

53
2e1



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

**Estudio Poblacional de *Neobuxbaumia*
Macrocephala; Análisis Matricial**

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:
B I O L O G O
P R E S E N T A:
LIGIA GUADALUPE ESPARZA OLGUIN

DIRECTOR DE TESIS:

DRA. MARIA TERESA VALVERDE VALDES



**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**



1998

268690

**FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR**



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

M. en C. Virginia Abrín Batule
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis: Estudio poblacional de
Neobuxbaumia macrocephala: análisis matricial.

realizado por Esparza Olguín Ligia Guadalupe

con número de cuenta 8841758-1 , pasante de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis
Propietario

Dra. María Teresa Valverde Váldez

M. Teresa Valverde U.

Propietario

Dr. José Alejandro Zavala Hurtado

J. Alejandro Zavala

Propietario

M. en C. Irene Pisantv Baruch

Irene Pisantv Baruch

Suplente

Biól. José Rubén Pérez Ishiwara

J. Rubén Pérez Ishiwara

Suplente

Biól. Jerónimo Reyes

Jerónimo Reyes

FACULTAD DE CIENCIAS
U.N.M.
Edna María Suárez D.
Consejo Departamental de Biología

Dra. Edna María Suárez Díaz
Coordinadora de Licenciatura

DEPARTAMENTO
DE BIOLOGÍA

RESUMEN	1
1. INTRODUCCIÓN.	2
1.1 <i>Ecología de poblaciones</i>	2
1.2 <i>Los estudios demográficos poblacionales como herramienta para la conservación de especies vegetales</i>	10
1.3 <i>Ecología y dinámica poblacional de cactáceas</i>	14
1.3.1 <i>Cactáceas columnares</i>	16
1.4 <i>Objetivos</i>	18
2. METODOLOGÍA.	19
2.1 <i>Descripción de la especie en estudio</i>	19
2.2 <i>Zona de estudio</i>	21
2.3 <i>Trabajo de campo</i>	23
2.3.1 <i>Muestreo poblacional</i>	23
2.3.2 <i>Análisis del patrón de distribución espacial</i>	23
2.3.3 <i>Estimación de la sobrevivencia y el crecimiento</i>	24
2.3.4 <i>Experimentos de germinación y sobrevivencia de plántulas</i>	25
2.4 <i>Construcción y análisis de la matriz de proyección poblacional</i>	26
2.4.1 <i>Subdivisión de la población en categorías de tamaño</i>	26
2.4.2 <i>Probabilidades de transición y mortalidad</i>	28
2.4.3 <i>Estimación de la fecundidad</i>	28
2.4.4 <i>Análisis matricial</i>	29
2.4.5 <i>Análisis de sensibilidad y elasticidad</i>	30
2.5 <i>Simulaciones del comportamiento de la población bajo diferentes regímenes de manejo</i>	30
2.5.1 <i>Mortalidad</i>	30
2.5.2 <i>Crecimiento</i>	31
2.5.3 <i>Fecundidad y establecimiento de plántulas</i>	32
2.6 <i>Análisis estadísticos</i>	32
2.6.1 <i>Comparación de los porcentajes finales de germinación y de sobrevivencia de plántulas en el campo</i>	32

2.6.2	<i>Comparación de la estructura poblacional</i>	33
2.6.3	<i>Cálculo del intervalo de confianza de λ</i>	33
3.	RESULTADOS.	35
3.1	<i>Demografía descriptiva</i>	35
3.1.1	<i>Patrón de distribución espacial y abundancia</i>	35
3.1.2	<i>Estructura poblacional</i>	36
3.1.3	<i>Dinámica de los estadios tempranos</i>	37
3.2	<i>Análisis matricial</i>	38
3.2.1	<i>Tabla de frecuencias</i>	38
3.2.2	<i>Mortalidad</i>	39
3.2.3	<i>Fecundidad</i>	40
3.2.4	<i>Matriz de transiciones</i>	41
3.2.5	<i>Análisis de sensibilidad y elasticidad</i>	44
3.3	<i>Simulaciones del comportamiento de la población bajo diferentes regímenes de manejo</i>	46
3.3.1	<i>Mortalidad</i>	46
3.3.2	<i>Crecimiento</i>	49
3.3.3	<i>Fecundidad</i>	50
3.3.4	<i>Transición 0 a 1 (establecimiento de plántulas)</i>	52
4.	DISCUSIÓN.	54
4.1	<i>Demografía descriptiva</i>	54
4.2	<i>Análisis matricial</i>	56
4.3	<i>Simulaciones del comportamiento de la población: consecuencias para la conservación</i>	59
5.	CONCLUSIONES.	61
	BIBLIOGRAFÍA	62

A mis padres:

Gracias por la vida y las alas que me han dado.
Son lo mejor que me ha pasado en la vida.
Los amo.

A mis hermanos:

Por la vida que hemos compartido.

A mi sobrino:

Espero ansiosamente tu llegada.

Si sobrevives, si persistes, canta,
sueña, emborrachate.
Es el tiempo del frío: ama,
apresúrate. El viento de las horas
barre las calles, los caminos.
Los árboles esperan: tú no esperes,
éste es el tiempo de vivir, el único.

Jaime Sabines

Agradecimientos.

A "mamá" Tere Valverde, tropezarme contigo a significado tantas cosas; empezar lo que estoy segura será un largo idilio con la ecología, adquirir cimientos sólidos en el inicio de mi carrera como investigadora y, lo más importante, me permitió conocer a un ser humano de los que quedan muy pocos.

A la Dra. María Teresa Valverde Valdés, al Dr. José Alejandro Zavala Hurtado, a la M. en C. Irene Pisanty Baruch, al Biól. José Rubén Pérez Ishiwara y al Biól. Jerónimo Reyes Satiago, por tomarse la molestia de revisar concienzudamente esta tesis. Sus comentarios fueron muy valiosos y enriquecedores.

A Elena Vilchis, Cinthya Contreras, Ariel Arias, Marcela Ruedas, Sandra Quijas, Lucrecia Trejo, Mariana Hernández y Pedro Mendoza, por espinarse, resbalarse y tropezarse con uno que otro bicho de no muy buena cara, a la hora de ayudarme con el duro pero placentero (gracias a ustedes) trabajo de campo.

A Elena Vilchis, Mariana Hernández y Marcela Ruedas, por el tiempo que les robe al pedirles ayuda en la elaboración de esta tesis.

A Jerónimo Reyes por su ayuda y disposición incondicional.

A Pedro Mendoza gracias por enseñarme que la ecología es más que sólo teoría.

Al trio de "biólogos cibernéticos" Aquiles, Enrique y Ubaldo por ayudarme con las máquinas siempre que lo necesite. Gracias niños.

A las niñas del Especializado de Ecología (Elena, Marce, Cinthya, Sandra, Lucas, Mariana, Irene, Manuela y por supuesto Ariel y Pedro) por su amistad.

A Elena y el Bicho, niños es una suerte haber podido compartir con ustedes el proceso de convertirnos en biólogos. Gracias por permitirme ser su amiga; como amigos ambos valen su peso en oro.

A Felipus, Marce y Ubis es un placer tener como amigos a este trio de "locos".

A los "ANEXOS" Mago, Ary, Miguel, Chuy, Kurt, Karina, Oscar y Sandra, por lo que fue y lo que será.

A mis tíos Jorge Esparza y Carmen Posadas y, a mi primo Jorge por todo su amor.

A Elia y Rafa por ser mi segunda familia.

Resumen

En este trabajo se emplean los modelos matriciales de proyección poblacional con el objeto de evaluar el estado de conservación de *Neobuxbaumia macrocephala*, una cactácea columnar endémica de la región de Tehuacán-Cuicatlán. El resumen de los diferentes parámetros demográficos (permanencia, crecimiento, fecundidad y retrogresión), se organizó en una matriz de proyección por categorías de tamaño (altura total), realizando simulaciones para predecir la futura dinámica poblacional.

De acuerdo con los resultados obtenidos, aproximadamente el 70% de los individuos que componen la población son plántulas y juveniles. Los individuos de *N. macrocephala* en la población estudiada alcanzan el estado adulto (i.e., reproductivo) cuando su longitud total es de aproximadamente 3 m, y su probabilidad de reproducirse es mayor conforme aumenta su tamaño, mientras que su probabilidad de morir disminuye conforme aumenta su tamaño. La tasa de crecimiento poblacional (λ) tiene un valor cercano a la unidad, es decir, que la población se encuentra cercana al equilibrio numérico. Los diferentes análisis de perturbación sugieren que la población estudiada de *N. macrocephala* presenta limitaciones serias para el crecimiento poblacional. Se sugiere que es necesario asignar el status de especie rara a *N. macrocephala* e incluirla en la norma oficial mexicana de especies en peligro, puesto que presenta características como: un número reducido de individuos en un área limitada de distribución, en poblaciones con densidades bajas y limitaciones serias para el crecimiento poblacional.

1. Introducción.

1.1 Ecología de poblaciones.

Uno de los principales objetivos de la investigación ecológica es el de explicar y predecir la distribución y abundancia de los organismos en la naturaleza (Begon *et al.* 1986; Bullock *et al.* 1994). Aunque existen diferentes áreas de la ecología que abordan estas cuestiones, la ecología de poblaciones juega un papel preponderante al respecto, puesto que se encarga del estudio de las causas que determinan la abundancia de una o varias especies en una localidad (Franco 1990). El principal objetivo de esta área de la ecología es conocer la dinámica espacio-temporal de las variaciones en el número de individuos que componen una población a través del estudio de los factores que influyen en sus tasas de reproducción, crecimiento, sobrevivencia y migración (Franco 1990; Larson 1992; Begon *et al.* 1996).

La demografía es una herramienta que permite estudiar la dinámica poblacional, resumiendo estadísticamente la sobrevivencia, la fecundidad y el crecimiento de los individuos, parámetros que determinan los cambios en el tamaño de las poblaciones. En un principio las técnicas demográficas se desarrollaron con el objeto de conocer el número de habitantes de un pueblo, en función de la conveniencia de prever la demanda de servicios que éste requeriría (Hutchinson 1978). Más tarde, a principios de este siglo, los ecólogos adoptaron los métodos demográficos para estudiar poblaciones animales y vegetales, desarrollando nuevas herramientas y teorías sobre la evolución de los ciclos de vida basada en estos modelos (Franco 1990).

Gran parte del interés de los ecólogos por la evaluación de los parámetros demográficos de una población radica en que estos nos dan acceso al análisis del crecimiento poblacional. Éste se refiere a la forma en que cambia el número de individuos que componen una población a través del tiempo y es función de los nacimientos, muertes, inmigraciones y emigraciones:

$$N_{t+1} = N_t + B - D + I - E. \quad (1)$$

donde N_t es el número de individuos en el tiempo t , N_{t+1} es el número de individuos en el tiempo $t+1$, B es el número de nacimientos, D el número de muertes, I las inmigraciones y E las emigraciones (Harper 1980; Begon *et al.* 1986; Gotelli 1995; Begon *et al.* 1996).

Teóricamente, a través del conocimiento de B , D , I y E es posible conocer la forma en la que cambia el tamaño de la población a través del tiempo, a partir de lo cual se pueden construir modelos matemáticos que tipifiquen y describan este crecimiento. Los modelos de crecimiento poblacional más importantes y que se utilizan con mayor frecuencia como base para explicar una multiplicidad de fenómenos ecológicos son el logístico y el exponencial. Estos modelos han sido fundamentales en el estudio de la ecología de poblaciones porque describen un comportamiento ideal contra el cual podemos comparar el comportamiento de poblaciones reales (Harper 1980; Begon *et al.* 1986; Larson 1992; Gotelli 1995; Begon *et al.* 1996).

El modelo de crecimiento poblacional de tipo exponencial fue propuesto por primera vez por Thomas Robert Malthus (1798); este modelo supone que la población es cerrada, es decir, que no existen emigraciones ni inmigraciones y, por lo tanto, la tasa de crecimiento sólo depende de los nacimientos y muertes locales. Además, asume que las tasas de natalidad y mortalidad son constantes, puesto que parte de la base de que el espacio que puede ocupar la población, el alimento y otros recursos, son ilimitados. No toma en cuenta la estructura interna de la población (i.e. de edades, tamaños, frecuencias génicas, etc.) y asume que el crecimiento está dado por el promedio de la tasa instantánea de crecimiento r , para diferentes genotipos, siendo r simplemente la diferencia entre la tasa de nacimientos y la de muertes ($r = b - d$, parámetro Malthusiano). Un valor de $r > 0$ indica que la población está creciendo; cuando el valor de $r = 0$, el tamaño de la población permanece constante; cuando $r < 0$ la población está decreciendo (Odum 1985; Begon *et al.* 1986; Gotelli 1995).

Según el modelo exponencial, es posible calcular el tamaño de la población en un momento dado (N_t) de la siguiente forma:

$$N_t = N_0 e^{rt} \quad (2)$$

donde N_0 es el tamaño inicial de la población, r es la tasa intrínseca de crecimiento y e es la constante base del logaritmo natural (Odum 1985; Begon *et al.* 1986; Gotelli 1995). La forma diferencial de esta ecuación es:

$$dN / dt = Nr \quad (3)$$

El modelo logístico de crecimiento poblacional fue propuesto por primera vez en 1838 por Verhulst y posteriormente fue utilizado extensamente por Lotka y Volterra a principios del siglo XX. Este modelo asume que los recursos para el crecimiento y la reproducción son limitados y, por tanto, la tasa de crecimiento poblacional depende del número de individuos presentes en la población, es decir, es densodependiente. Además, considera que el ambiente sólo puede soportar un cierto número máximo de individuos en función de la disponibilidad de recursos (espacio, alimento, refugio, etc.). Al tamaño máximo que puede alcanzar una población en un ambiente dado se le conoce como capacidad de carga, K (Odum 1985; Begon *et al.* 1986; Gotelli 1995).

Según este modelo, es posible determinar el tamaño de una población en un tiempo dado (N_t) a través de la siguiente ecuación:

$$N_t = K / 1 + [(K - N_0) / N_0]e^{-rt} \quad (4)$$

donde K es la capacidad de carga, N_0 el tamaño poblacional al tiempo t_0 , e la constante base del logaritmo natural, r la tasa instantánea de crecimiento y t el tiempo (Odum 1985; Begon *et al.* 1986; Gotelli 1995). La forma diferencial de esta ecuación es:

$$dN/dt = Nr (1 - N/K) \quad (5)$$

Nótese que esta ecuación es muy similar a (3), pero en este caso se ha agregado el término $(1-N/K)$, que introduce el efecto densodependiente y se define como "la capacidad no utilizada de crecimiento" (Krebs 1994).

Tanto en el modelo exponencial como en el logístico se ignoran las diferencias entre los individuos que componen a la población. Para describir el comportamiento de una

población de manera más completa y detallada es necesario considerar que existen diferencias entre los individuos de la población: por ejemplo, hay individuos de dos sexos, de diferentes tamaños y edades, etc. Así, se han desarrollado modelos más completos en los que se consideran categorías que reconocen diferencias entre individuos de diferentes edades, tamaños o etapas del ciclo de vida, asumiendo equivalencia entre los individuos que conforman cada categoría. Dentro de estos modelos se encuentran los modelos matriciales de proyección poblacional.

El uso de modelos matriciales en demografía surge a mediados de los años 40's; estos modelos son, en esencia, la expresión dinámica de una tabla de vida (Caswell 1978) e incorporan las probabilidades de sobrevivencia, crecimiento y reproducción específicos para cada categoría o subgrupo reconocido al interior de la población. Existen diferentes tipos de modelos matriciales de proyección poblacional asociados estrechamente a la forma en que se clasifican a los individuos, ya sea por su edad (matriz de Leslie), su tamaño o estadio (matriz de Lefkovich) o su edad y su tamaño simultáneamente (matriz de Goodman), (Caswell 1989; Law 1983; Larson 1992; Silvertown *et al.* 1993; Silvertown y Lovett-Doust 1993; Begon *et al.* 1996). En virtud de que en la mayoría de las plantas la fecundidad, sobrevivencia y crecimiento están relacionados más cercanamente con la talla o estadio que con la edad, las matrices de Lefkovich resultan las más apropiadas para estudiar poblaciones vegetales (Werner y Caswell 1977; Caswell 1989; Menges 1990; Franco 1990; Silvertown *et al.* 1993).

El modelo matricial básico de proyección poblacional está representado por la siguiente ecuación:

$$n_{t+1} = An_t \quad (6)$$

donde n_t es un vector que contiene el número de individuos de cada categoría al tiempo t , A es una matriz cuadrada no negativa que describe las probabilidades de transición de los individuos en cada clase y n_{t+1} es un vector que describe la estructura de la población en el tiempo $t+1$. Cada entrada de la matriz, a_{ij} , se define como la contribución o transición de los individuos de la clase j -ésima a la categoría i -ésima en el periodo de tiempo considerado (i.e., entre t y $t+1$) (Caswell 1989; Silvertown y Lovett-Doust 1993; Begon *et al.* 1996).

Para poder entender bien los modelos matriciales de proyección poblacional es necesario tener clara la correspondencia existente entre la gráfica del ciclo de vida del organismo en estudio (Fig. 1.1) y su matriz de proyección poblacional (Fig. 1.2).

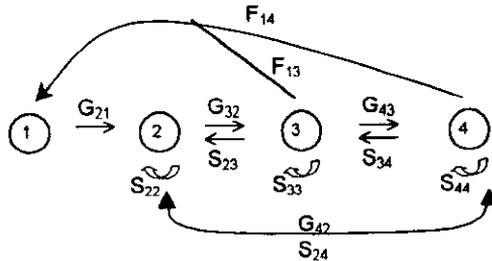


Figura 1.1. Gráfica del ciclo de vida de un organismo hipotético.

En la Figura 1.1 los círculos corresponden a cada una de las categorías del ciclo de vida y las flechas son las posibles transiciones entre una categoría y otra, donde G se refiere al crecimiento o paso a una categoría superior, S a la permanencia en la misma categoría o la regresión a categorías inferiores y F a la fecundidad.

Una vez que se han determinado las categorías y se tiene clara la gráfica del ciclo de vida del organismo en estudio, es posible construir la matriz de transiciones y fecundidades. La Figura 1.2 muestra la matriz construida a partir del ciclo de vida de la Figura 1.1.

en	Categorías iniciales (n_t)			
	1	2	3	4
n_{t+1}				
1	0	0	F_{13}	F_{14}
2	G_{21}	S_{22}	S_{23}	S_{24}
3	0	G_{32}	S_{33}	S_{34}
4	0	G_{42}	G_{43}	S_{44}

Figura 1.2. Matriz de Lefkovich construida a partir de la gráfica del ciclo de vida representado en la Figura 1.1.

Una matriz de esta naturaleza posee propiedades matemáticas que corresponden con algunos parámetros poblacionales de la población que representan. Estas propiedades son: la tasa de crecimiento poblacional (λ), la estructura estable de edades o tamaños y la

distribución del valor reproductivo (Caswell 1989). La estructura estable de categorías puede obtenerse iterando la matriz (es decir, multiplicándola por un vector, y posteriormente por los vectores que vayan resultando de las multiplicaciones anteriores) hasta obtener vectores resultantes cuyas proporciones internas se mantengan constantes. Este vector corresponde al eigen-vector derecho de la matriz, o w , que satisface la siguiente condición:

$$A \times w = \lambda \times w \quad \text{para alguna } \lambda \text{ diferente de } 0 \quad (7)$$

Es decir, multiplicar la matriz por el vector w es equivalente a multiplicar el vector por una escalar, siendo dicha escalar la tasa de crecimiento poblacional (λ).

