un lugar expuesto y sin substrato dentro la Z.C. El obtener nulos o bajos porcentajes de germinación en semillas expuestas directamente al sol, puede deberse al efecto deshidratante de la radiación solar sobre el suelo, lo que impide la imbibición de la semillas. De esta forma, es poco probable que las semillas expuestas directamente al sol germinen bajo condiciones naturales (del Castillo 1982).

La germinación de semillas de *M. magnimamma* comenzó a los 8 días después de iniciado el experimento en ambas zonas de estudio. En condiciones controladas estas semillas alcanzan el sólo 50% de germinación en 6.15 ± 1.4 días (Ruedas 1999). Resulta claro que, bajo condiciones favorables de laboratorio, la germinación se incrementa y se da a una mayor velocidad. Dentro de las cactáceas es común encontrar una viabilidad alta (>80%) y velocidades rápidas de germinación (Beristain 1997, Rojas-Aréchiga *et al.* 1997, Ruedas 1999). Los requerimientos para que las semillas de *M. magnimamma* y otras cactáceas germinen son: suficiente humedad en el suelo, iluminación moderada (bajo algún objeto o planta nodriza) y temperaturas muy variadas. Los altos porcentajes de germinación de semillas recién dispersadas y los altos niveles de depredación de semillas sugieren que es poco probable que exista un

banco de semillas en las especies de esta familia (Steenbergh and Lowe 1969, 1977, Jordan and Nobel 1981, del Castillo 1982, Trujillo 1982, Valiente-Banuet and Ezcurra 1991, Bowers 1997, Esparza 1998, Godínez-Alvarez and Valiente-Banuet 1998).

b) Plántulas

En zonas áridas y matorrales xerófilos el establecimiento exitoso de una plántula a partir de una semilla ocurre en los llamados "sitios seguros", los cuales son microsítios que reúnen las condiciones ambientales precisas requeridas para la germinación de la semillas y la sobrevivencia de la planta (Harper 1977, Flores y Manzanero 1998). Estos sitios seguros son reconocidos cuando se conoce la sobrevivencia de las plántulas en diferentes microsítios del ambiente.

La sobrevivencia de plántulas de *M. magnimamma* en 1997, no difirió de manera sustancial entre ambas zonas de estudio, ya que todas murieron en el mismo intervalo de tiempo. Esto, al igual que los bajos porcentajes de germinación, podría deberse a lo desfavorable de las condiciones climáticas (específicamente precipitación total) de ese año (744.1 mm de lluvia) con respecto al año anterior (883.7 mm de lluvia) y al posterior (907.2 mm de lluvia).

En 1998, las plántulas de ambas zonas de estudio que se encontraban en el microsítio expuesto y sin suelo (la condición más desfavorable) murieron alrededor del día 8 en la Z.P. y al día 64 en la Z.C. Aparentemente, su muerte se debió principalmente a la falta de humedad en el suelo, tan necesario en el establecimiento exitoso de plántulas de cactáceas (Franco and Nobel 1989, Nobel 1989, Valiente-Banuet and Ezcurra 1991, Schmalzel *et al.* 1995).

Las plántulas que se encontraban en un microsítio expuesto pero con sustrato, presentaron altos porcentajes de sobrevivencia, e incluso en la Z.P. las plántulas bajo este tratamiento presentaron la menor tasa de mortalidad. La presencia de un sustrato aparentemente asegura a las plántulas el acceso a la humedad del suelo, lo cual aumenta sus probabilidades de sobrevivencia. La presencia de sustrato también amortigua las altas temperaturas que pueden presentarse sobre la roca desnuda. Martínez (com.pers.) ha encontrado que las temperaturas a nivel de suelo dentro de la Z.P. alcanzan los 39.3 °C. Sin embargo, se ha observado que en las llamadas planchas volcánicas existen individuos de *M. magnimamma*, en donde la temperatura puede alcanzar de 60 a 70°C (Barradas com.pers.).

Leirana y Parra (1998) también encontraron que las plántulas de *M. gaumeri* presentan tasas de mortalidad totalmente diferentes según el nivel de exposición. Las plántulas establecidas en sitios abiertos (curva de Tipo III) mueren 18 veces más rápido que las plántulas que se encuentran en sitios sombreados (curva de Tipo II). Para *M. magnimamma*, las plántulas del tratamiento de sombra, con y sin substrato, presentaron porcentajes altos de sobrevivencia, siendo más significativos en la Z.C. En otras cactáceas se han encontrado resultados similares, es decir, una mayor sobrevivencia de plántulas bajo condiciones de sombra o protección, como lo ha demostrado la teoría del nodricismo (Turner *et al.* 1969, Steenbergh and Lowe 1977, Franco and Nobel 1989, Valiente-Banuet and Ezcurra 1991, Esparza 1998, Mandujano *et al.* 1998)

c) Tablas de vida

Prácticamente todas las poblaciones de cactáceas presentan generaciones superpuestas dadas su gran longevidad y sus patrones anuales de reproducción. La estructura de estas poblaciones es el resultado de la dinámica entre los nacimientos y la sobrevivencia de individuos de diferentes edades (Steenbergh and Lowe 1983). El conocimiento de la estructura de edades de una población nos puede decir mucho sobre la dinámica de la misma, e incluso nos permite construir tablas de vida para poder evaluar aspectos de su demografía, como se hizo en este trabajo para dos poblaciones de *M. magnimamma*.

Antes que nada es importante hacer notar que las tablas de vida construidas en este trabajo partieron en gran medida de la estructura de edades observada. A su vez, la estructura de edades se obtuvo a través de estimaciones de la edad individual generadas con base en el conocimiento de las tasas de crecimiento estimadas, que parte, a su vez, de un valor estimado del diámetro inicial, D_0 . Es importante mencionar que los resultados de cálculo de la edad derivados de esta curva de crecimiento eran muy sensibles a pequeñas variaciones en D_0 . De esta forma, los resultados de la edad individual que se manejan en este trabajo deben de tomarse con reserva, y es posible que el error asociado al cálculo de la edad sea mayor que el que se observa en la Figura 4.5 al tomar en cuenta el error estándar de la curva de crecimiento.

La estructura de edades de *M. magnimamma* en ambas zonas de estudio, es semejante, compuesta de un 74.3 a 76.2 % de individuos menores a 8 años. Este tipo de estructura caracteriza a poblaciones que se encuentran creciendo, donde hay un decremento en el número de individuos con el incremento de la edad (Reid *et al.* 1983, Esparza 1998). Este tipo de

estructura también la presentan otras cactáceas como *Ferocactus acanthodes* (Jordan and Nobel 1981, 1982), *Echinocereus triglochidiatus* (Reid et al. 1983), *Echinocactus horizonthalonius* (Reid et al. 1983), *Lophocereus schottii* (Parker 1989), *Coryphantha robbisorum* (Schmalzel et al. 1995), *Cephalocereus columna-trajani* (Zavala-Hurtado and Díaz-Solís 1995), *Ferocactus histrix* (Huerta y Escobar 1998) y *Neobuxbaumia macrocephala* (Esparza 1998, Vilchis en preparación).

A su vez, la estructura de edades de la población nos indica años favorables o desfavorables para el establecimiento, relacionándolos con condiciones climáticas, eventos de disturbio, etc., (Jordan and Nobel 1981, 1982). La edad de 6 años es la que cuenta con el mayor número de individuos y coincide con la mayor cantidad de lluvia registrada durante los años 90's, es decir, en 1991 la precipitación anual fue de 1115 mm. Por otro lado, la edad de 2 años no presenta ningún individuo. Este último hecho puede estar relacionado con un evento de disturbio, más que con condiciones climáticas desfavorables ya que ese año fue relativamente bueno en lo referente a la precipitación anual.

La estructura calculada para la población de *M. magnimamma* según el análisis de sobrevivencia, también denota altas tasas de mortalidad en las edades más pequeñas. Esto está señalado en la curva de sobrevivencia (Tipo III) que presentaron las poblaciones de ambas zonas, al registrar la mayor mortalidad en el primer año de vida. La tasa o índice de mortalidad para las plántulas de 0 a 1 año de edad es más alta ($q_x = 0.61$) en la Z.C., por lo que la esperanza de vida de una plántula en esta zona es menor ($e_x = 2.26$ años) comparada con la Z.P. ($e_x = 3.92$ años). Una mortalidad más acentuada en los individuos más pequeños también se presenta en otras especies de cactáceas, como *Ferocactus histrix* (del Castillo 1982), *Carnegiea gigantea* (Steenbergh and Lowe 1983), *Echinocactus triglochidiatus* (Reid et al. 1983), *Ferocactus wislizeni* (Reid et al. 1983), *Echinocactus horizonthalonius* (Reid et al. 1983), *Ferocactus cylindraceus* (Bowers 1997) y *Neobuxbaumia macrocephala* (Esparza 1998, Vilchis, en preparación). Es importante hacer notar que la máxima esperanza de vida de una plántula de *M. magnimamma* de cualquiera de las dos zonas, es mucho mayor que para una plántula de *C. gigantea*, ya que ésta sólo presenta una esperanza menor a 6 semanas (Steenbergh and Lowe 1977). La máxima esperanza de vida para los individuos de *M. magnimamma* varía entre las dos zonas de estudio: mientras que para la Z.C. se da a los 8 años, en la Z.P. es a los 6 años.