A su vez, la tasa de crecimiento poblacional o λ , se define como el eigen-valor dominante (es decir, el de mayor valor) de la matriz y en términos demográficos se relaciona con el parámetro malthusiano r o tasa intrínseca de crecimiento, de la siguiente manera:

$$r = \ln \lambda \quad (8)$$

Si $\lambda = 1$ entonces se puede suponer que la población está estable, si $\lambda > 1$ la población está creciendo y si $\lambda < 1$ la población decrece. El valor de λ es real única y exclusivamente para el año en el cual se tomaron los datos.

El eigen-vector izquierdo, o v , corresponde, en demografía, con la distribución del valor reproductivo específico para cada categoría cuando la población está creciendo a una tasa $= \lambda$. El valor reproductivo se interpreta como "el valor presente de la descendencia futura de los individuos en cada categoría" (Caswell 1989). El vector del valor reproductivo, v , cumple con la siguiente condición:

$$v' \times A = \lambda \times v' \quad (9)$$

donde v' es el vector transpuesto de v .

La tasa de crecimiento poblacional (λ) es función de las diferentes entradas de la matriz (a_{ij}). Sin embargo, no todas las a_{ij} tienen la misma influencia sobre λ por lo que resulta

interesante poder predecir de qué forma cambiaría λ si cada entrada particular de la matriz se altera, suponiendo, por ejemplo, que los individuos podrían reproducirse prematuramente o que la fecundidad podría duplicarse. Este tipo de análisis es conocido como análisis de perturbación (Larson 1992), y consiste en “perturbar” las entradas de la matriz y medir el efecto que esto tiene sobre λ , e incluso sobre los eigen-vectores derecho e izquierdo.

A la fecha se han desarrollado dos análisis que miden el efecto sobre λ , de modificaciones potenciales en las entradas de la matriz. El primero de estos es el análisis de sensibilidad, que evalúa el impacto que tendría, sobre λ , el realizar pequeños cambios absolutos de igual magnitud en cada una de las entradas de la matriz (de Kroon *et al.* 1986; Caswell 1989; Larson 1992; Silvertown y Lovett-Doust 1993; Valverde 1995; Begon *et al.* 1996). La sensibilidad de λ a cambios en cada una de las entradas de la matriz, a_{ij} , se define como:

$$s_{ij} = \delta\lambda/\delta a_{ij} = v_i w_j / \langle w, v \rangle \quad (10)$$

en donde $\langle w, v \rangle$ es el producto escalar entre los vectores w y v .

Esto es, la sensibilidad de λ a cambios en a_{ij} es proporcional al producto del i -ésimo elemento del eigen-vector izquierdo (v) por el j -ésimo elemento del eigen-vector derecho (w) (de Kroon *et al.* 1986; Caswell 1989).

A partir de este tipo de análisis es posible, por ejemplo, medir la importancia de los diferentes parámetros demográficos en el crecimiento poblacional (λ), evaluar los efectos de cierto tipo de perturbaciones ambientales sobre el crecimiento de la población, evaluar las consecuencias de los errores de estimación, evaluar estrategias alternativas de manejo y predecir la intensidad de la selección natural (Caswell 1989).

Debido a que las escalas en las que se evalúan las entradas de fecundidad, crecimiento y sobrevivencia son diferentes, este tipo de análisis provoca que la respuesta de λ a cambios absolutos en a_{ij} pueda ser difícil de interpretar en términos relativos; por ejemplo, las a_{ij} correspondientes a fecundidad pueden ser mayores a uno, lo que no ocurre con las a_{ij} que corresponden a crecimiento y sobrevivencia (de Kroon *et al.* 1986; Caswell 1989). Otro

problema de interpretación consiste en que es posible tener una s_{ij} muy alta, en donde pequeños cambios absolutos en a_{ij} provocarían fuertes cambios en λ , pero que no miden la contribución real de esa a_{ij} a λ ; esto ocurre, por ejemplo, en el caso de transiciones que no tienen un sentido biológico y que en realidad son igual a cero (de Kroon *et al.* 1986; Caswell 1989).

Para enfrentar estos problemas, de Kroon *et al.* (1986) introducen el concepto de elasticidad, que es una medida de sensibilidad proporcional. La elasticidad cuantifica la contribución relativa de elementos particulares de la matriz A a λ (de Kroon *et al.* 1986; Caswell 1989; Silvertown *et al.* 1993; Groenendael *et al.* 1994), midiendo los cambios proporcionales en λ como resultado de cambios proporcionales en a_{ij} (Caswell 1989). La elasticidad de λ ante cambios en cada una de las a_{ij} se define como:

$$e_{ij} = (a_{ij}/\lambda)(\delta\lambda/\delta a_{ij}) = a_{ij}/\lambda(s_{ij}) \quad (11)$$

De Kroon *et al.* (1986) demostraron que la sumatoria de todas las e_{ij} de una matriz es igual a la unidad, por lo que cada e_{ij} puede interpretarse como la contribución de cada a_{ij} al valor de λ . Por lo anterior, la elasticidad nos permite realizar estudios demográficos comparativos (Silvertown *et al.* 1993).

Los modelos matriciales permiten resumir los parámetros demográficos que describen el ciclo de vida de los individuos de una población dividida en categorías de edad, talla o estadio para el instante estudiado y permiten proyectar su comportamiento numérico hacia el futuro (Silvertown *et al.* 1993). Estos modelos tienen la ventaja de que pueden utilizarse para evaluar el impacto de alteraciones hipotéticas a algunos parámetros del ciclo de vida sobre λ (análisis de sensibilidad), comparando estos cambios potenciales con patrones de historia de vida reales (análisis de elasticidad) (de Kroon *et al.* 1986). En este sentido, los modelos matriciales resultan una herramienta única para el estudio demográfico de las poblaciones en la naturaleza y para el análisis de las historias de vida.

El uso de este tipo de modelos poblacionales dirigido a la formación de criterios de manejo y conservación de especies comerciales o en peligro de extinción es un área de la demografía que apenas comienza a explorarse (Menges 1990).

1.2 Los estudios demográficos poblacionales como herramienta para la conservación de especies vegetales.

La ecología de la conservación es una área multidisciplinaria, desarrollada recientemente a partir de la crisis ambiental producto de la sobreexplotación de la naturaleza por el ser humano. Esta nueva disciplina tiene dos objetivos: el primero, investigar el impacto que el ser humano ha tenido sobre la diversidad biológica y, el segundo, desarrollar estrategias prácticas para evitar la extinción de especies y la desaparición de los ecosistemas naturales (Soulé 1986; Wilson 1992).

Una de las estrategias que se ha seguido ha sido la detección de aquellas especies más susceptibles de desaparecer bajo los patrones actuales de explotación de recursos e industrialización del medio. A estas especies se les ha asignado una cierta categoría dentro de una clasificación utilizada a nivel internacional cuyo objeto es señalar el estado de conservación de las mismas (Mace y Stuard 1994).

Así, se reconocen especies:

i) raras, es decir, especies con un número reducido de individuos, que se encuentran en áreas geográficas limitadas o poblaciones de baja densidad; no se encuentran en amenaza inmediata pero su reducido número las hacen candidatas a convertirse en especies en peligro de extinción;

ii) vulnerables, definidas como, especies que están en peligro de extinción en un futuro cercano debido a que sus poblaciones están disminuyendo su tamaño y,

iii) especies en peligro de extinción, que son aquellas especies que tienen una alta probabilidad de extinguirse en un futuro cercano; aquí se incluyen especies cuyo número de individuos se ha reducido hasta un punto en que la sobrevivencia de la especie es improbable si continua la actual tendencia de disminución (Primack 1993).

Para determinar en qué categoría colocar a una especie que se piensa requeriría de protección especial, pueden seguirse diferentes caminos. Entre los métodos más utilizados están el monitoreo directo y los análisis de viabilidad poblacional (PVA) (Soulé 1986).

Los análisis de viabilidad poblacional están considerados como una extensión de los estudios demográficos, y tienen por objeto evaluar las probabilidades de que una especie

permanezca en cierto lugar por un tiempo determinado (Menges 1992; Shaffer 1991; Boyce 1992), tomando en cuenta tanto sus características poblacionales como las tendencias de fragmentación, deterioro y pérdida de hábitat del sitio en cuestión (Primack 1993).

El monitoreo directo consiste en observar el comportamiento de las poblaciones a través del tiempo, analizando sus respuestas a cambios específicos en el medio ambiente (Primack 1993; Hunter 1996; Álvarez-Buylla *et al.* 1996). Los tipos de monitoreo más comunes son: a) los inventarios, que consisten en realizar un conteo repetitivo del número de individuos que conforman una población, con lo que es posible estimar si la población está estable, creciendo o decreciendo, permitiendo además determinar la abundancia local de la especie en un área determinada (Primack 1993); b) los estudios de inspección, que utilizan el muestreo repetido para estimar la densidad de una especie dentro de una comunidad específica, lo que permite estimar el tamaño poblacional al relacionar la densidad obtenida con el área total que ocupa la población en estudio (Primack 1993) y c) los estudios demográficos, que nos permiten determinar las tasas de sobrevivencia y fecundidad de una población y así estimar la tasa de crecimiento poblacional e identificar los estadios críticos del ciclo de vida de una especie (Caswell 1989; Menges 1986). Por lo anterior, los estudios demográficos son el tipo de monitoreo que más información provee y que permite sugerir alternativas de manejo y conservación para la persistencia de las poblaciones a largo plazo (Primack 1993; Hunter 1996). A pesar de la importancia que tienen, a la fecha son pocos los estudios demográficos realizados con especies vegetales amenazadas.

Una de las pocas especies vegetales amenazadas en las que se han realizado estudios demográficos es *Pseudophoenix sargentii*, una palma de porte arbóreo y endémica del Caribe considerada en peligro de extinción. Durán y Franco (1995), estudiaron seis poblaciones de esta especie en tres localidades diferentes en la Península de Yucatán. Los datos obtenidos se analizaron mediante matrices de proyección poblacional y análisis de sensibilidad y elasticidad. Se encontró que, aparentemente, el principal factor que afecta la permanencia de las plantas de esta especie es la sobrecolecta de individuos jóvenes y adultos, por lo que se sugirió impedir la colecta de individuos de estas categorías y emplear semillas y plántulas para la propagación de la especie en condiciones naturales o en invernaderos.

Para *Ophrys sphegodes*, una orquídea perenne que está considerada como una especie amenazada, se mostró que aparentemente la condición que determina que decline el tamaño de la población de esta especie es, principalmente, la pérdida del suelo, causada de manera indirecta por el pastoreo de ganado vacuno. En virtud de esto se sugirió un cambio en el manejo de la tierra, permitiendo el pastoreo sólo en la época en que la planta no se encuentre floreciendo o fructificando (Hutchings 1987). Otras especies de orquídeas que se han estudiado han sido *Spiranthes spiralis* y *Aceras antropophorum*, orquídeas terrestres amenazadas a consecuencia de la pérdida de su hábitat. En el estudio realizado por Wells (1981) se encontró que en el caso de las poblaciones estudiadas de *Spiranthes spiralis*, el reclutamiento de nuevos individuos, al igual que la mortalidad, están influenciados principalmente por el pastoreo de ganado vacuno, la destrucción de los tubérculos por larvas de escarabajos y la competencia con la gramínea *Bromus erectus*. Por otro lado, en las poblaciones estudiadas de *Aceras antropophorum* se encontró que un problema serio es la germinación y el reclutamiento, por lo que se sugirió un manejo del hábitat que permitiera crear condiciones favorables, tanto para la germinación de las semillas como para el establecimiento de plántulas (Hutchings 1987). En un estudio realizado sobre *Laelia speciosa* (otra de las especies de orquídeas amenazadas debido a la extracción de individuos adultos) por Apolinar-Hernández (1992), se encontró que al igual que en el caso de *Aceras antropophorum* la germinación de las semillas y el reclutamiento constituyen dos factores limitantes para el crecimiento poblacional, a consecuencia de lo cual la mayor parte del reclutamiento de nuevos individuos en la población se debe a la reproducción vegetativa. Además encontró que el saqueo de individuos en estado reproductivo en las poblaciones estudiadas de *Laelia speciosa* genera un decremento importante en la tasa de crecimiento poblacional, por lo cual sugiere que se reduzca el saqueo de individuos en floración.

Otro ejemplo es el de *Borderea choardii* (*Dioscoreaceae*), una especie endémica del Pirineo aragonés considerada en peligro de extinción; su única población es muy pequeña y se encuentra amenazada a causa de la remodelación de una carretera. García (1997) estudió esta población, encontrando que aparentemente no enfrenta problemas de regeneración a nivel local y que sus principales limitaciones son su dificultad para dispersar las semillas hasta microhábitats favorables para su germinación, así como su baja capacidad competitiva.

Para el caso de *Pedicularis furbishiae*, una planta perenne endémica del río St. John al norte del estado de Maine, E.U.A., Menges (1990) observó que en áreas con poca cobertura donde dominan plantas herbáceas, se encuentran poblaciones viables, es decir, con una tasa de crecimiento positiva. Las medidas estocásticas de viabilidad poblacional, que incorporan el efecto de variaciones ambientales, sugieren que en ambientes húmedos y en etapas de sucesión temprana, podrían sostenerse poblaciones viables. La persistencia a largo plazo de las poblaciones individuales está limitada por la alta frecuencia de disturbios naturales. Esto genera una dinámica de colonización-extinción típica de una estructura metapoblacional.

Otra especie en la que se han realizado estudios de este tipo es *Panax quinquefolium*, una herbácea perenne, rara y endémica de Norte América amenazada por la sobreexplotación de individuos y la destrucción de su hábitat. Charron y Gagnon (1991) estudiaron cuatro poblaciones de esta especie en Quebec y Ontario, encontrando que todas ellas tienen estructuras de tamaños y patrones de reproducción similares. Los valores de la tasa de crecimiento poblacional variaron entre 0.87 y 1.19. Los resultados llevaron a sugerir que sólo puede ser colectado el 16% del total de los individuos en cada una de las diferentes poblaciones, para no amenazar la sobrevivencia de éstas.

Oostermeijer *et al.* (1996) estudiaron el comportamiento poblacional de *Gentiana pneumonanthe*, una herbácea perenne que coloniza pastizales abiertos en el norte y oeste de Europa. Según estos estudios las poblaciones locales de esta especie rara requieren de ciertos disturbios naturales que evitan su extinción. Sin embargo, los disturbios antropogénicos resultan perjudiciales.

Los ejemplos esbozados en los párrafos anteriores son una muestra de la manera en la que los estudios demográficos pueden contribuir a la formación de criterios para la conservación de especies vegetales amenazadas. Para tener un panorama más completo del estado de conservación de una especie es necesario realizar estudios en los que se integren el enfoque demográfico con otros aspectos de la biología de la especie de interés, en particular los aspectos genéticos (i.e. variación genética inter e intrapoblacional, nivel de endogamia, etc.). El análisis de estos aspectos genéticos nos permite utilizarlos para estimar el tamaño poblacional mínimo viable (MVP), combinando modelos de genética poblacional

con el conocimiento del comportamiento de la población a nivel numérico (Primack 1993; Hunter 1996; Álvarez-Buylla *et al.* 1996).

Recientemente se han desarrollado modelos genético-demográficos que integran factores genéticos en modelos demográficos estocásticos. Estos modelos proveen nuevas estimaciones del MVP y permiten determinar el papel relativo de los factores genéticos y demográficos en la determinación del peligro de extinción de una población sin importar su tamaño. Así, es posible analizar la forma en la que el riesgo de extinción de una población está ligado a la fijación de nuevas mutaciones a nivel poblacional, comparando esto con el riesgo proveniente de los factores demográficos (Álvarez-Buylla *et al.* 1996).

1.3 Ecología y dinámica poblacional de cactáceas.

La familia Cactaceae es un grupo de plantas con flores endémico de América. Esta familia cuenta con aproximadamente 110 géneros y 2000 especies distribuidas principalmente en regiones áridas y semiáridas (Arias 1993). Como producto de su evolución en ambientes áridos, las cactáceas se caracterizan por poseer tejidos suculentos capaces de almacenar agua, espinas y areolas (yemas) a lo largo de una gruesa cutícula epidérmica, ausencia de hojas en la mayoría de sus especies y, por lo mismo, capacidad para soportar largos periodos de sequía. La morfología de sus tallos es muy variada: los hay arbóreos, globosos, semejantes a cladodios, columnares ramificados o de tallo único, etc., y tanto su altura como su consistencia y tipo de ramificación son muy variables (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada 1978; Innes 1990; León de la Luz y Valiente-Banuet 1994; Bravo-Hollis y Scheinvar 1995). El metabolismo de las plantas de esta familia es de tipo CAM, lo que permite optimizar la incorporación de CO₂ a sus tejidos reduciendo la pérdida de agua. En el metabolismo CAM, la apertura de estomas ocurre durante la noche, lo cual permite la absorción de CO₂ a una hora en la que la temperatura baja, disminuyendo así la pérdida de agua por transpiración. El CO₂ se fija en forma de moléculas de ácido málico que posteriormente son convertidas en carbohidratos en el ciclo de Calvin (Devlin 1970; Bidwell 1983; Dennis y Turpin 1990).

En general, las cactáceas son plantas de crecimiento muy lento y, dado que se encuentran principalmente en ambientes extremos con largos periodos de sequía, el

establecimiento de las plántulas (i.e., el inicio de la vida autónoma de las plántulas, una vez consumidas las reservas del endospermo) es uno de los períodos más críticos de su ciclo de vida (Steembergh y Lowe 1977; Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada 1978; Innes 1990; Valiente-Banuet 1991; Valiente-Banuet *et al.* 1991a y 1991b; León de la Luz y Valiente-Banuet 1994). En este sentido se ha observado que, en general, las plántulas de las cactáceas se desarrollan preferentemente bajo la sombra de árboles o arbustos, donde aparentemente encuentran un microhábitat protegido de la intensa radiación solar y consecuentemente con niveles hídricos adecuados. A este fenómeno se le conoce con el nombre de nodricismo (Franco y Nobel 1989; Valiente-Banuet 1991; Valiente-Banuet *et al.* 1991a y 1991b; León de la Luz y Valiente-Banuet 1994). En cuanto a la influencia de esta asociación sobre las plantas nodrizas, se tiene la hipótesis que el crecimiento de la cactácea bajo la protección de la nodriza da lugar a una competencia por recursos en la que, a la larga, la planta nodriza es desplazada por la cactácea, generando un patrón de reemplazamiento de especies relativamente predecible (McAuliffe 1984).

En México están presentes según Anderson *et al.* (1994) y Hernández y Godínez (1994) 796 especies, de las cuales el 78% son endémicas de nuestro país (i.e. 563 especies); mientras que Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1978, 1991) y Arias-Montes (1993, 1997) reportan 850 especies para México de las cuales el 84% son endémicas de nuestro país (i.e. 715 especies). La notable diversidad florística de la familia Cactaceae en México y su alto grado de endemismos, así como la sobrecolecta de especímenes 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 1994; Dávila-Aranda *et al.* 1995). Sin embargo, son muy escasos los estudios poblacionales, y en particular los demográficos, en especies de esta familia, aún cuando el problema fundamental para evaluar el estado de conservación de muchas de sus especies es nuestra ignorancia sobre el comportamiento de sus poblaciones en estado natural (Hernández y Godínez 1994).

Las regiones que destacan en nuestro país por su alto grado de endemismo y diversidad de cactáceas son: el desierto Sonorense-Chihuahuense, el Valle de Tehuacán-Cuicatlán y la zona del desierto Querétaro-Hidalguense, en donde las cactáceas columnares

son componentes dominantes de diferentes comunidades, con hasta 1100 ind/ha (León de la Luz y Valiente-Banuet 1994).

1.3.1 Cactáceas columnares.

Las cactáceas columnares presentan tallos que pueden o no ser ramificados, revestidos de pliegues denominados costillas y poseen un esqueleto interno que les brinda soporte (por lo que son consideradas formas leñosas) gracias a lo cual pueden alcanzar tallas de hasta 18 m de altura (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada 1978; Innes 1990; León de la Luz y Valiente-Banuet 1994). Estas plantas pertenecen a la tribu Pachycereeae, cuyo centro de diversificación más importante se encuentra en México, en la región de Tehuacán-Cuicatlán, donde se encuentran 45 de las 70 especies de cactus columnares reconocidas en nuestro país (León de la Luz y Valiente-Banuet 1994).

Se han realizado diversos estudios ecológicos en especies de cactáceas columnares, algunos de los cuales se han enfocado a la polinización y dispersión de semillas. En este sentido se ha encontrado que, en el caso de *Neobuxbaumia tetetzo*, *N. mezcalaensis* y *N. macrocephala* en la zona de Tehuacán, sus principales polinizadores son murciélagos (*Choeronycteris mexicana*, *Leptonycteris currosoae* y *Leptonycteris nivalis*) y sus dispersores más importantes las aves (Valiente-Banuet et al. 1997; Godínez-Álvarez y Valiente-Banuet 1997a); Asimismo, se encontró que el principal polinizador de *Cereus giganteus* es *Apis mellifera* (Schmidt y Buchmann 1986).

Otros estudios han abarcado aspectos relacionados con la reproducción, incluyendo la germinación y la sobrevivencia de plántulas. En *Lophocereus schottii* se ha encontrado que los individuos se propagan principalmente de manera vegetativa en poblaciones al sur de Arizona. El establecimiento de individuos nuevos producto de la reproducción sexual está limitado por una alta tasa de mortalidad de las plántulas, causada por las corrientes de aire frío y por las frecuentes heladas (Parker 1989). En otro estudio hecho en estas mismas poblaciones, se encontró que la propagación vegetativa por dispersión a larga distancia de las ramas, a través de las aguas desbordadas río abajo, y el reclutamiento periódico de plántulas pudieran promover el entrecruzamiento y mantener la diversidad genética (Parker 1992).

En cuanto a los estudios enfocados a determinar los factores que influyen en la sobrevivencia de las plántulas, el fenómeno más ampliamente estudiado es el nodricismo. En *Neobuxbaumia tetetzo*, por ejemplo, se ha encontrado que las plántulas presentan una tasa mayor de sobrevivencia cuando se encuentran bajo el dosel de diferentes árboles o arbustos, asociándose principalmente a la leguminosa *Mimosa luisana*, que es uno de los arbustos más abundantes en la región del Valle de Tehuacán. Al parecer, en la sombra de estos arbustos las plántulas de *N. tetetzo* encuentran microambientes protegidos de la intensa radiación solar, en los que la temperatura y la evaporación son menores que en sitios abiertos (Valiente-Banuet y Ezcurra 1991; Valiente-Banuet *et al.* 1991a y 1991b; León de la Luz y Valiente-Banuet 1994). Asimismo, en estudios realizados con *Carnegiea gigantea*, se observó que el 89% de sus plántulas están asociadas al dosel de *Ambrosia deltoidea* y *Cercidium microphyllum*, donde encuentran refugio de la intensa radiación solar (Franco y Nobel, 1989).

El estudio a nivel demográfico de poblaciones de cactáceas columnares ha empezado a generar cierta inquietud entre los estudiosos de esta familia; por ejemplo, en poblaciones de *Stenocereus thurberi* y *Cephalocereus schottii* en el sur de Arizona, se han estudiado algunos de los factores que influyen sobre las tasas de crecimiento individuales, encontrando que el tamaño de los individuos está más relacionado con su tasa de crecimiento que con la edad, y que las heladas a las que están expuestos los individuos de ambas especies afectan la tasa de crecimiento individual (Parker 1988).

En el caso de *Neobuxbaumia tetetzo*, se hizo un estudio demográfico comparativo entre poblaciones que crecen en laderas con diferente orientación en el Valle de Tehuacán, Pue. Los resultados mostraron que la tasa de crecimiento poblacional de todas las poblaciones fue cercana a la unidad, es decir, que se están manteniendo estables a nivel numérico, y que la orientación de las laderas no parece jugar un papel importante en la dinámica poblacional de esta especie (Godínez-Álvarez y Valiente-Banuet, 1997b).

Los estudios realizados en poblaciones de *Pterocereus gaumeri* en la península de Yucatán, muestran que la estructura poblacional de esta especie está representada principalmente por individuos jóvenes, por lo que probablemente la población está creciendo (Méndez y Durán 1997). En poblaciones de *Pachycereus pringlei* en Baja California Sur, se

observó una relación entre su dinámica poblacional y el tiempo de depositación y pedogénesis de los sustratos sobre los que se encuentran establecidas, encontrando que la población localizada en la superficie antigua decrece a una tasa del 5%, mientras que la población de la superficie reciente está en equilibrio. Al parecer, los patrones demográficos encontrados están relacionados con la evolución del paisaje y la capacidad de almacenamiento de agua de los suelos (Silva-Pereyra y Valiente-Banuet 1997). Otra cactácea columnar con la que se están haciendo estudios demográficos es *Mitrocereus fulviceps*; las poblaciones estudiadas muestran una tasa de crecimiento poblacional mayor que la unidad; además se ha visto que la sobrevivencia es el componente demográfico que más influencia tiene sobre la tasa de crecimiento poblacional (Vite-González et al. 1997).

En los estudios antes referidos se han utilizado herramientas demográficas como la construcción de matrices de proyección poblacional, dejando claro que este tipo de análisis permite, además de proyectar el crecimiento de la población a futuro bajo las condiciones actuales, evaluar la importancia de diferentes fases del ciclo de vida en la tasa de crecimiento poblacional.

1.4 Objetivos.

Objetivo general:

- Determinar el status de conservación de *Neobuxbaumia macrocephala* a través del análisis detallado de su dinámica poblacional.

Objetivos particulares:

- Describir las principales características demográficas de *Neobuxbaumia macrocephala* en la región de Tehuacán-Cuicatlán.
- Modelar su demografía mediante el uso de matrices de proyección poblacional.
- Obtener una estimación de la tasa de crecimiento poblacional.
- Realizar simulaciones que permitan detectar lineamientos y mecanismos de conservación de la especie a mediano y largo plazo.

2. Metodología.

2.1 Descripción de la especie en estudio

Neobuxbaumia macrocephala (Weber) Dawson, es una cactácea columnar endémica de la región de Tehuacán-Cuicatlán. Habita principalmente en matorrales xerófilos, aunque también se le puede encontrar en bosques tropicales caducifolios, sobre suelos calizos y en elevaciones entre 1600 y 2300 m.s.n.m.

Los individuos adultos de *Neobuxbaumia macrocephala* miden entre 7 y 15 m de altura y se ramifican escasamente (Fig. 2.1). Las ramas miden entre 30 y 40 cm de ancho y son ligeramente arqueadas o erectas. Presentan, a lo largo del tallo, entre 17 y 26 costillas obtusas que llegan a medir de 2 a 3 cm de altura. Las areolas miden de 0.5 a 1 cm de largo y son obovado-trianguulares, distantes entre sí por 0.6 a 1 cm y están marcadamente separadas por un surco transversal. Las areolas presentan de 8 a 14 espinas radiales, aciculares y extendidas, a veces con una setosa, pardo-rojizas a grisáceas, y miden entre 0.6 y 1.4 cm de largo.

La zona fértil de la planta esta diferenciada de la infértil en un cefalio apical rojo, con abundantes pelos amarillos, cerdas blancas o rosas translúcidas, y escasas espinas ca. 3 cm de largo, setosas y rojas. Las flores, de color rojo-púrpuras, forman un círculo alrededor del ápice, son cilíndrico-infundibuliformes, acampanuladas y miden entre 4.2 y 5.2 cm de alto; poseen espinas setosas rojo-amarillentas y pelos blancos. Los estambres miden 6-8 mm de largo y tienen filamentos amarillo claro o rosa. El estilo, de entre 2 y 2.4 cm de largo, con 7 a 9 lóbulos del estigma, es de color amarillo claro a rosa. Los frutos miden de 1.8 a 2.2 cm de largo y de 1.6 a 1.8 cm de ancho; presenta brácteas de ca. 8 cm de largo y ca. 4 cm de ancho. Las semillas son de color oscuro y miden aproximadamente 2.5 mm de largo (Arias *et al.* 1997).

Su floración ocurre entre marzo y agosto y la fructificación entre abril y septiembre. Sus principales polinizadores son los murciélagos *Leptonycteris curasoae*, *Choeronycteris mexicana* y *L. nivalis* y los principales dispersores de sus semillas son las aves (Valiente-Banuet *et al.* 1997).



Figura 2.1 *Neobuxbaumia macrocephala* (Weber) Dawson.

2.2 Zona de estudio.

Este estudio se realizó en una localidad del Valle de Zapotitlán Salinas, Pue. (18° 20' N, 97° 28' W). Este valle se localiza en la provincia florística de Tehuacán-Cuicatlán (Dávila-Aranda *et al.* 1995; Valiente-Banuet *et al.* 1997).

El clima de esta región corresponde a Bshw"(w)(e)g de acuerdo a la clasificación de Köppen modificada por García (1973), es decir, a un clima seco con régimen de lluvias en verano con dos máximos de lluvias separadas por dos estaciones secas. La temperatura media anual varía entre los 18°C y 22°C, con temperaturas medias mensuales que van de los 7°C a los 14°C (Zavala-Hurtado 1982). La precipitación media es de alrededor de 400 mm (Zavala-Hurtado y Díaz Solís 1995). La aridez de esta zona es consecuencia de la sombra orográfica producida por la Sierra Madre Oriental que detiene los vientos húmedos provenientes del Golfo de México. Los suelos son someros y pedregosos y pueden corresponder a cambisoles cálcicos, xerosoles cálcicos o litosoles (Zavala-Hurtado 1982). La vegetación predominante de la región es el matorral xerófilo (Rzedowski 1978), en donde las cactáceas columnares constituyen el elemento fisiográfico más importante (Valiente-Banuet *et al.* 1997).

Dentro de esta área, el sitio particular en el que se desarrolló el trabajo es una localidad conocida como "El Volcancillo", prácticamente sobre la carretera Tehuacán-Huajuapán, a 14 km al SE del poblado de Zapotitlán. En este lugar la vegetación es un matorral xerófilo donde predominan, además de *Neobuxbaumia macrocephala*, otras especies vegetales como: *Coryphantha pallida*, *Mammillaria sphaelata*, *Echinocactus platyacanthus*, *Ferocactus robustus*, *F. flavovirens*, *Agave macroacantha*, *A. karwinskii*, *Hechtia podantha*, *Dasyliirion* sp, *Yuca periculosa*, *Y. morelensis* y *Lippia graveolens*. Esta localidad tiene la ventaja de ser un área en la que la única cactácea columnar presente es *Neobuxbaumia macrocephala*, lo cual permite identificar a los individuos juveniles de manera confiable, pues de otra forma podrían confundirse con los de otras especies de cactáceas columnares comunes en la región, como *Neobuxbaumia tetetzo*, *Neobuxbaumia mezcalaensis* y *Cephalocereus columna-trajani*. Otros criterios que se utilizaron para la selección del sitio fue que fuera de fácil acceso, que no presentara problemas de seguridad y que tuviera una densidad relativamente alta de individuos de *N. macrocephala*.

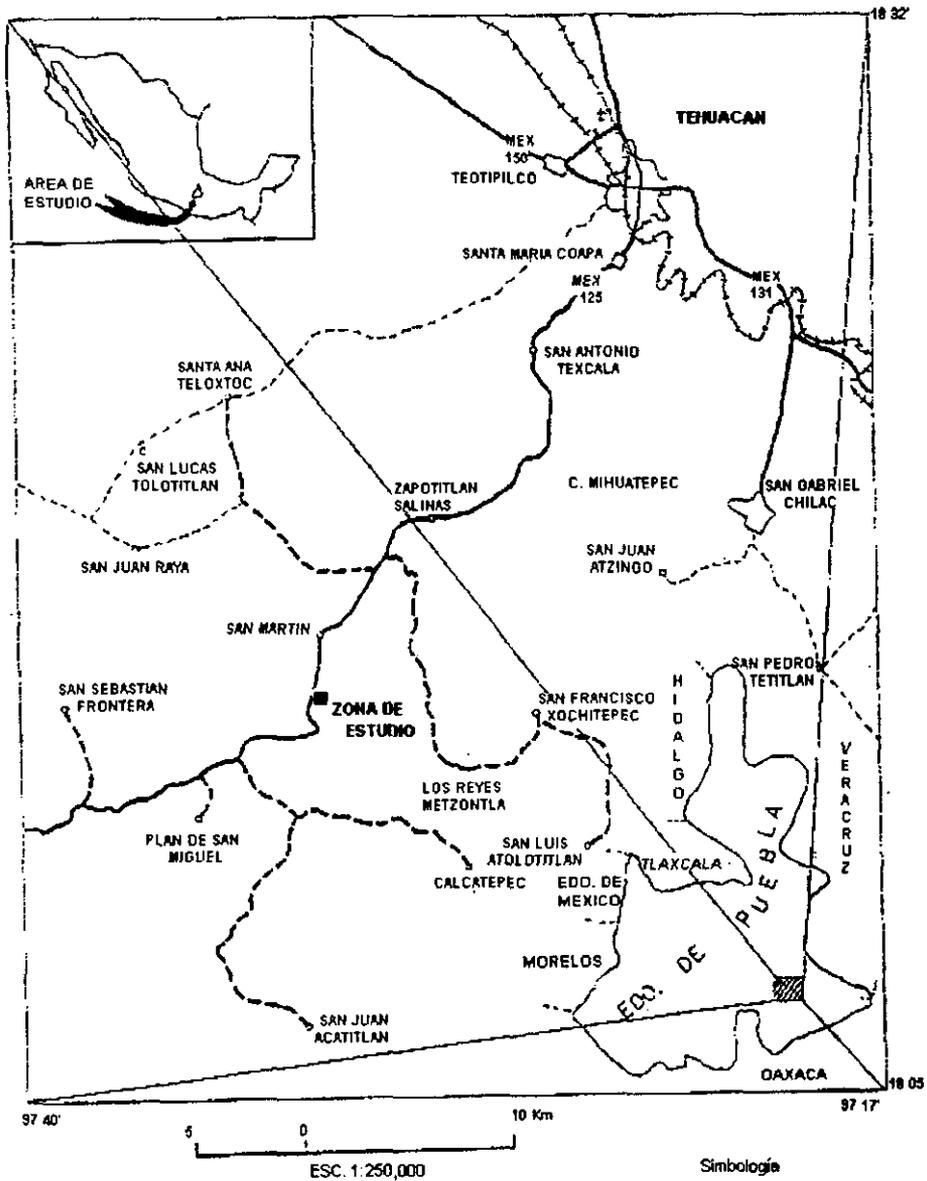


Figura 2.2 Area de Estudio (Tomado de Hernández Lascars*)

2.3 Trabajo de campo.

2.3.1 Muestreo poblacional.

Con el fin de delimitar la zona de estudio y poder localizar individualmente a cada individuo de la muestra, se tendieron cuatro transectos de 20 m de ancho por 200 m de largo cada uno, en junio de 1997. Para trazar los transectos se tendió una cuerda central de 200m de largo marcada cada metro; con la ayuda de cintas métricas se midieron 10 m a cada lado de esta cuerda en sentido perpendicular. Se localizaron todas las plantas de *Neobuxbaumia macrocephala* ubicadas dentro del área formada por el transecto, asignándole coordenadas según su localización sobre la cuerda de 200 m y su distancia perpendicular a la derecha o la izquierda de la misma. Con esta información se elaboraron mapas que permitieron la relocalización de las plantas a lo largo de todo el estudio, es decir, hasta junio de 1998. Asimismo, estos mapas sirvieron de base para el análisis del patrón de distribución espacial de esta especie, como se explica en la siguiente sección.

Cada individuo localizado dentro de los transectos se marcó con una etiqueta metálica, asignándole un número e identificando individualmente cada una de sus ramas con etiquetas numeradas. Las etiquetas se colocaron con un alambre plastificado perforando alguna de las costillas en el tercio inferior del individuo y/o rama; en individuos muy jóvenes el alambre con la etiqueta se colocó alrededor de la base.

2.3.2 Análisis del patrón de distribución espacial.

La distribución de los individuos de una población en determinada área geográfica puede presentarse conforme a tres patrones generales: aleatorio, agregado o uniforme (Odum 1985; Krebs 1989). Entre los diversos métodos que se han sugerido para determinar objetivamente el tipo de patrón de distribución de los individuos de una población (cuando no son evidentes por sí mismos), está el índice de dispersión (*ID*). En este estudio se usó un índice de dispersión estimado a partir del conteo del número de individuos presentes en cuadros muestrales de diferentes tamaños. La idea de utilizar varios tamaños de cuadro, logrados al ir pareando cuadros contiguos, se basa en que el índice de dispersión es sensible al tamaño de cuadro (Greig-Smith 1952); así, al utilizar varios tamaños de cuadro es posible

detectar la escala espacial a la que se presentan distintos patrones de distribución. Para eso se empleó la siguiente fórmula:

$$ID = \frac{s^2}{x} \quad (10)$$

donde s^2 es la varianza del número de individuos encontrados en cada cuadro y x la media del número de individuos por cuadro. Cuando $ID < 1$, es señal de que tenemos un patrón de distribución uniforme; si $ID > 1$ se tiene un patrón de distribución agregado y cuando $ID = 1$ se asume que el patrón de distribución es aleatorio. Si se calcula ID para la misma muestra, subdividiendo el área muestral total en cuadros de diferentes tamaños, entonces se puede describir la escala espacial a la que ocurre la agregación en el caso de distribuciones agregadas (Hill 1973).

2.3.3 Estimación de la sobrevivencia y el crecimiento.

Para cuantificar la sobrevivencia y el crecimiento de los individuos de *Neobuxbaumia macrocephala* se llevaron a cabo dos muestreos, el primero en junio de 1997 y el segundo en junio de 1998. En el primer muestreo se marcaron todos los individuos de *Neobuxbaumia macrocephala* encontrados en los cuatro transectos paralelos de 20 x 200 m antes referidos.

Para estimar el crecimiento anual de las plantas, se midió la longitud total de cada individuo con un flexómetro y, en el caso de individuos que rebasaban los 1.5 m de altura, con la ayuda de un estadal de 7 m de longitud. En cada individuo se midió la altura de su eje principal y se le sumó la longitud de cada una de sus ramas para cuantificar la "altura total acumulada", con el fin de cuantificar el crecimiento total de cada individuo. Para determinar con mayor precisión el crecimiento de los individuos se midió también la altura a la etiqueta, es decir, la altura desde la etiqueta metálica con que se marcaron cada una de las ramas de cada individuo hasta la punta de la misma. Estos individuos se siguieron durante un año, hasta junio del 98, cuando se realizó un segundo muestreo registrando a aquellos individuos que sobrevivieron y se midió nuevamente la altura desde la etiqueta metálica hasta la punta de cada rama. Esto permitió calcular los incrementos en la altura total de cada individuo. Asimismo, se tomó nota de las plantas marcadas en 1997 que no se encontraron en el 98, con el objeto de estimar la mortalidad.