A pesar de una menor tasa de sobrevivencia, esperanza de vida y una mayor tasa o índice de mortalidad y un mayor tiempo generacional, los individuos de la Z.C. presentan una

edad más temprana a la primera reproducción y una mayor cantidad de plántulas aportadas a la población, lo que repercute de manera importante en la tasa finita de crecimiento. Es por esto que la Z.C. presenta una mayor tasa de crecimiento poblacional ($\lambda=1.31$) de 1996 a 1997, comparada contra la Z.P. ($\lambda=1.20$); sin embargo, el presente análisis no nos permite saber si esta tendencia de crecimiento se ha presentado en los últimos años y hasta cuando continuará. López-Villavicencio (en preparación) obtuvo, con base en un análisis matricial, tasas de crecimiento para las mismas poblaciones y el mismo año. Sus resultados difieren ligeramente de los presentados aquí, ya que para 1996-97 la Z.C. muestra una $\lambda=0.96$ y la Z.P. una $\lambda=0.97$. Sin embargo, esta situación cambia en el período 1997-98, ya que su análisis muestra que la población de la Z.C. tiende a crecer ($\lambda=1.33$) y la de la Z.P. sigue disminuyendo ($\lambda=0.94$). Las diferencias entre los resultados obtenidos en ambos trabajos, pudo deberse al tipo de análisis empleado (tabla de vida vs. matrices). Lo que es importante es que, al menos para el primer período, las λ 's de las dos poblaciones (Z.P. y Z.C.) son relativamente parecidas, aunque sí se presentan una ligera tendencia hacia λ mayores en la Z.C. en comparación con la Z.P. Aunque los valores de λ reportados en el presente trabajo sugieran que las poblaciones de *M. magnimamma* dentro del Pedregal no se encuentran amenazadas en este momento, es importante tomar en cuenta que si se ha visto una reducción generalizada de las poblaciones de esta especie en los últimos años (Rzedowski, com. pers.).

Sólo en otras dos cactáceas de tamaño pequeño se han descrito parámetros demográficos como la edad a la primera reproducción, el tiempo generacional y la λ . En *Ferocactus histrix* la edad a la cual comienza el período reproductivo es mucho mayor que el encontrado para *M. magnimamma*, siendo entre los 11 y 15 años (del Castillo 1982). Schmalzer *et al.* (1995) encontraron que el tiempo generacional de *Coryphantha robbisorum* es de 17.02 años, muy semejante a lo obtenido para *M. magnimamma* en la Z.C., mientras que la tasa finita de crecimiento de tres de sus poblaciones es menor ($\lambda=1.05$). En el caso de otras dos *Mammillarias*, los valores de λ son cercanos a la unidad: mientras que las poblaciones de *M. pectinifera* presentan cierta tendencia a disminuir ($\lambda=0.91$) (Zavala-Hurtado *et al.* 1997), la población de *M. crucigera* se encuentra aparentemente cercana al equilibrio ($\lambda=1.075$) (Contreras, en preparación).

El efecto de los disturbios sobre las poblaciones de cactáceas se ha abordado con anterioridad, considerando principalmente el efecto que el ganado tiene sobre de estas (Steenbergh and Lowe 1983, Zavala-Hurtado and Díaz-Solís 1995, Bowers 1997); sin embargo,

no han sido reportadas cactáceas que habiten en comunidades que estén sometidas a incendios periódicos.

Cuando una población vegetal ha sufrido un incendio, independientemente de la magnitud y el tipo, las respuestas evolutivas que ha desarrollado son variadas, entre las que se encuentran semillas resistentes al fuego, crecimiento y desarrollo rápido, corteza y follaje resistente al fuego, yemas axilares latentes, lignotubérculos y eventos de floración. Este tipo de respuesta se ha descrito principalmente en árboles y arbustos. (Agee 1993, Bond 1996, Boó *et al.* 1997). Sin duda, *M. magnimamma* presenta yemas axilares latentes, sin embargo éstas no son resultado de la perturbación por incendios, ya que esta característica se presenta en plantas del mismo género que no están sometidas a estos eventos. A pesar de la presencia de las yemas, se presenta una gran sensibilidad a este tipo de daño, ya que un alto porcentaje (33.05%) de las plantas que sufrieron diferente grado de quemadura murieron, siendo los individuos entre edades de 5 a 8 años los más afectados.

La reproducción y la mortalidad son las características demográficas que se vieron más afectadas debido al fuego. Como ya se había mencionado antes, en el caso de la reproducción, la cantidad de frutos disminuyó considerablemente debido a la alta cantidad de botones florales que no alcanzaron a madurar (flores abortadas). En cuanto a la mortalidad, se encontró que la muerte de individuos adultos en estas poblaciones afecta dramáticamente los valores de λ , de acuerdo al análisis de elasticidad realizados por López-Villavicencio para esta especie (en preparación).

Los resultados muestran que los diferentes disturbios (incendios, extracción, perturbaciones locales, reducción de área; entre otros,) afectan de manera similar a las dos zonas de estudio, por lo que no hay marcadas diferencias en los valores de λ . Se ha dicho que cuando una población o comunidad ha sufrido eventos de disturbio por un tiempo considerable, se ven afectados la abundancia relativa de individuos o especies y los atributos de sus historias de vida (Weigand *et al.* 1997). Entre los atributos de historia de vida donde se observan algunos problemas *en M. magnimamma* se reconocieron el bajo establecimiento de individuos (bajos porcentajes de germinación y sobrevivencia de plántulas), una marcada ausencia de individuos jóvenes (menor al 20%) y la muerte por fuego en individuos adultos que se encuentran en estado reproductivo, que son los que contribuyen de manera importante al crecimiento de la población. A pesar de que estos parámetros demográficos se han visto afectados en ambas poblaciones, es

claro que la población que se encuentra en la zona perturbada ha sido más afectada, ya que su crecimiento poblacional es menor ($\lambda= 1.20$) comparado con la población que se encuentra en la zona conservada ($\lambda=1.31$). Es comprometido asegurar que las poblaciones de *M. magnimamma* dentro del Pedregal no se encuentran en un peligro aparente, ya que esta zona esta bajo presión constante de disturbios y *M. magnimamma*, al igual que otras especies de cactáceas, es altamente vulnerable.