2.3.4 Experimentos de germinación y sobrevivencia de plántulas.

Se montaron dos experimentos de germinación, uno en el campo y otro en el laboratorio, con el objeto de conocer las características germinativas de las semillas de esta especie y estimar las probabilidades de transición de semilla a plántula.

En el laboratorio se separaron 200 semillas de un mes de edad provenientes de once frutos colectados en junio de 1997. Estas se lavaron en hipoclorito de sodio al 10% durante cinco minutos para luego enjuagarlas con agua destilada. Cien de estas semillas se colocaron en cuatro cajas petri (25 semillas en cada una) con agar al 2% y el resto en cuatro cajas petri (25 semillas en cada una) con tierra preparada (una parte de tierra cernida, una parte de gravillas finas y una parte de agrolita), esterilizada previamente a 120°C por una hora. La siembra de las semillas se realizó en un campo estéril. Las semillas sembradas se mantuvieron en una cámara de germinación con un fotoperíodo de 12:12 y con temperaturas oscilantes entre 15°C y 30°C (la temperatura baja coincidiendo con las horas de obscuridad). El seguimiento del proceso de germinación de las semillas se hizo diariamente por espacio de ocho días, registrando el número total de semillas germinadas cada día.

Para el experimento de germinación en el campo, se separaron 800 semillas de un mes de edad provenientes de once frutos colectados en junio de 1997. En junio de 1997 cuatrocientas de estas semillas se destinaron, en el campo, a sitios cerrados (100 en cada sitio, dentro de matorrales de *Lippia graveolens*) y cuatrocientas a sitios abiertos (100 por sitio, fuera de matorrales de *Lippia graveolens*). En ambos casos la siembra se hizo esparciendo las semillas directamente en el suelo, en áreas delimitadas por cuadros de 50 x 30 cm, que quedaron marcados en sus cuatro extremos con palillos de madera y pintura de aceite. Además, se marcaron, al azar, otros ocho cuadros (cuatro bajo matorrales y cuatro en sitios expuestos) sin semillas, con el fin de verificar si había emergencia de plántulas en estos cuadros y utilizar estos datos para evitar una sobrestimación en la germinación en los cuadros en los que sí se sembraron semillas. El registro del número de semillas germinadas por cuadro se realizó mensualmente. Este procedimiento se realizó nuevamente en junio de 1998, pero monitoreando la germinación de las semillas diariamente, por espacio de cuatro días, y posteriormente cada mes hasta el final de la temporada de lluvias.

Con el fin de estimar la sobrevivencia de plántulas de *Neobuxbaumia macrocephala* en condiciones naturales, en septiembre de 1997 se introdujeron al campo 300 plántulas de aproximadamente mes y medio de edad. Estas plántulas se obtuvieron poniendo a germinar semillas en el laboratorio según el procedimiento descrito anteriormente. Posteriormente se sembraron en cristalizadores con tierra preparada (una parte de tierra de hoja cernida, una parte de gravillas finas y una parte de agrolita), previamente esterilizada a 120°C por una hora. Las plántulas obtenidas se transplantaron a almácigos de 5x5x10 cm a los 10 días de haber germinado, manteniéndose en el invernadero de la Facultad de Ciencias por espacio de aproximadamente un mes. Mientras las plántulas permanecieron en el invernadero se regaron semanalmente y estuvieron expuestas a temperaturas de entre 22°C y 35°C.

Las plántulas se sembraron en el campo en diez cuadros de 50 x 30 cm, cinco de ellos en sitios expuestos (fuera de matorrales de *Lippia graveolens*) y cinco en sitios protegidos (dentro de matorrales de *Lippia graveolens*), colocando 30 plántulas espaciadas de manera equidistante en cada cuadro.

Se decidió colocar las semillas y plántulas en sitio abiertos (fuera de matorrales) y en sitios protegidos (dentro de matorrales) para observar si el efecto de las condiciones ambientales presentes en sitios relativamente protegidos favorece la germinación y el establecimiento de las plántulas de *Neobuxbaumia macrocephala*, pues observamos que, en el campo, los individuos jóvenes se encuentran asociados principalmente a matorrales de *Lippia graveolens* lo que sugiere que pudiera haber un fenómeno de nodricismo.

2.4 Construcción y análisis de la matriz de proyección poblacional.

2.4.1 Subdivisión de la población en categorías de tamaño.

Las categorías que se eligen para estudiar la dinámica de una población pueden estar definidas biológicamente, como por ejemplo, los estadios de desarrollo en insectos y animales o las semillas en plantas. Cuando esto no ocurre, se hace necesario utilizar categorías de tamaño con intervalos elegidos bajo criterios definidos por el investigador. Esto genera inevitablemente dos fuentes de error importantes, que tienen como consecuencia la sobre o subestimación de la probabilidad de transitar de una categoría a otra, dependiendo

del número y el tamaño de categorías. El primer problema se presenta si la amplitud de cada categoría es grande y el número de éstas pequeño, lo que puede ocasionar un sesgo en la distribución de los individuos dentro de cada categoría y además ofrece una baja resolución en el análisis demográfico. El segundo problema se da cuando el número de categorías es grande y su amplitud es pequeña, surgiendo un error relativo al muestreo, ya que la estimación de las transiciones se hace con base en un tamaño de muestra reducido (van Groenendael & Slim 1988).

Existen dos métodos analíticos que permiten optimizar el número y tamaño de las categorías a utilizar; estos métodos son el algoritmo de Vandermeer (1978) y el algoritmo de Moloney (1986). En este trabajo no se utilizaron estos algoritmos por considerar que se tenía un número de individuos suficientemente grande para calcular transiciones confiables y con el objeto de utilizar un número de categorías conveniente a nuestros objetivos y que ofrecieran la mayor resolución demográfica posible. Así, las categorías se eligieron: i) tomando en cuenta la altura a partir de la cual los individuos comenzaban a reproducirse; ii) dividiendo a los individuos no reproductivos en plántulas (con menos de 1 cm de altura) y juveniles y, iii) dividiendo a los individuos potencialmente reproductivos en diferentes categorías, en función de la relación existente entre su probabilidad de reproducirse y su altura. Las categorías utilizadas en este trabajo se muestran en la Tabla 2.1.

Categoría	Altura total (cm)	Características
Individuos no reproductivos		
0	0 a 1	Plántulas
1	>1 a 5	
2	>5 a 15	} Juveniles
3	>15 a 45	
4	>45 a 135	
5	>135 a 300	
Individuos potencialmente reproductivos		
6	>300 a 550	Adultos
7	>550 a 850	
8	>850 a 1050	
9	>1050	

Tabla 2.1. Categorías de tamaño utilizadas para el análisis de la dinámica poblacional de *N. macrocephala*. La altura total se refiere a la sumatoria de las alturas de todas las ramas de un individuo.

2.4.2 Probabilidades de transición y mortalidad.

Para calcular las probabilidades de que los individuos transiten de una categoría de tamaño a otra, se construyó una tabla de frecuencias a partir del estado de cada planta en t (1997) y su destino en $t + 1$ (1998). Las probabilidades de transición y la mortalidad por categoría pueden obtenerse directamente a partir de la tabla de frecuencias, calculando la proporción de individuos de cada categoría que tienen el mismo destino con respecto al total de esa categoría. Estas probabilidades se incorporan en la matriz de transiciones.

Aunque la mortalidad se registra en la tabla de frecuencias, no queda explícitamente incluida como parte de la matriz de transiciones. Sin embargo, implícitamente la mortalidad afecta la estructura de la matriz y el "paso" de los individuos a través de ella (Larson 1992).

2.4.3 Estimación de la fecundidad.

La fecundidad, es decir, el número promedio de descendientes producidos por planta durante la temporada de reproducción (Valverde 1995), se estimó utilizando un enfoque mecanicista que analiza todos los componentes de la fecundidad usando datos de la floración, la fructificación, la germinación de semillas y el establecimiento de plántulas, empleando diferentes unidades experimentales para estimar las probabilidades de transición entre estas categorías (Menges 1990). Según se detalló en secciones anteriores, en este estudio se examinaron de cerca particularmente la fructificación, la germinación y la emergencia de plántulas en condiciones naturales. Con esta información se calculó la fecundidad de la siguiente forma:

Primero se estimó el número promedio de semillas por fruto, tomando una muestra aleatoria de 50 frutos, colectados entre junio de 1997 y junio de 1998. Por otra parte, se llevó a cabo un conteo del número de flores y frutos presentes en los individuos de la muestra en estado reproductivo en mayo, junio y julio de 1997 y en mayo, junio y julio de 1998 que son los meses en los que ocurre la fructificación. Esto se hizo con la ayuda de un espejo de 25 x 25 cm colocado en un extremo del estadal, en cuyo reflejo se observaron las flores y/o frutos con la ayuda de binoculares. Con esto se determinó el número de frutos producidos por un individuo promedio de cada categoría de tamaño. Este número se multiplicó por el número

promedio de semillas por fruto para obtener una estimación de la producción de semillas por individuo de cada categoría adulta.

Posteriormente se estimó el número de plántulas emergidas a partir de un número conocido de semillas según los resultados de los experimentos de germinación montados en el campo en junio de 1997 y en junio de 1998, detallados en la sección 2.3.3. Conociendo el número promedio de semillas producidas por individuo, éste se multiplicó por la probabilidad de germinación de una semilla para obtener la contribución de un individuo promedio de cada categoría adulta a la categoría de plántula; estas son las entradas de fecundidad que se incorporaron a la matriz de proyección poblacional. Nótese que no se incluyó una categoría de semillas en la matriz, pues nuestras observaciones sugieren que esta especie no forma banco de semillas.

Por último, la probabilidad de sobrevivencia y crecimiento de plántulas se estimó con base en las observaciones del experimento de sobrevivencia detalladas en la sección 2.3.3.

2.4.4 Análisis matricial.

A partir de la matriz de transiciones construida con los valores de sobrevivencia y fecundidad de la población de *Neobuxbaumia macrocephala* se obtuvo la tasa de crecimiento poblacional (λ), el vector de la estructura estable de tamaños (w) y el valor reproductivo específico por categoría (v), los cuales se calcularon como el eigenvalor dominante, y sus correspondientes eigenvector derecho y el eigenvector izquierdo, respectivamente.

Para calcular el eigenvalor (λ) y el eigenvector derecho (w) se iteró la matriz, es decir, se multiplicó por el vector de la estructura de tamaños de la población en el tiempo t y se continuó multiplicando por los vectores resultantes, hasta que las proporciones internas del vector resultante se estabilizaron.

El eigenvector izquierdo (v) de la matriz se calculó iterando la matriz transpuesta (A') y obteniendo su eigenvector derecho, puesto que el eigenvector izquierdo de una matriz, A , es equivalente al eigenvector derecho de su transpuesta, A' .

2.4.5 Análisis de sensibilidad y elasticidad.

La matriz de sensibilidad se obtuvo a partir de los vectores v y w , calculando la sensibilidad de cada entrada de la matriz, a_{ij} , como:

$$S_{ij} = v_i w_j / \langle v w \rangle \quad (13)$$

en donde $\langle v w \rangle$, conocido como el producto escalar, está dado por $v \times w'$.

La matriz de elasticidad se calculó dividiendo cada una de las entradas de la matriz de transiciones (a_{ij}) entre λ , y multiplicando este resultado por la entrada correspondiente de la matriz de sensibilidades (Caswell 1989).

$$e_{ij} = (a_{ij}/\lambda) \times (s_{ij}) \quad (14)$$

2.5 Simulaciones del comportamiento de la población bajo diferentes regímenes de manejo.

Los análisis de perturbación permiten estimar de qué forma cambiaría la tasa de crecimiento poblacional (λ) si algunas de las entradas de la matriz (a_{ij}) se alteraran debido a cambios ambientales, o en respuesta a regímenes específicos de manejo, protección o explotación.

En este trabajo se realizaron "análisis de perturbación" con el objeto de simular diferentes escenarios de manejo y evaluar cuál sería su impacto sobre la población. Estos análisis se hicieron modificando, con base en los resultados de los análisis de sensibilidad y elasticidad, las entradas de fecundidad, del establecimiento de plántulas y de crecimiento de todas las categorías. Además, se evaluó el efecto de diferentes tasas de mortalidad de todas las categorías. La magnitud de los cambios realizados en las diferentes simulaciones se determinó en función de su factibilidad de acuerdo con nuestras observaciones de campo.

2.5.1 Mortalidad

Al suponer un aumento en la tasa de mortalidad de las diferentes categorías de hasta un 30%, se modificaron en consecuencia las entradas de permanencia y crecimiento de manera que, la suma de los tres parámetros (mortalidad, permanencia y crecimiento) para cada categoría fue siempre igual a la unidad (Tabla 2.2). Este aumento en la tasa de mortalidad podría observarse como resultado de años desfavorables, incremento en el pastoreo o en las perturbaciones de origen antropogénico.

Modificación	Categoría	Mortalidad	Permanencia	Crecimiento	Σ
Original	5	0.0500	0.900	0.050	1.000
+5%	5	0.0525	0.898	0.050	1.000
+30%	5	0.0650	0.886	0.049	1.000

Tabla 2.2. Ejemplo de los ajustes correspondientes a diferentes modificaciones realizadas al simular cambios en la tasa de mortalidad de la categoría 5.

2.5.2 Crecimiento

Como se muestra en el ejemplo de la Tabla 2.3, para simular modificaciones en las entradas de crecimiento se modificaron las entradas de permanencia de la columna correspondiente, de tal manera que el valor de la suma de ambas entradas (permanencia y crecimiento) para cada categoría fuera el mismo antes y después de la modificación. Las modificaciones se realizaron variando el valor original de las entradas de crecimiento hasta en $\pm 30\%$, lo cual se espera que podría ser consecuencia del efecto de diferentes variables ambientales (por ejemplo, lluvia, nutrientes, temperatura, etc.) sobre el crecimiento de las plantas en años particulares.

Modificación	Categoría	Crecimiento	Permanencia	Σ
Originales	3	0.108	0.865	0.973
-25%	3	0.081	0.892	0.973
+10%	3	0.119	0.854	0.973

Tabla 2.3. Ejemplo de los ajustes correspondientes a diferentes modificaciones realizadas al simular cambios en las entradas de crecimiento.

2.5.3 Fecundidad y establecimiento de plántulas.

Finalmente, cuando se realizaron las modificaciones de las entradas de **fecundidad** variando su valor hasta ± 10 veces, el resto de las entradas de la matriz permanecieron con sus valores originales. Este mismo procedimiento se siguió cuando se modificó la entrada de la **transición 0 a 1** (establecimiento de plántulas) hasta ± 10 veces su valor original. Esto podría ocurrir, por ejemplo, al aumentar la tasa de depredación de los frutos y/o semillas, a consecuencia de diferentes variables ambientales (por ejemplo, la erosión, la cantidad de humedad, la densidad de plantas nodrizas, etc.) que influyen tanto en la fecundidad como en el establecimiento de plántulas.

2.6 Análisis estadísticos

2.6.1 Comparación de los porcentajes finales de germinación y de sobrevivencia de plántulas en el campo.

La comparación entre los porcentajes finales de germinación de las semillas en sitios abiertos (fuera de matorrales) y en sitios cerrados (dentro de matorrales), se hizo mediante una prueba de t-student.

Para analizar la sobrevivencia de las plántulas en sitios abiertos (fuera de matorrales) y en sitios cerrados (dentro de matorrales) se elaboraron las curvas de sobrevivencia correspondientes. Dichas curvas se compararon a través de un análisis de "log likelyhood ratio", propuesto por Peto y Peto (en Pyke y Thompson 1986), que consiste en una prueba de χ^2 que toma en cuenta las siguientes variables:

$$LR = (d_1 - E_1)^2/E_1 + (d_2 - E_2)^2/E_2 \quad (15)$$

donde LR es el valor de χ^2 , d_x es la suma de todas las muertes observadas en la cohorte x , y E_x es el número esperado de muertes en la cohorte x , basado en la sobrevivencia de cada intervalo y en la proporción de sobrevivientes. Esta E_x se calcula como:

$$E_x = \sum D_i(p_{xi}) \quad (16)$$

donde D_i es la suma de las muertes de las dos cohortes en el intervalo de tiempo i y p_{xi} la sobrevivencia proporcional de los individuos de la cohorte x en el intervalo i . A su vez, p_{xi} se calcula como:

$$p_{xi} = s_{xi}/s_i \quad (17)$$

donde s_{xi} es el número de individuos vivos en la cohorte j al principio del intervalo i y s_i es la suma de los individuos vivos en ambas cohortes al principio del intervalo i .

El valor calculado de LR se compara contra el de tablas (X^2) para decidir si las curvas de sobrevivencia difieren significativamente.

2.6.2 Comparación de la estructura poblacional.

Las diferencias entre la estructura poblacional observada y la estructura poblacional esperada se evaluaron usando la prueba de G (Valverde 1995; Zar 1996). Esta prueba es una alternativa más robusta que X^2 para evaluar bondad de ajuste y se estima como:

$$G = 2 \left(\sum_{i=1, j=n} f_i \ln f_i - \sum_{i=1, j=n} f_i \ln f_i^* \right) \quad (18)$$

donde f_i es la frecuencia observada y f_i^* es la frecuencia calculada (Zar 1996).

2.6.3 Cálculo del intervalo de confianza de λ .

La estimación de las entradas individuales de la matriz (a_{ij}) a partir de los datos tomados en el campo, implica la existencia de errores asociados. Como λ está calculada en función de esas entradas, hay cierta incertidumbre asociada a la λ estimada (Valverde 1995).

Dado que la relación entre λ y las entradas de la matriz no es lineal, existen muchas dificultades para estimar el intervalo de confianza para la tasa de crecimiento poblacional. Sin embargo, se han desarrollado dos metodologías que permiten hacerlo: el método analítico y el método de remuestreo intensivo por computadora. El primero usa la fórmula de la sensibilidad para desarrollar una expresión que permite estimar una varianza aproximada de

λ . El intervalo de confianza se calcula asumiendo que la varianza tiene una distribución normal (Caswell 1989). El segundo estima intervalos de confianza no paramétricos haciendo cálculos repetitivos de λ a partir de submuestras del conjunto original de datos (Caswell 1989).

En este estudio se usó el método analítico para estimar el intervalo de confianza de λ . De acuerdo con este método, la varianza se calcula como:

$$V(\lambda) = \sum_{i,j} (\delta\lambda/\delta a_{ij})^2 V(a_{ij}) + \sum_{i,j,k,l} (\delta\lambda/\delta a_{ij}) (\delta\lambda/\delta a_{kl}) \text{COV}(a_{ij}, a_{kl}) \quad (19)$$

donde $\delta\lambda/\delta a_{ij}$ es la sensibilidad de a_{ij} , $V(a_{ij})$ es la varianza de a_{ij} y $\text{COV}(a_{ij}, a_{kl})$ es la covarianza entre pares de transiciones de la misma categoría inicial hacia cualquier otra categoría (Álvarez-Buylla y Slatkin 1994).

La varianza de las entradas de fecundidad se calculó usando la información de la variabilidad natural de este parámetro obtenida a partir de las observaciones y los datos tomados en el campo (Valverde, 1995). Como las probabilidades de transición muestran una distribución binomial, se calculó su varianza con la siguiente fórmula (Álvarez-Buylla y Slatkin 1994):

$$V(a_{ij}) = a_{ij} ((1 - a_{ij})/n) \quad (20)$$

La covarianza entre pares de transiciones provenientes de una misma categoría inicial se estimó de acuerdo a una distribución multinomial (Álvarez-Buylla y Slatkin 1994):

$$\text{COV}(a_{ij}, a_{kl}) = -(a_{ij})(a_{kl})/n \quad (21)$$

El error estándar (σ) se estimó como la raíz cuadrada de la varianza de λ , obtenida a partir de la ecuación 20. Posteriormente se calculó un intervalo de confianza del 95% como $\lambda \pm 2\sigma$ (Álvarez-Buylla y Slatkin 1994).