CONCLUSIONES

- 1) La tasa de crecimiento de individuos de *M. magnimamma* menores de un año es de 0.0025 cm/año, bajo condiciones de invernadero y similares a las encontradas en El Pedregal de San Ángel.
- 2) En individuos mayores a un año, bajo condiciones de campo, las tasas de crecimiento varían de acuerdo a su tamaño, disminuyendo conforme se alcanza un tamaño mayor.
- 3) *M. magnimamma* comienza su período reproductivo anual en febrero y concluye en agosto, cuando los fotoperíodos son más largos, las temperaturas más elevadas y existen mayores probabilidades de lluvia.
- 4) La longevidad natural de *M. magnimamma* es de alrededor de 22-23 años, siendo los individuos de 5-8 años los mejor representados en las poblaciones del Pedregal de San Ángel.
- 5) La germinación y la sobrevivencia de plántulas son los estados más críticos en el ciclo de vida, presentando las mayores tasas de mortalidad.
- 6) La actividad reproductora de *M. magnimamma* va aumentando conforme se incrementa la edad.
- 7) En promedio, los individuos que se encuentran en la Z.P. comienzan a reproducirse a una edad más temprana (3 años) que los encontrados en la Z.C (5 años).
- 8) Las tasas de crecimiento poblacional de las poblaciones en la Z.C. y de la Z.P., son mayores a la unidad, indicando que ambas poblaciones se encuentran creciendo.
- 9) Los individuos de *M. magnimamma* tienen una gran capacidad de rebrotar cuando han sufrido daño por un incendio. Sin embargo, su fecundidad se ve afectada, presentándose una mayor proporción de flores y frutos abortadas en los individuos dañados.

LITERATURA CONSULTADA

- Agee, J.K. 1993. *Fire Ecology of Pacific Northwest Forest*. Island Press. Washigton, D.C.
- Altesor, A., E. Ezcurra and C. Silva. 1992. Changes in the photosynthetic metabolism during the early ontogeny in four cactus species. *Acta Oecologica* 13(6): 777-785.
- Alvarez, S.F.J., J. Carabias L., J. Meave C., P. Moreno C., D. Nava F., F. Rodríguez Z., C. Tovar G. y A. Valiente-Banuet. 1982. Proyecto para la creación de una reserva en el Pedregal de San Ángel. Documento del Laboratorio de Ecología de la Facultad de Ciencias.
- Anderson, E.F., Arias, M.S. and Taylor, N.P. 1994. *Threatened Cacti of Mexico*. Royal Botanical Gardens. Kew, U.K.
- Anónimo. 1997. Acuerdo por el que se reestructura e incrementa la zona de la Reserva Ecológica y se declaran las áreas verdes de manejo especial de la Ciudad Universitaria. Gaceta UNAM. México.
- Arias, M.S. 1993. Cactáceas: conservación y diversidad en México. En : *Diversidad Biológica en México*. Eds. Raúl Gío-Argáez y Eucario López-Ochoterena. Vol. Esp. XLIV. Sociedad Mexicana de Historia Natural. Pag 109-116.
- 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, UNAM. México, D.F.
- Begon, M., J.L. Harper and C.R. Townsend. 1988. *Ecología. Individuos, Poblaciones y Comunidades*. Omega Barcelona, España.
- Beristain, M.S.R. 1997. Germinación de *Astrophytum myriostigma* Lemaire en relación con la disponibilidad de luz, lugar de procedencia y reguladores de crecimiento. Tesis de Licenciatura (biólogo). Facultad de Ciencias, UNAM.
- Bond, W.J. 1996. *Fire and Plants*. Chapman and Hall. London, U.K.
- Boó, R.M., D.V. Peláez, S.C. Bunting, M.D. Mayor and O.R. Elías. 1997. Effect of fire on woody species in central semi-arid Argentina. *Journal of Arid Environments* 35: 87-94.
- Boyce, M. 1992. Population viability analysis. *Annual Review of Ecology and Systematics* 23: 481-506.
- Bowers, J.E. 1997. Demographic patterns of *Ferocactus cylindraceus* in relation to substrate age and grazing history. *Plant Ecology* 133: 37-48.
- Bravo-Hollis, H. 1978. Las Cactáceas de México. Vol. I. UNAM. México, D.F.
- Bravo-Hollis, H. y H. Sánchez-Mejorada. 1991. Las Cactáceas de México. Vol. III. UNAM. México, D.F.

Brum, G.D. 1973. Ecology of the Saguaro (Carnegiea gigantea): phenology and establishment in marginal populations. *Madroño* 22: 195-204.