3. Resultados.

3.1 Demografía descriptiva.

3.1.1 Patrón de distribución espacial y abundancia.

El análisis del patrón de distribución espacial de los individuos de *Neobuxbaumia macrocephala* en la población estudiada (realizado según la sección 2.3.2 de la metodología) muestra que éstos se distribuyen de manera agregada y que la escala espacial a la que ocurre la agregación corresponde a áreas de 32 m². Esto está representado en la Figura 3.1 por el pico más sobresaliente que representa el tamaño de cuadro en el cual la varianza del número de individuos por cuadro es más alta. Es decir, en los cuadros de 32 m², el índice de dispersión (s^2/x del número de individuos por cuadro) presenta un valor mayor que la unidad, lo cual indica un patrón de distribución agregado ($X^2= 7.098$ $gl=3$ $p=0.068863$). La densidad de los individuos de *Neobuxbaumia macrocephala* en la zona de estudio fue de 129.375 ± 10.282 ind/ha.

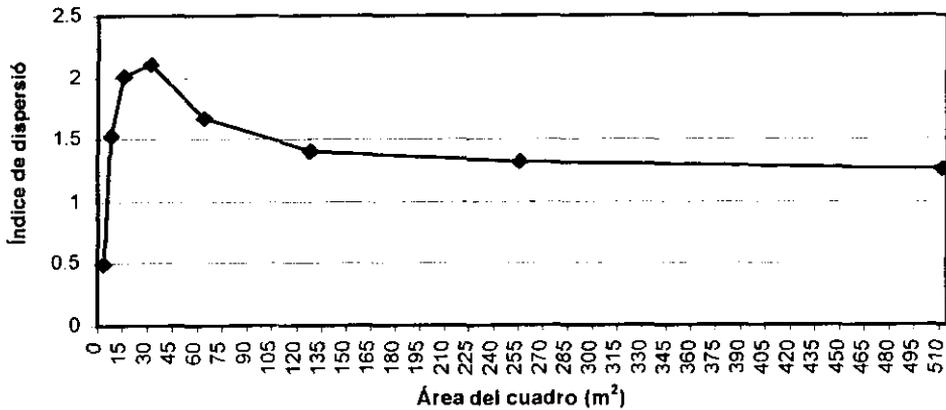


Figura 3.1. Índice de dispersión de los individuos de *Neobuxbaumia macrocephala* según el tamaño de cuadro muestral.

3.1.2 Estructura poblacional

Según el análisis de la estructura poblacional observada en junio de 1997 (Fig. 3.2), se encontró que alrededor del 74% de la población estaba representada por individuos de las primeras categorías (1 a 5), es decir, plántulas y juveniles (individuos no reproductivos). Para junio de 1998 (Fig. 3.2) las plántulas y juveniles (categorías 1 a 5) constituyeron el 70.75%. Cabe mencionar que en estos resultados no se ha incluido la categoría 0 (0 a 1cm) debido a que no fue posible encontrar en el campo individuos tan pequeños. Los datos correspondientes a la sobrevivencia y probabilidades de transición de esta categoría utilizados para análisis posteriores, se estimaron en función de los experimentos de germinación y sobrevivencia de plántulas en el campo (sección 2.3.4 de la metodología).

En cuanto a las categorías de adultos, la mejor representada en la población, tanto en junio de 1997 como en junio de 1998, fue la categoría 6 (300 a 550 cm) con el 6.6% y el 6.3% respectivamente (Fig. 3.2).

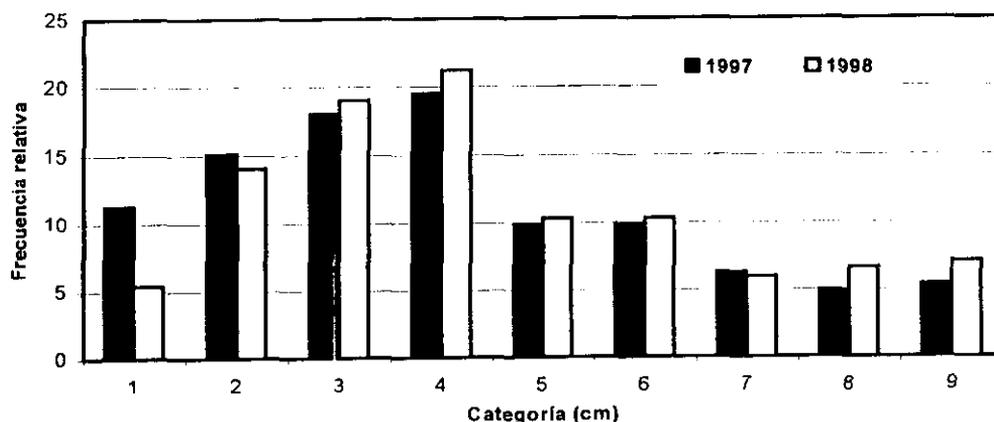


Figura 3.2. Comparación de la estructura poblacional observada (junio de 1997 vs junio de 1998) de *Neobuxbaumia macrocephala* en el Valle de Zapotitlán de las Salinas, Pue.

La prueba de G usada para comparar las estructuras poblacionales mostró que la estructura poblacional observada en junio de 1997 no difirió significativamente de la observada en junio de 1998 ($G=6.143$ $gl=9$ $p>0.05$).

3.1.3 Dinámica de los estadios tempranos.

Para conocer con cierto detalle la dinámica de semillas y plántulas, se realizaron experimentos de germinación (en el laboratorio y en el campo) y de sobrevivencia de plántulas en condiciones naturales. Los resultados de los experimentos de germinación, tanto en el laboratorio como en el campo, se presentan en la Tabla 3.2. La diferencia entre el porcentaje final de germinación de las semillas en el tratamiento de agar al 2% y el de tierra no fue estadísticamente significativa ($t=0.645$ $gl=3$ $p=0.565$). Asimismo, el porcentaje final de germinación en el campo (para 1997) en sitios abiertos (fuera de matorrales de *Lippia graveolens*) y sitios cerrados (dentro de matorrales de *Lippia graveolens*) fue estadísticamente equivalente ($t=0.00$ $gl=7$ $p=1$). Sin embargo, este resultado debe tomarse con precaución debido a que, como el muestreo de la germinación se realizó mensualmente, es probable que se hayan perdido eventos de germinación y lo que aquí se está reportando sea una subestimación importante de la germinación real. El porcentaje final de germinación en el campo reportado, a partir de datos tomados de junio a septiembre de 1998 no fue diferente estadísticamente entre sitios abiertos (fuera de matorrales de *Lippia graveolens*) y sitios cerrados (dentro de matorrales de *Lippia graveolens*) ($t=2.138$ $gl=2$ $p=0.166$).

Laboratorio		
Agar al 2%	85%	
Tierra	79%	
Campo		
	1997	1998
Sitios abiertos	0.25%	4.75%
Sitios cerrados	0.25%	0.00%

Tabla 3.2. Porcentajes de germinación en semillas de *Neobuxbaumia macrocephala*.

El resultado del porcentaje de sobrevivencia de plántulas se presenta en la Figura 3.3. La mortalidad de plántulas fue mayor durante el primer mes particularmente para plántulas en sitios abiertos, llegando a tener para el sexto mes un porcentaje de sobrevivencia igual a cero en estos sitios. La diferencia entre los porcentajes de sobrevivencia de plántulas en sitios abiertos y en sitios cerrados fue significativa ($LR=9.056$ $gl=1$ $p<0.05$).

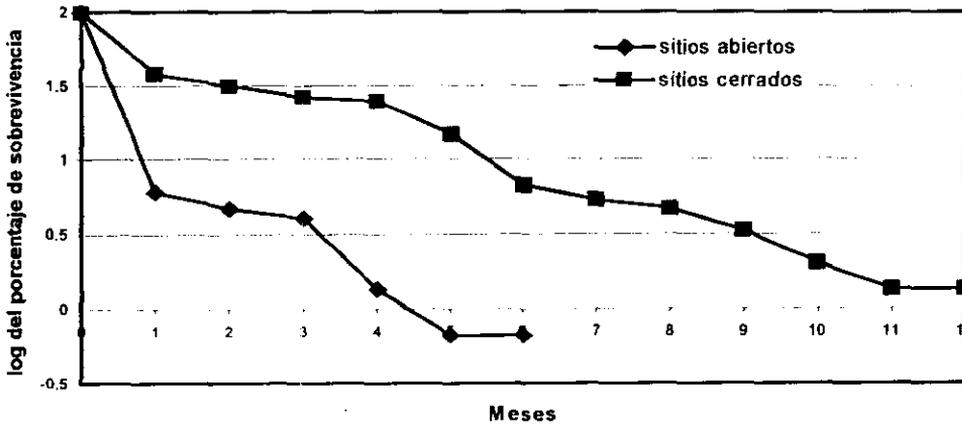


Figura 3.3. Curva de sobrevivencia de plántulas de *Neobuxbaumia macrocephala* en sitios abiertos y cerrados en el Valle de Zapotitlán de las Salinas, Pue.

3.2 Análisis matricial.

3.2.1 Tabla de frecuencias.

Las transiciones de los individuos de una categoría a otra en el transcurso de un año fueron, en su mayoría, a la categoría inmediata superior, salvo en las categorías 7 y 9, donde se observaron también transiciones a la categoría inmediata inferior (Tabla 3.2). La transición de semilla a plántula se estimó en función de los resultados del experimento de sobrevivencia de plántulas en el campo. Todas las demás transiciones fueron resultado de las observaciones realizadas del verano de 1997 al de 1998. Como se observa, el número a partir del cual se calcularon las transiciones de cada categoría nunca fue menor de 10 individuos.

Categoría en (n _t)	Categoría inicial (n _i)									
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	4	10	0	0	0	0	0	0	0	0
2	0	5	21	0	0	0	0	0	0	0
3	0	0	3	32	0	0	0	0	0	0
4	0	0	0	4	35	0	0	0	0	0
5	0	0	0	0	1	18	0	0	0	0
6	0	0	0	0	0	1	17	1	0	0
7	0	0	0	0	0	0	3	8	0	0
8	0	0	0	0	0	0	0	4	7	1
9	0	0	0	0	0	0	0	0	3	10
Qx	296	8	7	1	4	1	0	0	0	0
N (t)	300	23	31	37	40	20	20	13	10	11

Tabla 3.2.Tabla de frecuencias en donde se muestra el número de individuos de *Neobuxbaumia macrocephala* que siguió cada destino demográfico del verano de 1997 al de 1998.

3.2.2 Mortalidad.

Como puede observarse en la Figura 3.4, la mortalidad está asociada al tamaño de los individuos y mientras más grandes fueron estos, menor fue su probabilidad de morir. Así, vemos que la mayor mortalidad se dio en las primeras categorías (0 a 5), es decir, en plántulas y juveniles, particularmente en la categoría 0 (0 a 1cm). Aquí es importante señalar que la mortalidad de esta categoría se estimó en función de los resultados del experimento de sobrevivencia de plántulas en el campo (sección 2.3.4 de la metodología). En cuanto a las categorías de adultos (categorías 6 a 9), durante este año de observaciones no murió ningún individuo de la muestra.

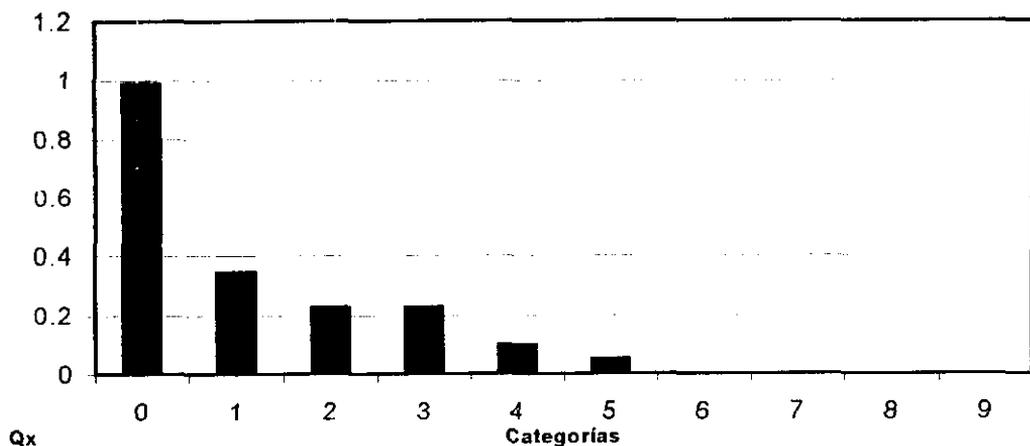


Figura 3.4. Probabilidad de mortalidad en los individuos de *Neobuxbaumia macrocephala* según su categoría de tamaño (altura total).

3.2.3 Fecundidad.

Con el objeto de calcular las entradas de fecundidad que se utilizarían para construir la matriz de proyección poblacional, se calculó la fecundidad de los individuos de cada categoría adulta según su producción de semillas y plántulas (Tabla 3.3)

Categoría	6	7	8	9
Número de frutos/categoría	71 ± 7.258	128 ± 14.559	88 ± 9.355	300 ± 23.946
Promedio de frutos/individuo	3.550	9.846	8.800	27.273
Promedio de semillas/fruto	465.385 ± 209.112 para todas las categorías			
Promedio de semillas/individuo	1652.115	4582.25	4095.385	12692.310
Probabilidad de germinación	0.0025 para todas las categorías			
Fecundidad	4.130	11.456	10.238	31.731

Tabla 3.3. Resumen de la fecundidad de los individuos de *Neobuxbaumia macrocephala*.

NOTA: Para 1998 la probabilidad de germinación fue de 0.024 y el promedio de semillas por fruto de 392.750 ± 161.282.

Según observaciones de campo, los individuos de *Neobuxbaumia macrocephala* comienzan a reproducirse cuando tienen aproximadamente 3 m de altura total, aumentando su probabilidad de reproducirse conforme se incrementa su tamaño (Fig. 3.5)

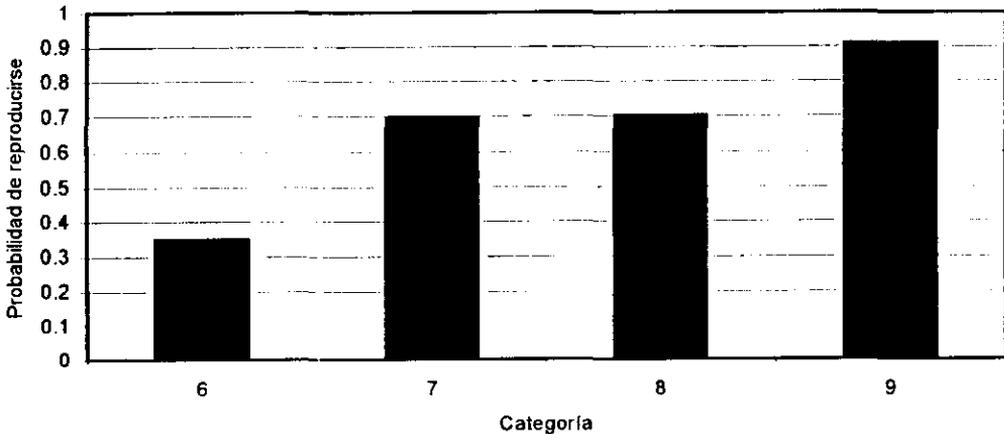


Figura 3.5. Probabilidad de reproducción de las cuatro categorías adultas de individuos de *Neobuxbaumia macrocephala*.

3.2.4 Matriz de transiciones.

En la Tabla 3.4 se presenta la matriz de transiciones correspondiente al año 1997-1998, la tasa de crecimiento poblacional (λ) y los vectores correspondientes a la estructura estable de tamaños (eigenvector derecho) y la distribución del valor reproductivo (eigenvector izquierdo). Es importante señalar que en el transcurso del estudio (junio de 1997 a junio de 1998) no se observó mortalidad en los individuos pertenecientes a las categorías adultas (6 a 9), sin embargo, el hecho de incorporar particularmente la última categoría de adultos (9) sin considerar individuos muertos en la matriz hacen parecer que éstos son inmortales y como esto no ocurre de manera natural, se calculó la probabilidad de muerte de los individuos pertenecientes a la categoría 9 tomando en cuenta el tiempo que los individuos de *Neobuxbaumia macrocephala* pueden pasar en esta categoría. El tiempo de permanencia en la categoría 9 se calculó en función de la edad mínima y máxima de los individuos de esa categoría, calculando a su vez las edades de los individuos con base en su tasa de crecimiento (Vilchis 1998 en preparación). Se obtuvo que la duración de la categoría 9 va de

131 a 156 años, por lo que, la probabilidad de muerte de un individuo de esa categoría entre t y $t+1$ fue igual a $1/25$.

Categoría n_{t+1}	Categoría inicial (n_t)										w	v
	$\lambda = 0.979$											
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9		
0	0	0	0	0	0	0	4.130	11.456	10.238	31.731	0.896	0.000
1	0.013	0.435	0	0	0	0	0	0	0	0	0.022	0.003
2	0	0.217	0.677	0	0	0	0	0	0	0	0.016	0.009
3	0	0	0.097	0.865	0	0	0	0	0	0	0.013	0.029
4	0	0	0	0.108	0.875	0	0	0	0	0	0.013	0.035
5	0	0	0	0	0.025	0.900	0	0	0	0	0.004	0.152
6	0	0	0	0	0	0.050	0.850	0.077	0	0	0.002	0.240
7	0	0	0	0	0	0	0.150	0.615	0	0	0.001	0.200
8	0	0	0	0	0	0	0	0.308	0.700	0.091	0.009	0.173
9	0	0	0	0	0	0	0	0	0.300	0.869	0.024	0.158

Tabla 3.4. Matriz de transiciones correspondiente al año 1997-1998. En negritas se señalan las transiciones observadas y en itálicas las calculadas. w= Estructura estable de tamaños, v= valor reproductivo

El valor de λ fue de 0.979, con un intervalo de confianza (95%) de ± 0.119 ($LS=1.098$, $LI=0.860$).

Como puede observarse, las entradas de la matriz correspondientes a la fecundidad presentan los valores más altos (Tabla 3.4) aunque es necesario tomar en cuenta que estas entradas están medidas en una escala diferente al resto de las entradas (permanencia, crecimiento y retrogresión), pues no representan proporciones o probabilidades, sino contribuciones promedio. Con respecto a las entradas que sí representan probabilidades, se observa que los mayores valores corresponden a las entradas de permanencia de los individuos de las categorías 3, 4, 5, 6 y 9, donde los valores corresponden a más del 80% del total de los individuos en dichas categorías, mientras que los valores más bajos se observan en las transiciones de crecimiento 0 a 1, 4 a 5, 5 a 6 y en las entradas de retrogresión de las categorías 7 y 9, con probabilidades de transición menores al 10%.