Cano-Santana, Z. 1993. Flujo de energía a través de Sphenarium purpuracens y productividad primaria neta área en una comunidad xerofítica. Tesis de Doctorado (biólogo). Centro de Ecología, UNAM.

Cano-Santana, Z. & J. Meave. 1996. Sucesión primaria en derrames volcánicos: el caso del Xitle. *Ciencias* 41: 58-68.

Carrillo, T.C. 1995. *El Pedregal de San Ángel*. UNAM. México, D.F.

Caswell, H. 1989. *Matrix Populations Models*. Sinauer Associates Inc. Publishers. Sunderland, MA.

Chacon, H.G. 1984. Ecología de poblaciones de Cephalocereus senilis. Tesis de Licenciatura (biólogo). Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala, UNAM.

Contreras, M.C. Dinámica poblacional de Mammillaria crucigera (Cactaceae), una especie rara de la Región Tehuacán-Cuicatlán. Tesis de Licenciatura (biólogo). Facultad de Ciencias, UNAM (en preparación).

Cornet, A. 1985. *Las Cactáceas de la Reserva de la Biosfera de Mapimí*. Instituto de Ecología, A.C. México, D.F.

Christensen, L.N. 1985. Shrubland fire regimes and their evolutionary consequences. En: *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Eds Pickett S.T.A. and White, P.S. Academic Press, Inc. Orlando, U.S.A.

Crawley, M.J. 1993. *GLIM for Ecologists*. Blackwell Scientific Publications. Oxford, U.K.

Dávila, A.P., J.L. Villaseñor, R. Medina-Lemos, A. Ramírez, A. Salinas, J. Sánchez-Ken y P. Tenorio. 1993. *Listados Florísticos de México, X. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*. Instituto de Biología, UNAM. México, D.F.

del Castillo, S.R.F. 1982. Estudio ecológico de Ferocactus histrix (DC.) LIDSAY. Tesis de Licenciatura (biólogo). Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala, UNAM.

Díaz, S.A., M.A. Macías, J.A. Zavala-Hurtado y G.F. Vite. 1997. Patrones de distribución y abundancia de las cactáceas de la reserva ecológica "Centro de Ecoguardas", Tlalpan. D.F. I Congreso Nacional sobre Cactáceas. México. Programas y resúmenes. p. 33.

Esparza, O.L.G. 1998. Estudio poblacional de Neobuxbaumia macrocephala: análisis matricial. Tesis de Licenciatura (biólogo). Facultad de Ciencias, UNAM.

Flores, M.A. y M.G.I. Manzanero. 1998. Notas sobre el efecto de la heterogeneidad ambiental en las historias de vida de las plántulas. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* XLIII: 30-35.

Font Quer, P. 1985. *Diccionario de Botánica*. Labor, S.A. Barcelona, España.

Franco, A.C. and P.S. Nobel. 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology* 77: 870-886.

Franco, M. 1990. Ecología de poblaciones. *Ciencias No. especial* 4: 4-9.

Franco, M. and J. Silvertown. 1990. Plant demography: what do we know? *Evolutionary trends in plants* 4(2): 74-76.

García, D.J., S.L. Hernández y A.H. Suzán. 1998. Evaluación de Mammillaria mathildae, cactácea microendémica en Querétaro. Resúmenes del VII Congreso Latinoamericano de Botánica y XIV Congreso Mexicano de Botánica. México. p.54.

Gibson, A.C. and P.S. Nobel. 1986. *The Primer Cactus*. Harvard University Press. Massachusetts, U.S.A.

Godínez-Alvarez, H. and A. Valiente-Banuet. 1998. Germination and early seedling growth of Tehuacan Valley cacti species: the role of soil and seed ingestion by disperses on seedling growth. *Journal of Arid Environments* 39: 21-31.

Gotelli, N.J. 1995. *A Primer of Ecology*. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, MA.

Gutiérrez, S.J.L. y F.G. Sánchez. 1998. *Matemáticas para las Ciencias Naturales* Sociedad Matemática Mexicana. Textos II. Niveles medio y avanzado. México, D.F.

Harper, J.L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press. London, U.K.

Hastings, J.R. and S.M. Alcorn. 1961. Physical determinations of growth and age in the giant cactus. *The Journal of the Arizona Academy of Science* 2: 32-39.

Hernández-Apolinar, M. 1992. Dinámica poblacional de Laelia speciosa (HBK) SCHLTR (Orquidaceae). Tesis de Licenciatura (biólogo). Facultad de Ciencias, UNAM.

Hernández, H.M. y H. Godínez-Alvarez. 1994. Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. *Acta Botánica Mexicana* 26: 33-52.

Hernández, H.M. y R.T. Bárcenas. 1995. Endangered cacti in the Chihuahuan Desert. I. Distribution Patterns. *Conservation Biology* 9(5): 1176-1188.

Huerta, M.F.M. y S.V.E. Escobar. 1998. Estatus ecológico actual de Ferocactus hixtrix (DC) Lindsay en los llanos de Ojuelos, Jalisco-Zacatecas. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* XLIII: 57-64.

Hunter, M.L. 1996. *Fundamentals of Conservation Biology* Blackwell Science, Inc Massachusetts, U.S.A.