La prueba de G usada para comparar la estructura poblacional de tamaños observada contra la estructura estable de tamaños calculada (Fig. 3.6), indica que ambas estructuras

difieren significativamente entre ellas ($G=68.811$ $gl=9$ $p<0.05$). Puede observarse en la Figura 3.6 que en la estructura calculada el número de individuos en las categorías no reproductivas (1 a 5) disminuye conforme aumenta el tamaño de los individuos mientras que, en la estructura observada ocurre lo contrario, es decir, el número de individuos por categoría es mayor conforme se incrementa su tamaño salvo para la categoría 5. En cuanto a las categorías adultas (6 a 9), el número de individuos por categoría aumenta conforme aumenta el tamaño de los mismos en la estructura estable de tamaños, mientras que para la estructura de tamaños observada el número de individuos por categoría disminuye conforme aumenta su tamaño, a excepción de la categoría 9.

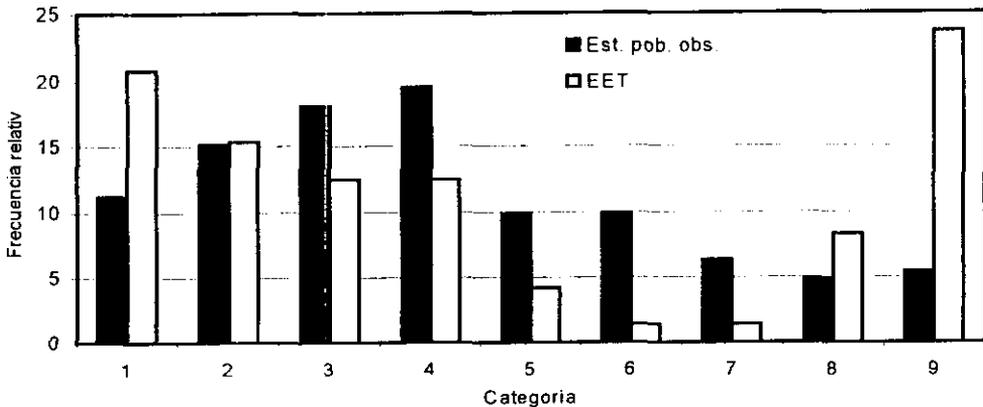


Figura 3.6. Comparación de la estructura poblacional observada vs la estructura estable de tamaños. La categoría 0 (plántulas) no se considera debido a que no se colectaron datos de abundancia de plántulas en el campo y las transiciones correspondientes a esa categoría se calcularon con base a experimentos de campo.

El patrón general de la distribución del valor reproductivo (Fig. 3.7) muestra que en las primeras categorías (categorías 0 a 5) el valor reproductivo va en aumento conforme se incrementa el tamaño de los individuos, mientras que, en las categorías de adultos (6 a 9) ocurre lo contrario, es decir, el valor reproductivo disminuye conforme se incrementa el tamaño de los individuos.

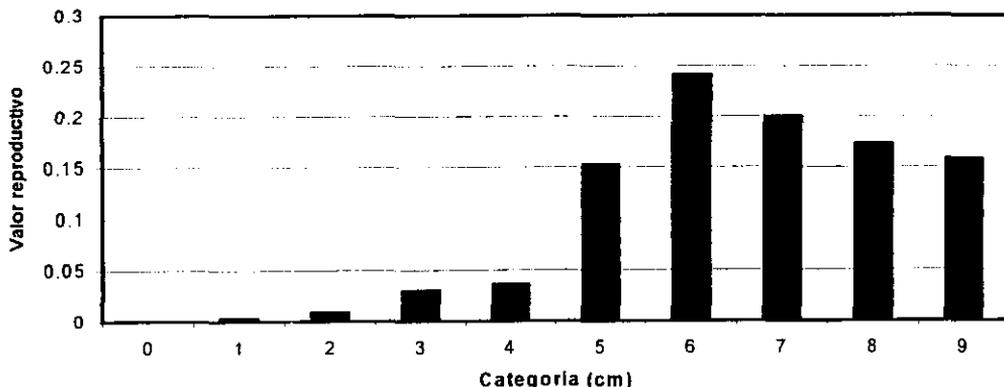


Figura 3.7. Valor reproductivo por categorías.

3.2.5 Análisis de sensibilidad y elasticidad.

La matriz de sensibilidad se presenta en la Tabla 3.5. En general, los valores de sensibilidad más altos correspondieron a la entrada de crecimiento de la categoría 0 a 1 y a las entradas de permanencia y retrogresión de la categoría 9. Los valores de sensibilidad más bajos se localizaron en las entradas correspondientes a la fecundidad. Particularmente en las primeras categorías (0 a 5), que corresponden a individuos no reproductivos (plántulas y juveniles), las entradas de la matriz de sensibilidad generalmente fueron mayores para las entradas correspondientes al crecimiento. Al llegar a las etapas reproductivas (categorías 6 a 9), la sensibilidad fue mayor en las entradas correspondientes a la permanencia de los individuos en su misma categoría, salvo en las categorías 7 y 9, donde, la sensibilidad más grande correspondió a las entradas de retrogresión.

Categoría n_{t+1}	Categoría inicial (n_t)									
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9
0	0.005	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	1.234E-05	5.204E-06	5.184E-05	1.411E-04
1	0.393	0.010	0.007	0.006	0.006	0.002	0.001	0.000	0.004	0.011
2	1.022	0.025	0.018	0.015	0.015	0.004	0.002	0.001	0.010	0.028
3	3.379	0.083	0.059	0.049	0.048	0.015	0.008	0.003	0.034	0.091
4	4.018	0.098	0.071	0.058	0.057	0.017	0.009	0.004	0.040	0.108
5	17.664	0.433	0.311	0.257	0.252	0.076	0.042	0.018	0.175	0.477
6	27.895	0.683	0.491	0.405	0.399	0.120	0.066	0.028	0.277	0.753
7	23.240	0.569	0.409	0.338	0.332	0.100	0.055	0.023	0.230	0.627
8	20.101	0.492	0.354	0.292	0.287	0.087	0.047	0.020	0.199	0.543
9	18.385	0.450	0.324	0.267	0.263	0.079	0.043	0.018	0.182	0.496

Tabla 3.5. Matriz de sensibilidades. En negritas se presentan las entradas de sensibilidad que corresponden a las transiciones observadas y calculadas.

Las elasticidades representan la contribución proporcional de cada una de las entradas de la matriz de transiciones a la tasa de crecimiento poblacional (λ). Los valores más altos de elasticidad en este caso, se presentaron en las entradas correspondientes a la permanencia de las categorías 5, 6, 8 y 9 (Tabla 3.6). Por otro lado, los valores de elasticidad más bajos se encontraron en las entradas correspondientes a la fecundidad.

Categoría n_{11}	Categoría inicial (n_{10})									
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9
0	0	0	0	0	0	0	5.206E-05	6.087E-05	0.001	0.005
1	0.005	0.004	0	0	0	0	0	0	0	0
2	0	0.006	0.012	0	0	0	0	0	0	0
3	0	0	0.006	0.043	0	0	0	0	0	0
4	0	0	0	0.006	0.051	0	0	0	0	0
5	0	0	0	0	0.006	0.070	0	0	0	0
6	0	0	0	0	0	0.006	0.057	0.002	0	0
7	0	0	0	0	0	0	0.008	0.015	0	0
8	0	0	0	0	0	0	0	0.006	0.142	0.050
9	0	0	0	0	0	0	0	0	0.056	0.440

Tabla 3.6. Matriz de elasticidades. En negritas se marcan las cinco elasticidades de mayor valor.

Como la suma de todas las elasticidades de una matriz es igual a la unidad, es posible sumar elasticidades de entradas con un mismo significado demográfico y analizar la contribución de los diferentes componentes del ciclo de vida (fecundidad, crecimiento, permanencia y retrogresión) de manera global, a través de la suma de las elasticidades involucradas (van Groenendael y Slim 1988, Silvertown *et al.* 1993, van Groenendael *et al.* 1994). En este caso se observó que la permanencia de los individuos en su categoría inicial contribuye con más del 80% de la elasticidad total, seguida del crecimiento ($\pm 10\%$), la retrogresión ($\pm 5\%$) y la fecundidad ($\pm 0.5\%$) (Fig. 3.8).

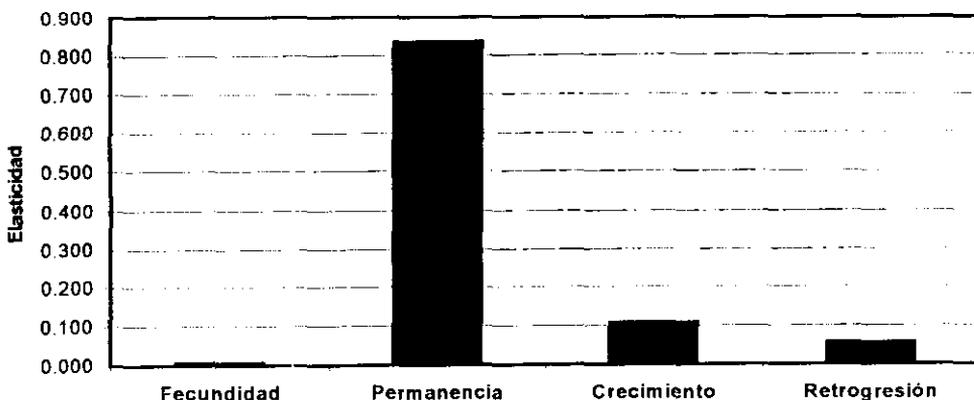


Figura 3.8. Elasticidad de los diferentes parámetros demográficos.

3.3 Simulaciones del comportamiento de la población bajo diferentes regímenes de manejo.

En esta sección se proyecta el comportamiento de la población en respuesta a diversos cambios en las entradas de la matriz (a_{ij}), observando de qué forma se ve afectado el valor de λ . Esto tiene por objeto simular de manera teórica el efecto de diferentes regímenes de manejo.

Como se mencionó ya en la sección 2.5 de la metodología, se decidió realizar las simulaciones modificando las entradas de fecundidad, la entrada de la transición 0 a 1 (establecimiento de plántulas), las entradas de crecimiento de todas las categorías y el efecto de diferentes tasas de mortalidad de los individuos de todas las categorías.

3.3.1 Mortalidad.

Cuando se incrementó la tasa de mortalidad de las categorías no reproductivas (0-5) hasta en un 30% (Tabla 3.7), el valor de λ disminuyó mínimamente de 0.979 hasta 0.974 (Fig. 3.9). Este tipo de fenómeno podría ocurrir, por ejemplo, en años secos como consecuencia del ramoneo, puesto que el ganado caprino de la región llega a alimentarse de individuos jóvenes de *Neobuxbaumia macrocephala*, ocasionando en la mayoría de los casos la pérdida del meristemo apical y provocando en consecuencia la muerte de estos individuos.

Cabe señalar que la tasa de mortalidad de la categoría cero sólo pudo incrementarse en un 1% debido a que, de lo contrario, el valor de la tasa de mortalidad excedía el valor de 1; por esta razón, el resto de las simulaciones, se hicieron considerando siempre este mismo valor en la tasa de mortalidad de la categoría cero.

Modificación en la tasa de Mortalidad	Categorías						Valor de λ
	0	1	2	3	4	5	
Original	0.987	0.348	0.226	0.027	0.100	0.050	0.979
1%	0.997	0.351	0.228	0.027	0.101	0.051	0.976
5%		0.365	0.239	0.028	0.105	0.053	0.976
10%		0.383	0.249	0.030	0.110	0.055	0.975
15%		0.400	0.260	0.031	0.115	0.058	0.975
20%		0.418	0.271	0.032	0.120	0.060	0.974
25%		0.435	0.283	0.034	0.125	0.063	0.974
30%		0.452	0.346	0.035	0.130	0.065	0.974

Tabla 3.7. Simulaciones correspondientes a modificaciones realizadas en la tasa de mortalidad de los individuos de las categorías no reproductivas (0 a 5). En negritas se marcan los valores originales.

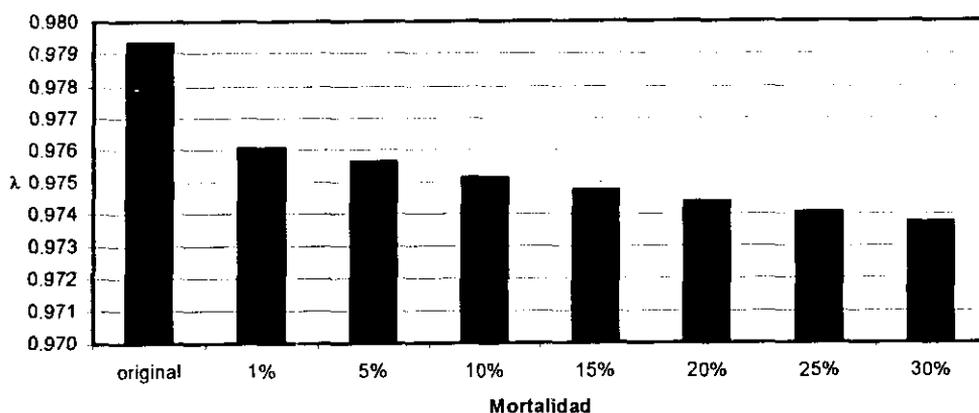


Figura 3.9. Cambios en el valor de λ al realizar simulaciones aumentando la tasa de mortalidad de los individuos de las categorías no reproductivas (0 a 5).

Cuando se aumentó la tasa de mortalidad de los individuos de las categorías adultas (6 a 9) hasta en un 30% (Tabla 3.8), se pudo observar que el valor de λ disminuyó de manera más notoria, de 0.979 hasta 0.931 (Fig. 3.10). Esto podría ocurrir en años secos, cuando los campesinos cortan tallos adultos de *Neobuxbaumia macrocephala*, provocando a veces su muerte, para brindar forraje y agua a su ganado.

Modificación en la tasa de mortalidad	Categorías				Valor de λ
	6	7	8	9	
Originales	0.000	0.000	0.000	0.091	0.979
1%	0.001	0.001	0.001	0.092	0.977
5%	0.005	0.005	0.005	0.096	0.968
10%	0.010	0.010	0.010	0.100	0.958
15%	0.015	0.015	0.015	0.105	0.950
20%	0.020	0.020	0.020	0.109	0.943
25%	0.025	0.025	0.025	0.114	0.936
30%	0.030	0.030	0.030	0.118	0.931

Tabla 3.8. Simulaciones correspondientes a modificaciones realizadas en las tasas de mortalidad de las categorías adultas (6 a 9). En negritas se marcan los valores originales.

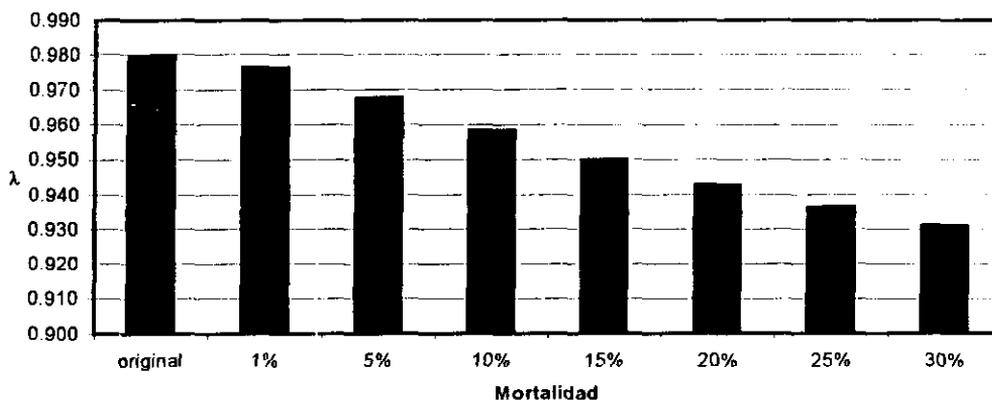


Figura 3.10. Cambios en el valor de λ al realizar simulaciones aumentando la tasa de mortalidad de los individuos de las categorías adultas (6 a 9).

3.3.2 Crecimiento

Las modificaciones realizadas a las entradas de crecimiento correspondientes a las categorías (0 a 8), simulando un crecimiento más rápido o un crecimiento más lento (que podría ser producto de años más o menos húmedos), hasta en un $\pm 30\%$ (Tabla 3.9), permitieron observar cambios mínimos en los valores de λ llegando hasta 0.984 al incrementar el crecimiento en un 30% (Figura 3.11) y, 0.981 al disminuir el crecimiento en un 30% (Figura 3.11). Es importante notar que tanto el aumento como la disminución del valor de las entradas de crecimiento llevan a un aumento en el valor de λ con respecto al valor original.

Modificación en a_i Crecimiento	Categorías									Valor de λ
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	
-30%	0.009	0.152	0.068	0.076	0.018	0.035	0.150	0.215	0.210	0.981
-25%	0.010	0.163	0.073	0.081	0.019	0.038	0.113	0.231	0.225	0.981
-20%	0.011	0.174	0.077	0.086	0.020	0.040	0.120	0.246	0.240	0.980
-15%	0.011	0.185	0.082	0.092	0.021	0.043	0.128	0.262	0.255	0.979
-10%	0.012	0.196	0.087	0.097	0.023	0.045	0.135	0.277	0.270	0.979
-5%	0.013	0.207	0.092	0.103	0.024	0.048	0.143	0.292	0.285	0.979
Originales	0.013	0.217	0.097	0.108	0.025	0.050	0.150	0.308	0.300	0.979
+5%	0.014	0.228	0.102	0.114	0.026	0.053	0.158	0.323	0.315	0.980
+10%	0.015	0.239	0.106	0.119	0.028	0.055	0.165	0.338	0.330	0.980
+15%	0.015	0.250	0.111	0.124	0.029	0.058	0.173	0.354	0.345	0.981
+20%	0.016	0.261	0.116	0.130	0.030	0.060	0.180	0.369	0.360	0.982
+25%	0.017	0.272	0.121	0.135	0.031	0.063	0.188	0.385	0.375	0.983
+30%	0.017	0.283	0.126	0.141	0.033	0.065	0.195	0.400	0.390	0.984

Tabla 3.9. Simulaciones correspondientes a modificaciones realizadas en las entradas de crecimiento de las categorías (0 a 8). En negritas se marcan los valores originales.

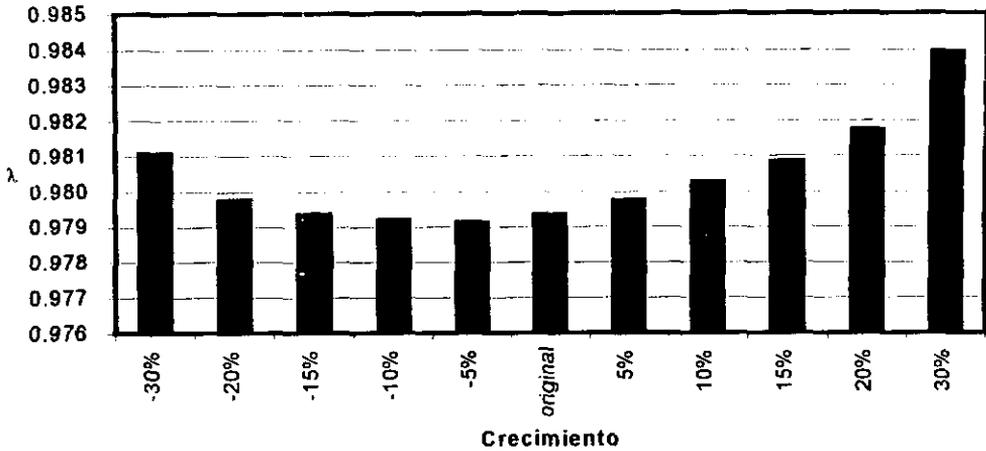


Figura 3.11. Variación en el valor de λ al realizar modificaciones en las entradas de crecimiento de las categorías 0 a 8.