Innes, C. 1990. *Cacti*. Williams Collins Sons and Co. Ltd. Portugal.

Jiménez, S.C., L. Eguiarte, R. Cerritos, O.R. Torres y H.A. Pérez. 1998. Demografía y biología reproductiva de Echinocactus platyacanthus Link et Otto, en el Valle de Tehuacán, Puebla. Resúmenes del VII Congreso Latinoamericano de Botánica y XIV Congreso Mexicano de Botánica. México. p. 79.

Jordan, P.W. and P.S. Nobel. 1981. Seedling establishment of Ferocactus acanthodes in relation to drought. *Ecology* 62(4): 901-906.

Jordan, P.W. and P.S. Nobel. 1982. Height distributions of two species of cacti in relation to rainfall, seedling establishment, and growth. *Botanical Gazette* 143(4): 511-517.

Krebs, J.C. 1989. *Ecological Methodology*. Harper Collins Publishers. New York, U.S.A.

Krebs, J.C. 1994. *Ecology: the Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. Addison-Wesley Educational Publishers, Inc. U.S.A.

Larson, G.J. 1992. Estudio demográfico de Echeveria gibbiflora DC. (Crassulaceae) en el Pedregal de San Ángel. Tesis de Licenciatura (biólogo). Facultad de Ciencias, UNAM.

Leirana, A.J.L. y T.V. Parra. 1998. Abundancia y supervivencia de Mammillaria gaumeri (Orcutt, 1926), una especie endémica de la costa de Yucatán. Resúmenes del VII Congreso Latinoamericano de Botánica y XIV Congreso Mexicano de Botánica. México. p. 65.

León de la Luz, J.L. y A. Valiente-Banuet. 1994. Las cactáceas: un recurso natural diverso y predominantemente mexicano. *Ciencia y Desarrollo* 20(117): 58-65.

Leverich, W.L. and D.A. Levin. 1979. Age-Specific survivorship and reproduction in Phlox drummondii. *The American Naturalist* 113(6):881-903.

López-Villavicencio, M. Dinámica poblacional de Mammillaria magnimamma en la reserva del Pedregal de San Ángel. Tesis de Maestría (biólogo). Facultad de Ciencias, UNAM. (en preparación).

Mandujano, M.C., C. Montaña, I. Méndez and J. Gulobov. 1998. The relative contributions of sexual reproduction and clonal propagation in Opuntia rastreña from two habitats in the Chihuahuan Desert. *Journal of Ecology* 86: 911-921.

Martínez, A.J.G., H. Suzán y C.A. Salazar 1993. Aspectos ecológicos y demográficos de Ariocarpus trigonus (Weber) Schumann. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* XXXVIII: 30-38.

Martínez-Ramos, M. y E. Alvarez-Buylla. 1995. Ecología de poblaciones de plantas en una selva húmeda de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 56: 121-153.

Martínez, L.J.E. 1998. Estructura poblacional y dinámica de la reproducción de Ferocactus viridescens var. viridescens en Baja California. Resúmenes del VII Congreso Latinoamericano de Botánica y XIV Congreso Mexicano de Botánica. México. p. 98.

May, R. 1979. Sclerocactus polyancistrus its growth, distribution and cultivation. *Cactus and Succulent Journal* (US) 51(5): 228-232.

McAuliffe, J.R. 1984. Prey refugia and the distributions of two Sonoran Desert cacti. *Oecologia* 65: 82-85.

Menges, E.S. 1986. Protecting the future of rare plant populations: demographic monitoring and modelling. *Natural Areas Journal* 6(3): 13-25.

Menges, E.S. 1992. Stochastic modeling of extinction in plant population theory to plants. En: *Conservation Biology: The Theory and Management*. Eds. J.K. Jain. Chapman and Hall. New York, U.S.A.

Nobel, P.S. 1977. Water relations and photosynthesis of a barrel cactus: Ferocactus acanthodes in the Colorado Desert. *Oecologia* 27: 117-133.

Nobel, P.S. 1989. Temperature, water availability, and nutrient levels at various soil depths-consequences for shallow-rooted desert succulents, including nurse plant effects. *American Journal of Botany* 76(10): 1486-1492.

Nolasco, H., F. Vega-Villasante, H.L. Romero-Schmidt and A. Díaz-Rondero. 1996. The effects of salinity, acidity, light and temperature on the germination of seeds of cardón (Pachycereus pringlei (S.Wats.) Britton & Rose, Cactaceae). *Journal of Arid Environments* 33(1): 87-94.

Norma Oficial Mexicana. 1994. (NOM-ECOL-059-1994). Norma Oficial Mexicana que determina las especies y subespecies de flora y fauna silvestres terrestres y acuáticas en peligro de extinción, amenazadas, raras y sujetas a protección especial. <http://www.conabio.gob.mx> (fecha de revisión enero 1999).

Noyes, F.B. 1946. The size and age of few cacti. *Cactus and Succulent Journal* (US) 28(3):41-43.

Odum, E.P. 1985. *Fundamentos de Ecología*. Interamericana. México, D.F.