3.3.3 Fecundidad.

Al modificar las entradas de las categorías adultas (6 a 9) correspondientes a la fecundidad (lo que podría suceder, por ejemplo, al aumentar la frecuencia de depredación o de colecta de los frutos ó como consecuencia de que la probabilidad de germinación de las semillas variara en función de las condiciones climáticas), se observan cambios importantes en el valor de λ . Al aumentar la fecundidad hasta 10 veces, el valor de λ se incrementa de 0.979 hasta 1.002, mientras que al disminuir hasta 10 veces el valor de las entradas de fecundidad, el valor de λ llega hasta 0.974 (Tabla 3.10, Fig. 3.12).

Modificaciones En la Fecundidad	Categorías				Valor de λ
	6	7	8	9	
1/10	0.413	1.146	1.024	3.173	0.974
1/5	0.826	2.291	2.048	6.346	0.976
1/4	1.033	2.864	2.560	7.933	0.976
1/3	1.377	3.819	3.413	10.577	0.977
1/2	2.065	5.728	5.119	15.865	0.977
Originales	4.130	11.456	10.238	31.731	0.979
2	8.261	22.911	20.477	63.462	0.983
3	12.391	34.367	30.715	95.192	0.986
4	16.521	48.822	40.954	126.923	0.989
5	20.651	57.278	51.192	158.654	0.992
10	41.303	114.556	102.385	317.308	1.002

Tabla 3.10. Simulaciones correspondientes a modificaciones realizadas en las entradas de fecundidad.
En negritas se marcan los valores originales.

Además se calculó el valor de λ en función de los datos de fecundidad (producción de frutos y germinación de semillas) correspondientes al verano de 1998 (manteniendo el resto de las entradas de la matriz con los datos del año 1997-1998), encontrando un valor de λ de 0.986. Con estos datos también se realizaron simulaciones modificando el valor de las entradas hasta ± 10 veces (Tabla 3.11). Se encontró que al realizar un incremento en el valor de las entradas de fecundidad de hasta 10 veces, el valor de λ aumenta hasta 1.024 (Fig. 3.12), mientras que, al disminuir el valor de las entradas de fecundidad el valor de λ llega hasta 0.976 (Fig. 3.12).

Modificaciones En la Fecundidad	Categorías				Valor de λ
	6	7	8	9	
1/10	0.823	3.014	4.011	9.073	0.976
1/5	1.646	6.027	8.022	18.147	0.978
1/4	2.058	7.534	10.027	22.684	0.978
1/3	2.743	10.045	13.370	30.245	0.979
1/2	4.115	15.068	20.055	45.367	0.981
Originales	8.230	30.136	40.110	90.734	0.986
2	16.461	60.272	80.219	181.468	0.994
3	24.691	90.408	120.329	272.203	1.000
4	32.922	120.544	160.438	362.937	1.005
5	41.152	150.680	200.548	453.671	1.009
10	82.304	301.360	401.096	907.342	1.024

Tabla 3.11. Simulaciones correspondientes a modificaciones realizadas en las entradas de fecundidad, con los valores de fecundidad del verano de 1998. En negritas se marcan los valores originales.

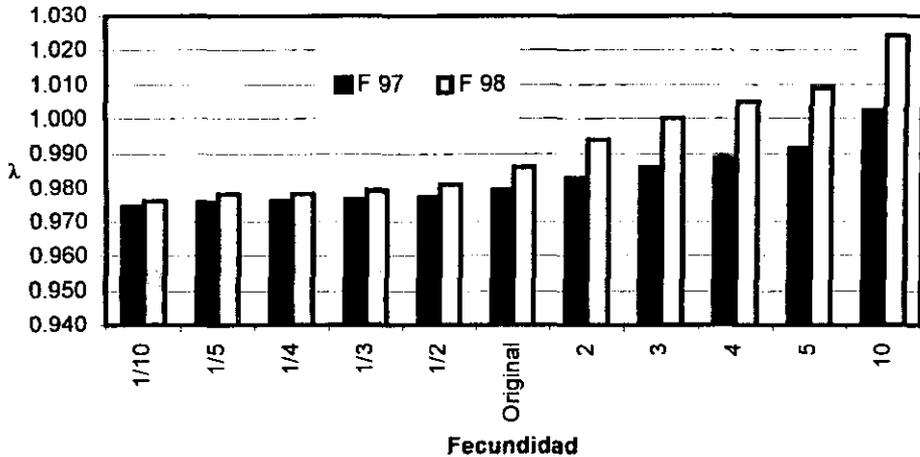


Figura 3.12. Variación en el valor de λ al realizar modificaciones en las entradas de fecundidad correspondientes a los años 1997 y 1998.

3.3.4 Transición 0 a 1 (establecimiento de plántulas).

El establecimiento de plántulas es una etapa crucial en el ciclo de vida de las plantas y en el caso particular de *Neobuxbaumia macrocephala*, al no haber la posibilidad de formación de ramets en forma natural, es la única etapa a partir de la cual se reclutan individuos jóvenes en la población. En virtud de lo anterior, se decidió modificar la probabilidad de la transición de la categoría 0 a la categoría 1, que corresponde a la probabilidad de establecimiento de plántulas, hasta ± 10 veces (Tabla 3.12). Este fenómeno podría ocurrir en años más o menos secos ó dependiendo de la probabilidad de acceder a los sitios donde las condiciones microambientales sean propicias para que las plántulas se establezcan. Así, cuando el valor de la transición 0 a 1 (establecimiento de plántulas) se modificó hasta disminuirlo 10 veces, el valor de λ fue de 0.976, mientras que al aumentar hasta 10 veces la probabilidad del establecimiento de plántulas, el valor de λ varió de 0.979 hasta 1.002 (Fig. 3.13).

Modificación en la transición 0 a 1	Transición 0 a 1 (establecimiento de plántulas)	Valor de λ
1/10	0.001	0.976
1/5	0.003	0.976
1/4	0.003	0.976
1/3	0.004	0.977
1/2	0.007	0.977
Originales	0.013	0.979
2	0.027	0.983
3	0.040	0.986
4	0.053	0.989
5	0.067	0.992
10	0.133	1.002

Tabla 3.12. Simulaciones correspondientes a modificaciones realizadas en la entrada de la transición 0 a 1 (establecimiento de plántulas). En negritas se marcan los valores originales.

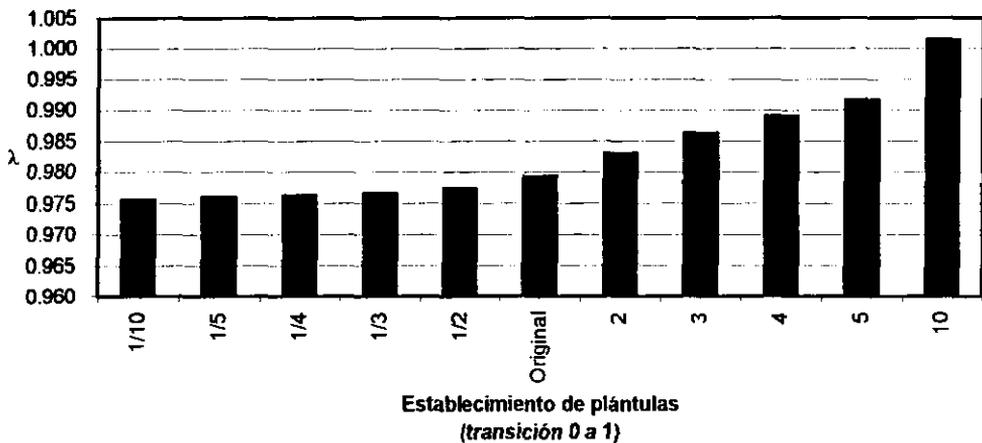


Figura 3.13. Variación en el valor de λ al realizar modificaciones en las entradas de la transición 0 a 1 (establecimiento de plántulas).

4. Discusión.

4.1 Demografía descriptiva.

La densidad de los individuos de *Neobuxbaumia macrocephala* en la zona de estudio (129 ind/ha) fue baja comparada con la reportada por Valiente-Banuet *et al.* (1997) (200 ind/ha) para la misma especie en una zona aledaña. En ambos casos la densidad es baja al compararla con la de otras cactáceas columnares de la región, que llegan a tener densidades de entre 1200 y 1800 ind/ha (Godínez-Álvarez comunicación personal; Valiente-Banuet *et al.* 1997; Valiente-Banuet *et al.* 1998). Aunque estas diferencias en la densidad pueden tener su origen en características propias de la especie, también podrían ser el resultado de diferentes eventos de perturbación, por ejemplo, la erosión, el ramoneo ó la extracción parcial o total de individuos de *N. macrocephala* por los campesinos de la región para proveer de forraje y agua al ganado caprino. Bazzaz (1983), Olmsted y Álvarez-Buylla (1995) y Martínez-Romero (1997) sugieren que la densidad de una población puede variar como consecuencia de los efectos de perturbaciones naturales o artificiales.

La distribución de los individuos fue agregada y dicha agregación ocurre en áreas de 32 m² (Fig. 3.1). Este hecho sugiere la existencia de condiciones ambientales favorables para el establecimiento (i.e. disponibilidad de agua en el suelo, variación en la geofoma, densidad de plantas nodrizas), distribuidas en el ambiente a manera de parches, en este caso en áreas de aproximadamente 32 m². En este sentido, Harper (1977), Hutchings (1986), Bengtsson (1993), Oosmeijer *et al.* (1996), Kenephart y Paladino (1997) y Alcántara-Ergurén y Valiente-Banuet (1998) mencionan que la distribución espacial de los individuos de una población está relacionada con la heterogeneidad ambiental (i.e. variación climática, relieve, condiciones especiales para el establecimiento de plántulas). En este caso, la distribución de las plantas nodrizas puede estar teniendo un efecto fundamental sobre el patrón espacial de distribución de *N. macrocephala*, como lo sugieren también los resultados de germinación y establecimiento en condiciones naturales.

En las estructuras poblacionales correspondientes a 1997 y 1998 puede observarse que la población estudiada de *N. macrocephala* está compuesta mayoritariamente (74% y 70% respectivamente) por individuos no reproductivos (plántulas y juveniles). Este resultado

concuerda con la estructura poblacional registrada para otras cactáceas columnares, como *N. tetetzo* por Godínez-Álvarez (comunicación personal) y para *Lophocereus schottii*, (Parker 1989). Pienso que este tipo de estructura poblacional puede estar relacionada principalmente con una alta longevidad de los individuos, con un período largo en el estado juvenil y una tasa de mortalidad alta en las etapas del ciclo de vida no reproductivas (plántulas y juveniles). Es importante notar que este tipo de estructura poblacional generalmente se asocia con poblaciones que están creciendo a una tasa relativamente acelerada; sin embargo en este caso se presentó en una población cercana al equilibrio numérico, con una tendencia más bien hacia un decremento ligero.

La germinación y el establecimiento de plántulas son los períodos más críticos del ciclo de vida en las cactáceas (Steenbergh y Lowe 1977; Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada 1978a; Innes 1990; Valiente-Banuet *et al.* 1991a y 1991b; León de la Luz y Valiente-Banuet 1994; Bowers 1997). En el caso de las semillas de *N. macrocephala*, el resultado de los experimentos de germinación en el laboratorio (Tabla 3.2) sugiere que la viabilidad de las semillas es alta. Sin embargo, el porcentaje de germinación en el campo para 1997 y 1998 (Tabla 3.2) fue bajo y no se encontraron diferencias significativas en la germinación entre sitios abiertos (fuera de matorrales de *Lippia graveolens*) y sitios cerrados (dentro de matorrales de *L. gricolle*). Aunque considero, que sobre todo en el primer caso (1997) la germinación pudo haberse subestimado debido a que su seguimiento fue mensual, pienso que en ambos casos el bajo porcentaje de germinación está reflejando las condiciones con las cuales se enfrentan las semillas de *N. macrocephala* para poder germinar, por ejemplo, la depredación por hormigas y los bajos niveles de agua en el suelo. Steenbergh y Lowe (1977), Jordan y Nobel (1981), Bowers (1997), Alcántara-Egurén y Valiente-Banuet (1997) y Godínez-Álvarez y Valiente-Banuet (1997a) han reportado que las principales causas por las cuales se encuentran bajos porcentajes de germinación de semillas de diferentes especies de cactáceas columnares (*Carnegiea gigantea*, *Ferocactus wislizeni*, *F. cylindraceus*, *Cephalocereus columna-trajani*, *Pachycereus fulviceps* y *N. tetetzo*, respectivamente) en el campo son la depredación de las semillas y la baja disponibilidad de agua.

La sobrevivencia de plántulas de *N. macrocephala* fue mayor en sitios protegidos (bajo matorrales de *Lippia graveolens*) que en sitios expuestos (fuera de matorrales de *L. graveolens*) (Fig. 3.3). Este resultado, junto con algunas observaciones que hice en el campo

(i.e. una gran cantidad de individuos juveniles estaban asociados a matorrales) sugieren que se forman microambientes favorables para el establecimiento de las plántulas de *N. macrocephala* bajo matorrales de *L. graveolens*, lo que me hace pensar que es posible que el fenómeno de nodricismo se presente en esta especie. Las plántulas de otras cactáceas columnares (*C. gigantea* y *N. tetetzo*) también se desarrollan preferentemente bajo la sombra de diferentes arbustos y árboles, donde aparentemente se forman microhábitats protegidos de la intensa radiación solar y de las intensas variaciones de temperatura durante el día y la noche, y consecuentemente con niveles hídricos mayores que fuera de la sombra de estos arbustos o árboles (McAuliffe (1984); Franco y Nobel (1989); Valiente-Banuet *et al.* (1991a) y (1991b) y Godínez-Álvarez y Valiente-Banuet (1997b))

4.2 Análisis matricial.

La mortalidad en los individuos de *N. macrocephala* (Fig. 3.4) está relacionada con el tamaño de los individuos; mientras mayor es el tamaño de los individuos menor es su probabilidad de morir. Este resultado refleja un patrón de sobrevivencia representado por una alta mortalidad de plántulas y una alta sobrevivencia de individuos adultos (reproductivos), lo que concuerda con los patrones de sobrevivencia reportados por Steenberg y Lowe (1979) y Godínez-Álvarez (comunicación personal) para otras especies de cactáceas columnares (*C. gigantea* y *N. tetetzo*, respectivamente).

Los individuos de *N. macrocephala* comienzan a reproducirse cuando miden aproximadamente tres metros de altura total (i.e. la suma de altura de todas sus ramas) y su probabilidad de reproducirse (Fig. 3.5) es mayor conforme aumenta la altura total de los individuos. Este patrón es semejante a los que han sido reportados para otras especies de cactáceas columnares como *C. gigantea* (Steenbergh y Lowe 1977), *Stenocereus thurberi* (Parker 1987), *Lophocereus schottii* (Parker 1989) y *N. tetetzo* (Godínez-Álvarez comunicación personal), y refleja que los organismos de mayor tamaño tienen una mayor cantidad de recursos y energía para asignar a la reproducción.

El valor de λ de la población estudiada fue de 0.979 ± 0.119 (Tabla 3.4), por lo que se puede concluir que la tasa de crecimiento poblacional obtenida no fue significativamente diferente de la unidad, es decir, que la población se encuentra cercana al equilibrio numérico.

Este resultado es semejante al encontrado para el cactus columnar *N. tetetzo* por Godínez-Álvarez (comunicación personal). La existencia de una tasa de crecimiento poblacional cercana al equilibrio es un fenómeno bastante común en demografía vegetal. De hecho, se han obtenido λ muy cercanas a la unidad en todo tipo de plantas, desde palmas hasta herbáceas, arbustos y árboles. Algunos ejemplos son las palmas *Astrocaryum mexicanum* (Piñero *et al.* 1984), *Iriartea deltoidea* (Pinard 1992) y *Thrinax radiata* y *Coccothrinax readii* (Olmsted y Álvarez-Buylla 1995); los árboles y arbustos *Nothofagus fusca* (Enright y Ogden 1979 en Piñero *et al.* 1984), *Araucaria hunsteinii* (Enright 1982), *A. cunninghamii* (Enright 1982), *Podococcus barteri* (Bullock 1980), *Pinus palustris* (Platt *et al.* 1988), *Quercus rugosa* (Bonfil 1998) y algunas herbáceas como *Sedum oxypetalum* (Martínez-Romero 1997). Estas plantas comparten con *N. macrocephala* algunas características biológicas, demográficas y de historia de vida como un crecimiento lento, una gran longevidad, estructuras poblacionales caracterizadas por un número mayor de individuos no reproductivos, una tasa de mortalidad y una probabilidad de reproducción asociada con el tamaño de los individuos y un bajo establecimiento de plántulas.

La estructura observada y la estructura estable de tamaños fueron significativamente diferentes (Fig. 3.6). Así, la población de *N. macrocephala* estudiada no ha alcanzado una estructura estable de tamaños ni una tasa constante de crecimiento poblacional. En los modelos matriciales de proyección poblacional el concepto de "equilibrio" está basado en el supuesto de que el ambiente y, por tanto, los parámetros demográficos, se mantienen constantes; sin embargo, la heterogeneidad ambiental existe en el tiempo y el espacio, por lo que la mayoría de las poblaciones en condiciones naturales no se encuentran en equilibrio, ni en términos numéricos ni en lo referente a su estructura poblacional (Caswell 1989).

El valor reproductivo por categoría de tamaño obtenido a partir del análisis matricial de la población de *N. macrocephala* (Fig. 3.7), presenta dos tendencias: en el caso de los individuos no reproductivos (plántulas y juveniles) el valor reproductivo aumenta conforme se incrementa el tamaño de los individuos, lo que coincide con otros trabajos de demografía vegetal en los que se reporta este tipo de relación entre el tamaño y el valor reproductivo (Bierzichudek 1982; Larson 1992; Horvitz y Schemske 1995; Valverde 1995; Martínez-Romero 1997); en cambio, en los individuos adultos (reproductivos), el valor reproductivo disminuye conforme aumenta el tamaño de los individuos. Este patrón puede deberse al

hecho de que, aunque los individuos de mayor tamaño presentan una mayor fecundidad, también presentan una menor expectativa de vida al irse acercando al final de ésta, y esto se ve reflejado en la disminución del valor reproductivo, que es una variable compuesta por la reproducción actual y la reproducción residual (reproducción y sobrevivencia futuras).

En la matriz de sensibilidad (Tabla 3.5), la presencia de sensibilidades muy altas en la primera columna de la izquierda sugiere que existe una presión de selección fuerte sobre la tasa de desarrollo y crecimiento individual en esta especie, ya que las transiciones hipotéticas de plántulas a organismos desarrollados tendrían un impacto muy fuerte sobre λ . Los valores más pequeños de sensibilidad correspondientes a transiciones observadas se presentaron en las entradas correspondientes a la fecundidad, mientras que los valores más altos correspondieron a las entradas de retrogresión y permanencia de la categoría 9 (la última categoría de adultos) y a la transición 0 a 1, es decir, el establecimiento y crecimiento de las plántulas. Las sensibilidades más altas en muchas otras especies de plantas se relacionan con el establecimiento de plántulas y las más bajas con la fecundidad (Bierzychudek 1982; Piñero *et al.* 1984; Hernández 1992; Larson 1992; Valverde 1995).