Olmstead, I. and E.R. Alvarez-Buylla. 1995. Sustainable harvesting of tropical trees: demography and matrix model of two plant sp in Mexico. *Ecological Applications* 5(2): 484-500.

Padilla, S.A.C. 1996. Demografía y dinámica poblacional de Acropora palmata en Quintana Roó, México. Tesis de Doctorado (biólogo). Facultad de Ciencias, UNAM.

Panti, M.M.A. 1984. Contribución al conocimiento del Pedregal de San Ángel sobre el problema de su flora y conservación. Tesis de Licenciatura (biólogo). Facultad de Ciencias, UNAM

Parker, K.C. 1987a. Site-related demographic patterns of organ pipe cactus populations in southern Arizona. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 114(2): 149-155.

Parker, K.C. 1987b. Seedcrop characteristics and minimum reproductive size of Organ Pipe Cactus (Stenocereus thurberi) in Southern Arizona. *Madroño* 34(4): 294-303.

Parker, K.C. 1988. Growth rates of Stenocereus thurberi and Lophocereus schottii in Southern Arizona. *Botanical Gazette* 149(3): 335-346.

Parker, K.C. 1989. Height structure and reproductive characteristics of Senita, Lophocereus schottii (Cactaceae) in Southern Arizona. *The Southwestern Naturalist* 34(3): 392-401.

Peters, E.M., S. Arizaga y E. Ezcurra. 1997. Distribución geográfica y estado actual de las poblaciones de Mammillaria pectinifera (Stein) F.A.C. Weber. I Congreso Nacional sobre Cactáceas. México. Programas y resúmenes. p 48.

Peters, E. y E. Ezcurra. 1998. Factores que facilitan el establecimiento de Mammillaria pectinifera (Cactaceae). Resúmenes del VII Congreso Latinoamericano de Botánica y XIV Congreso Mexicano de Botánica. México. p. 104.

Pickett, S.T.A. and White, P.S. 1985. *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, Inc. Orlando, U.S.A.

Pickett, S.T.A., J.Kolasa, J.J. Armesto and S.L. Collins. 1989. The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. *Oikos* 54: 129-136.

Pierson, E.A. and R.M. Turner. 1998. An 85-year study of Saguaro (Carnegiea gigantea) demography. *Ecology* 79(8): 2676-2693.

Primack, R.B. 1993. *Essentials of Conservation Biology*. Sinauer Associates Inc. Sunderland, MA.

Pyke, D.A. and J.N. Thompson. 1986. Statistical analysis of survival and removal rate experiments. *Ecology* 67(1): 240-245.

Ramírez, R.R., P.J.M. Ramos y B.C.H. Vergara. 1998. Fenología floral estructura de una población de Echinocactus platyacanthus Link & Otto, en el Valle de Zapotitlán de las Salinas, en Tehuacán, Puebla. Resúmenes del VII Congreso Latinoamericano de Botánica y XIV Congreso Mexicano de Botánica. México. p. 106.

Reid, W., R. Lozano and R. Odum. 1983. Non-equilibrium population structure in three Chihuahuan Desert cacti. *The Southwestern Naturalist* 28(1): 115-117.

Ricklefs, R.E. 1996. *Ecology*. W.H. Freeman and Company. New York, U.S.A.

Rodríguez, O.C.E. 1998. ¿Explica la morfología de la cubierta de espinas la distribución espacial en el hábitat de algunas especies de cactáceas?: Los casos de Mammillaria pectinifera y M. carnea en el valle de Zapotitlán Salinas, Puebla. Tesis de Licenciatura (biólogo). Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala, UNAM.

Rojas-Aréchiga, M., A. Orozco-Segovia y C. Vázquez-Yañes. 1997. Effect of light on germination of seven species of cacti from the Zapotitlán Valley in Puebla, México. *Journal of Arid Environments* 36: 571-578.

Rojo, A. 1994. *Reserva Ecológica: El Pedregal de San Ángel: Ecología, Historia Natural y Manejo*. UNAM. México, D.F.

Ruedas, M.M. 1999. Germinación y crecimiento temprano de Mammillaria magnimamma. Tesis de Licenciatura (biólogo). Facultad de Ciencias, UNAM.

Rykiel, E.J.Jr. 1985. Towards a definition of ecological disturbance. *Australian Journal of Ecology* 10: 361-365.

Rzedowski, J. 1994. Vegetación del Pedregal de San Ángel. En: *Reserva Ecológica "El Pedregal de San Ángel: Ecología, Historia Natural y Manejo"*. Copilador Ariel Rojo. UNAM, México, D.F.

Schmalzel, R.J., F.W. Reichenbacher and S. Rutman. 1995. Demographic study of the rare Coryphantha robbinsorum (Cactaceae) in Southeastern Arizona. *Madroño* 42(3): 332-348.

Shaffer, V.B. 1991. *The Shaping of Environmentalism in America*. University of Washington Press. Seattle, U.S.A.

Shreve, F. 1935. The longevity of cacti. *Cactus and Succulent Journal* (US) 21(5): 66-68.

Silvertown, J.W. and J. Lovett-Doust. 1993. *Introduction to Plant Population Biology*. Blackwell Scientific Publications. Oxford, U.K.

Smith, L.R. 1996. *Ecology and Field Biology*. Harper Collins College Publishers. New York, U.S.A.

Soberón, J. 1987. *Ecología de Poblaciones*. Fondo de Cultura Económica. Serie La Ciencia desde México. No. 82.

Soulé, M.E. 1993. *Viable Populations for Conservation*. Cambridge University Press. U.K.

Stearns, S.C. 1992. *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press. Oxford, U.K.

Steenbergh, W.F. and C.H. Lowe. 1969. Critical factors during the first years of life of the Saguaro (Cereus giganteus) at Saguaro National Monument, Arizona. *Ecology* 50(5): 825-834.

Steenbergh, W.F. and C.H. Lowe. 1976. Ecology of the Saguaro. I. The role of freezing weather in a warm-desert plant population. In *Research in the Parks*. National Park Service Symposium Series No. 1. Washington, D.C.

Steenbergh, W.H. and C.H. Lowe. 1977. *Ecology of the Saguaro: II. Reproduction, Germination, Establishment, Growth, and Survival of the Young Plant*. National Park Service Scientific Monograph Series, 8. U.S. Government Printing Office, Washington, D.C.

Steenbergh, W.H. and C.H. Lowe. 1983. *Ecology of the Saguaro: III. Growth and Demography*. National Park Service Scientific Monograph Series, 17. U.S. Government Printing Office, Washington, D.C.

Suzán, H., G.P. Nabhan and D.T. Patten. 1994. Nurse plant and floral biology of a rare night-blooming Cereus, Peniocereus striatus (Brandege) F. Buxbaum. *Conservation Biology* 8(2): 461-470.

Suzán, A.H. 1997. Análisis de viabilidad poblacional de Ariocarpus trigonus. I Congreso Nacional sobre Cactáceas. México. Programas y resúmenes. p.56.

Suzán, A.H., D.J. García, H.S. Álvarez, S.C. González, A.C. Juárez y N.M. Pazaron. 1998. Monitoreo de Lophophora difussa, cactácea endémica a la región árida de Querétaro. Resúmenes del VII Congreso Latinoamericano de Botánica y XIV Congreso Mexicano de Botánica. México. p. 59.

Trejo, N.M.L. 1999. Abundancia y patrón de distribución espacial de Mammillaria magnimamma (Haworth) Cactaceae en la Pedregal de San Ángel, México, D.F. Tesis de Licenciatura (biólogo). Facultad de Ciencias, UNAM.

Trujillo, A.S. 1982. Estudios sobre algunos aspectos ecológicos de Echinocactus platyacanthus LK. & O. en el Estado de San Luis Potosí. Tesis de Licenciatura (biólogo). Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala, UNAM.

Turner, R.M., S.M. Alcorn and G. Olin. 1969. Mortality of transplanted Saguaro seedlings. *Ecology* 50(5): 835-844.

Valiente-Banuet, A., A. Bolongaro-Crevenna, O. Briones, E. Ezcurra, M. Rosas, H. Nuñez, G. Barnard and E. Vázquez, 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 and J.A. Zavala-Hurtado. 1991b. Interaction between the cactus Neobuxbaumia tetetzo and the nurse shrub Mimosa luisana. *Journal of Vegetatio Science* 2: 11-14.

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, Mexico. *Journal of Ecology* 79: 961-971.

Valiente-Banuet, A. y G.E. de Luna. 1994. Una lista florística para la Reserva del Pedregal de San Ángel. En: *Reserva Ecológica "El Pedregal de San Ángel: Ecología, Historia Natural y Manejo"*. Compilador A. Rojo. UNAM, México, D.F.

Vilchis, A.B.E. Estudio poblacional de Neobuxbaumia macrocephala: análisis por edades. Tesis de Licenciatura (biólogo). Facultad de Ciencias, UNAM. (en preparación)

White, P.S. and Pickett, S.T.A. 1985. Natural disturbance and patch dynamics: an introduction. En: *The Ecology of Natural Disturbance an Patch Dynamics*. Eds Pickett S.T.A. and White, P.S. Academic Press, Inc. Orlando, U.S.A.

Weigand, T., W.R.J. Dean and S.J. Milton. 1997. Simulated plant population responses to small-scale disturbance in semi-arid shrublands. *Journal of Vegetation Science* 8: 163-176.

Zar, J.H. 1996. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, Inc. New Jersey, U.S.A.

Zavala-Hurtado, J.A. y A. Díaz-Solis. 1995. Repair, growth, age and reproduction in the giant columnar cactus Cephalocereus columna-trajani (Karwinski ex. Pfeiffer) Schumann (Cactaceae). *Journal of Arid Environments* 31: 21-31.

Zavala-Hurtado, J.A., S.A. Díaz, P.P.L. Valverde y G.F. Vite. 1997. Estudio demográfico de Mammillaria pectinifera Weber (Cactaceae) en el Valle de Zapotitlán, Puebla. I Congreso Nacional sobre Cactáceas. México. Programas y resúmenes. p. 62.