En la matriz de elasticidades (Tabla 3.6) se observa que los valores más altos se ubican en la región de la permanencia de los individuos en su misma categoría, mientras que los más bajos se ubican en la región de fecundidad. En consecuencia, al analizar de manera global la contribución de los diferentes parámetros del ciclo de vida a λ (Fig. 3.8), la permanencia contribuye con aproximadamente el 80% de la elasticidad total, mientras que la fecundidad contribuye con apenas el 0.5%. Este resultado es similar al reportado para otros cactus columnares, como *C. gigantea* (Steenbergh y Lowe 1977, 1983) y *N. tetetzo* (Godínez-Álvarez comunicación personal), y parece estar relacionado con las bajas tasas de crecimiento de los individuos que viven en ambientes con baja disponibilidad de recursos. Silvertown *et al.* 1993 encontraron que este patrón de elasticidad es común en especies arbóreas o en herbáceas y arbustivas de ambientes de sotobosque. Por ende, parece que para las especies de larga vida es más importante sobrevivir y crecer que reproducirse.

4.3 Simulaciones del comportamiento de la población: consecuencias para la conservación.

La simulación teórica del efecto de diferentes regímenes de manejo en una población dirigida al manejo sustentable o a la conservación es un área de la demografía que apenas comienza a explorarse (Menges 1990). No obstante, con base en los resultados de algunos estudios de este tipo realizados a la fecha, se han podido sugerir planes de manejo y conservación para diferentes especies vegetales *Pedicularis furbishiae* (Menges 1990), *Pseudophoenyx sargentii* (Durán y Franco 1995), *Fumana procumbens* (Bengtsson 1993), *Lathyrus vernus* (Oosmeijer 1996), *Gentiana pneumonanthe* (Ehrlén 1995), *Silene douglasii* var. *oraria* (Kephart y Paladino 1997) y *Thrinax radiata* y *Coccolobos radialis* (Olmsted y Álvarez-Buylla 1995).

En el caso particular de *N. macrocephala*, los resultados obtenidos a partir de la simulación teórica de diferentes regímenes de manejo (sección 3.3) refuerzan el hecho de que la permanencia de los individuos adultos es un parámetro muy importante para la sobrevivencia de la población, puesto que el aumento en la mortalidad de individuos adultos (Fig. 3.9) conlleva una disminución considerable del valor de λ . Además, refuerzan también las observaciones hechas en relación a que las fases más críticas del ciclo de vida en las cactáceas columnares son la germinación y el establecimiento de plántulas (Steenbergh y Lowe 1969), puesto que al aumentar la fecundidad (Fig. 3.12) y el crecimiento de plántulas (Fig. 3.13), se genera un aumento considerable en la tasa de crecimiento poblacional. Sin embargo, este aumento no genera valores de λ que sean significativamente diferentes de la unidad.

Aquí es necesario mencionar que la sola interpretación de las elasticidades puede ser limitada para visualizar en realidad el efecto que diferentes regímenes de manejo pueden tener sobre la población (de Kroon *et al.* en prensa), pues se refiere a una medida de los cambios que habría en λ al modificar las diferentes entradas de la matriz en la misma proporción. Sin embargo, es de esperarse que los cambios en las a_{ij} no ocurran en la misma proporción cuando se trata, por ejemplo, de entradas de sobrevivencia y crecimiento (que representan probabilidades) que cuando se trata de las entradas de fecundidad. Por ejemplo, sería posible suponer que en años buenos la fecundidad (que es un medida compuesta de la

producción de semillas y emergencia de plántulas) podría aumentar hasta 5 o 10 veces con respecto a lo que ocurre en años malos; sin embargo, la sobrevivencia de adultos, que ya en sí misma es bastante cercana a la unidad, nunca podría aumentar en la misma proporción. Además, hay entradas de la matriz que aunque tuvieran una elasticidad alta, serían muy difíciles de manipular, como es el caso del crecimiento de los individuos. Así, es mucho más ilustrativo simular cambios particulares, con posibilidades reales en la matriz, y medir su efecto sobre λ .

Una cuestión que salta a la vista en las simulaciones que se hicieron, es que en muy pocas ocasiones se logró llegar a un valor de λ por encima de la unidad. Esto refleja que la historia de vida de la especie en sí misma presenta características que limitan fuertemente su crecimiento poblacional. Por lo tanto, la información obtenida a partir del análisis detallado de los resultados obtenidos del análisis matricial de la población estudiada de *N. macrocephala*, permiten sugerir que se le asigne a esta especie un status de especie rara y se le incluya en la norma oficial mexicana de especies en riesgo, ya que presenta características tales como: un número reducido de individuos en un área limitada de distribución, poblaciones con baja densidad y limitaciones serias para el crecimiento poblacional.

5. Conclusiones.

- 1) El patrón de distribución espacial en la población estudiada de *Neobuxbaumia macrocephala* fue agregado en áreas de 32m².
- 2) La estructura poblacional de *N. macrocephala* esta representada mayormente por plántulas y juveniles ($\pm 70\%$).
- 3) La mortalidad esta asociada con el tamaño de los individuos, de manera que la probabilidad de muerte es menor conforme aumenta el tamaño de los individuos.
- 4) La probabilidad de reproducirse en los individuos de *N. macrocephala* es mayor conforme aumenta el tamaño de los individuos.
- 5) La tasa de crecimiento poblacional (λ) no es significativamente diferente de la unidad (0.979 ± 0.119), por lo que la población se encuentra cercana al equilibrio numérico.
- 6) La elasticidad es mayor para la permanencia de los individuos en su misma categoría ($\pm 80\%$), seguida del crecimiento ($\pm 10\%$), la retrogresión ($\pm 5\%$) y la fecundidad ($\pm 0.5\%$).
- 7) La tasa de crecimiento poblacional difícilmente es mayor a la unidad, es decir que la población estudiada tiene serias limitaciones para crecer.
- 8) *N. macrocephala* presenta características que la hacen candidata a formar parte de la lista de especies raras y de la norma oficial mexicana de especies en riesgo.

Bibliografía

- Alcántara-Egurén, A. y Valiente-Banuet, A. (1997) *Factores determinantes en la distribución diferencial entre cactáceas columnares en la cuenca de Zapotitlán Salinas, Valle de Tehuacán, Puebla México*. I Congreso Nacional sobre Cactáceas. Programa y resúmenes, (pág. 22).
- Alcántara-Egurén, A. y Valiente-Banuet, A. (1998) *Disponibilidad de agua y granivoría asociada con la distribución diferencial de cactáceas columnares gigantes en el Valle de Tehuacán*. Taller Internacional sobre la Evolución, Ecología y Conservación de Cactáceas Columnares y sus Mutualistas. Programa y resúmenes, (pág. 20).
- Álvarez-Buylla, E.R. (1994) Density dependence and patch dynamics in tropical rain forest: matrix models and applications to a tree species. *American Naturalist*. 143: 155-191.
- Álvarez-Buylla, E. & Slatkin, M. (1994) Finding confidence limits on population growth rates: three real examples revised. *Ecology* 75: 852-863.
- Álvarez-Buylla, E., García-Barrios, C., Lara-Moreno, C. y Martínez-Ramos, M. (1996) Demographic and genetic models in conservation biology: Applications and Perspectives for Tropical Rain Forest Tree Species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 387-421.
- Anderson, E.F. Arias Montes, S. & Taylor, N.P. (1994) *Threatened cacti of Mexico*. Royal Botanical Gardens. Kew, U.K.
- Arias-Montes, S. (1993) "Cactáceas: Conservación y Diversidad en México". En: Gío-Argáez, R. y López-Ochotorena, E. (eds), *Diversidad Biológica en México*. Vol. Esp. Rev. Soc. Mex. Hist. Nat. 44: 109-115.
- Arias-Montes, S., Gama-López, S. y Guzmán-Cruz, L.U. (1997) *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*. Fascículo 14. *Cactaceae* A.L. Juss. Instituto de Biología. U.N.A.M.
- Arias-Montes, S. (1997) *Distribución general*. En: *Suculentas mexicanas: Cactáceas*. CVS, SEMARNAP, CONABIO, UNAM. México.
- Bazzaz, F.A. (1983) Characteristics of populations in relation to disturbance in natural and man-modified ecosystems. In: Moloney, H.A. y Godron, P.M. (eds), *Disturbance and Ecosystems*. Springer-Verlag, Berlin-New York.
- Begon, M. & Mortimer, M. (1986) *Population Ecology: a unified study of animals and plants*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Begon M., Mortimer, M. & Thompson, D.J. (1996) *Population Ecology: A Unified Study of Animals and Plants*. Blackwell Science, Great Britain.
- Bergtsson, K. (1993) *Fumana procumbens* on Öland-population dynamics of a disjunct species at the northern limit of its range. *Journal of Ecology* 81: 745-758. .

- Bidwell, R.G.S. (1983) *Fisiología Vegetal*. AGT Editor, S.A. México-Argentina.
- Bierzychudek, P. (1982) The demography of jack-in-the-pulpit, a forest perennial that changes sex. *Ecological Monographs* 52(4): 335-351.
- Bowers, J.E. (1997) Demographic patterns of *Ferocactus cylindraceus* in relation to substrate age and grazing history. *Plant Ecology* 133: 37-48.
- Boyce, M. (1992) Population viability analysis. *Annual Review of Ecology and Systematics* 23:481-506.
- Bravo-Hollis, H. y Sánchez-Mejorada, H. (1978, 1991) *Las Cactáceas de México*. Vols. I, II y III. UNAM, México.
- Bravo-Hollis, H. y Scheinvar, L. (1995) *El interesante mundo de las Cactáceas*. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología & Fondo de Cultura Económico, México.
- Bullock, S.H. (1980) Demography of an under-growth palm in littoral Cameroon. *Biotropica* 12: 247-255.
- Bullock, J.M., Clear Hill, B. & Silvertown, J. (1994) Demography of *Cirsium vulgare* in a grazing experiment. *Journal of Ecology* 82: 101-111.
- Caswell, H. (1989) *Matrix Populations Models*. Sinauer Associates, Inc. Publishers Sunderland, Massachusetts.
- Charron, D. & Gagnon, D. (1991) The demography of northern populations of *Panax quinquelifolium* (American ginseng). *Journal of Ecology* 79: 431-445.
- Dávila-Aranda, P., Medina-Lemos, R., Ramírez-Roa, A., Salinas-Tovar, A. y Tenorio-Lezama, P. (1995) Análisis de la flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán endemismo y diversidad. En: Linares, P., Dávila-Aranda, P., Chiang, F., Bye, R. y Elias, T. (eds) *Conservación de plantas en peligro de extinción: Diferentes enfoques*. Instituto de Biología, U.N.A.M., México. pp 33-41.
- de Kroon, H., Plaisier, A. & van Groenendael, J. (1986) Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology* 67: 1427-1431.
- Dennis, T.D. & Turpin, D. (1990) *Plant physiology: biochemistry and molecular biology*. Longman Scientific & Technical. Singapur.
- Devlin, T.D. (1970) *Fisiología Vegetal*. Omega. Barcelona.
- Ehrlén, J. (1995) Demography of the perennial herb *Lathyrus vernus*: II Herbivory and population dynamics. *Journal of Ecology* 83: 297-308.
- Durán, R. y Franco, M. (1995) La contribución de la Ecología de Poblaciones: El caso de *Pseudophoenix Wendel. ex Sarg.* en la Península de Yucatán. En: Linares, P., Dávila-

- Aranda, P., Chiang, F., Bye, R. y Elias, T. (eds) *Conservación de plantas en peligro de extinción: Diferentes enfoques*. Instituto de Biología, U.N.A.M., México. pp 77-86.
- Enright, N. & Ogden, J. (1979) Applications of transition matrix models in forest dynamics: *Araucaria* in Papua New Guinea and *Nothofagus* in New Zeland. *Australian Journal of Ecology* 4: 3-23.
- Enright, N.J. (1982) The ecology of *Araucaria* species in New Guinea. III. Population dynamics of sample stands. *Australian Journal of Ecology* 7: 227-237.
- Franco, A.C. y Nobel, P.S. (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 número especial* 4: 4-9.
- García, E. (1973) *Modificaciones al sistema de Clasificación climática de Köppen*. Instituto de Geografía, U.N.A.M., México.
- García, M.B. (1997) *Borderea chouardii*, la primera planta española que cuenta con un plan de recuperación. <http://www.quercus.es/Red Quercus/Articulos/borderea.htm>.
- Greig-Smith, P. (1952) The use of random and contiguous quadrats in the study of the structure of plant communities. *Ann. Bot. N.S.* 16: 293-316.
- Godínez-Álvarez, H. y Valiente-Banuet, A. (1997a) *Dispersión biótica de semillas de Neobuxbaumia tetetzo en el Valle de Tehuacán, Puebla*. I Congreso Nacional sobre Cactáceas. Programa y resúmenes (pág. 38).
- Godínez-Álvarez, H. y Valiente-Banuet, A. (1997b) *Demografía comparativa de la cactácea columnar Neobuxbaumia tetetzo en el Valle de Tehuacán, Puebla*. I Congreso Nacional sobre Cactáceas. Programa y resúmenes (pág. 37).
- Godínez-Álvarez, H. y Valiente-Banuet, A. (1998) *Efectividad de la dispersión de semillas de Neobuxbaumia tetetzo por distintas especies de vertebrados en el Valle de Tehuacán, Puebla*. Taller Internacional sobre la Evolución, Ecología y Conservación de Cactáceas Columnares y sus Mutualistas. Programa y resúmenes (pág. 23).
- Gotelli, N.J. (1995) *A Primer of Ecology*. Sinauer Associates, Inc., U.S.A.
- Harper, L.J. (1980) Plant demography and ecological theory. *Oikos* 35(2): 244-253.
- Harper, L.J. (1977) *The population biology of plants*. Academic Press. London, U. K.
- Hernández H.M. y Godínez, H. (1994) Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. *Acta Botánica Mexicana* 26: 33-52.
- Hernández-Apolinar, M. (1992) *Dinámica poblacional de Laelia speciosa (HBK) SCHLTR (Orquidaceae)*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. U.N.A.M.

- Hill, M.O. (1973) The intensity of spatial pattern in plant communities. *Journal of Ecology* 61: 225-235.
- Horvitz, C.C. & Schemske, D.W. (1995) Spatiotemporal variation in demographic transitions of a tropical understory herb: projection matrix analysis. *Ecological Monographs* 65(2): 155-192.
- Hunter, M.L. (1996) *Fundamentals of Conservation Biology*. Blackwell Science, U.K.
- Hutchings, M.J. & Bradbury, K.I. (1985) Ecological perspectives on clonal herbs. *Bioscience* 36: 178-182.
- Hutchings, M.J. (1986) "The structure of plant populations", en Crawley, M.J. (ed), *Plant Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Hutchings, M.J. (1987) The population biology of the early spider orchid, *Ophrys sphegodes* Mill. 1. A demographic study from 1975-1984. *Journal of Ecology* 75: 711-727.
- Hutchinson, G.E. (1978) *Introducción a la Ecología de Poblaciones*. Editorial Blume. (Trad. De Joandomènec Ros).
- Innes, C. (1990) *Cacti*. Williams Collins Sons & Co. Ltd. Portugal.
- Jordan, W.P. & Nobel, P. (1981) Seedling establishment of *Ferocactus acanthodes* in relation to drought. *Ecology* 62: 901-906.
- Kephart, S.R. & Paladino, C. (1997) Demography change and microhabitat variability in a grassland endemic, *Silene douglasii* var. *oraria* (Cariophyllaceae). *American Journal of Botany* 84(2): 179-189.
- Krebs, J.C. (1989) *Ecological methodology*. Harper y Row Publishers. Nueva York.
- Krebs, J.C. (1994) *Ecology*. Addison-Wesley Educational Publishers, Inc. U.S.A.
- Larson, J. (1992) Estudio Demográfico de *Echeveria gibbiflora* DC. (Crasulaceae) en el Pedregal de San Ángel. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM.
- Law, R. (1983) A Model for the dynamics of plant population containing individuals classified by age and size. *Ecology* 64(2): 224-230.
- León de la Luz, J.L. y Valiente-Banuet, A. (1994) Las Cactáceas: un recurso natural diverso y predominantemente mexicano. *Ciencia y Desarrollo* 20(117): 58-65.
- MacAuliffe, J. (1984) Prey refugia and the distributions of two Sonoran desert cacti. *Oecologia* 65: 82-85.
- Mace, G. & Stuard, S. (1994) Draft IUCN red list categories, Versión 2.2. *Species* 21-22: 13-24.

- Martínez-Romero, E. (1997) *Estudio demográfico de Sedum oxypetalum (Crassulaceae) en Lomas del Seminario, Ajusco Medio, D.F.* Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. U.N.A.M.
- Méndez, M. & Durán, R. (1997) *Estudio Poblacional de Pterocereus gaumeri (Britton y Rose) MacDougall y Miranda, especie endémica y amenazada de la Península de Yucatán.* I Congreso Nacional sobre Cactáceas. Programa y resúmenes (pág. 44).
- Menges, E.S. (1986) Predicting the Future of Rare Plant Populations: Demographic Monitoring and Modelling. *Natural Areas Journal* 6(3): 13-25.
- Menges, E.S. (1990) Population Viability Analysis for an Endangered Plant. *Conservation Biology* 4(1): 52-62.
- Menges, E.S. (1992) Stochastic modeling of extinction in plant population theory to plants, en Jain J.K. (eds), *Conservation Biology: The Theory and Management*. Chapman and Hall. New York
- Moloney, K.A. (1986) A Generalized Algorithm for Determining Category Size. *Oecologia* 69:176-180.
- Moloney, K.A. (1988) Fine-scale spatial and temporal variation in the demography of a perennial buchgrass. *Ecology* 69: 1588-1598.
- Núñez, H., Banard, G. & Vázquez, E. (1991) Spatial relationships between cacti and nurse shrubs in a semi-arid environment in central México. *Journal of Vegetation Science*. 2: 15-20
- Odum, E.P. (1985) *Fundamentos de Ecología*. Interamericana. México.
- Olmsted, I. & Álvarez-Buylla, E.R. (1995) Sustainable harvesting of tropical trees: Demography and Matrix model of two palm spp in México. *Ecological Applications* 5(2): 484-500.
- Oostermeijer, J.G.B., Brugman, M.L., de Boer, E. & den Nijs, H.C.M. (1996) Temporal and spatial variation in the demography of *Gentiana pneumonanthe*, a rare perennial herb. *Journal of Ecology* 84: 153-166.
- Parker, K.C. (1987) Site-related demographic patterns of organ pipe cactus populations in southern Arizona. *Bulletin of the Botanical Club* 114(2): 149-155.
- 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: 392-401.
- Parker, K.C. y Hanrick, J.L. (1992) Genetic diversity and clonal structure in a columnar cactus *Lophocereus schottii*. *American Journal of Botany* 79(1): 86-96.

- Pinard, M. (1992) Impacts of Stem Harvesting on Populations on *Iriartea deltoidea* (Palmae) in an Extractive Reserve in Acre, Brazil. *Biotropica* 25: 2-14.
- Piñero, D.; Martínez-Ramos M. y Sarukán, J. (1984) A population model of *Astrocaryum mexicanum* and a sensitivity analysis of its finite rate of increase. *Journal of Ecology* 72: 977-991.
- Platt, W.J., Evans, G.W. & Rathburn, S.L. (1988) The populations dynamics of a long-lived conifer (*Pinus palustris*). *American Naturalist* 131: 491-525.
- Primack, R.B. (1993) *Essentials of Conservation Biology*. Sinauer Associates, Inc. Massachusetts, U.S.A.
- Pyke, D.A. & Thompson, J.N. (1986) Statistical analysis of survival and removal rate experiments. *Ecology* 67(1): 240-245.
- Rzedowski, J. (1978) *Vegetación de México*. Limusa, México.
- Sánchez-Mejorada, H. (1982) Mexico's problems and programmes monitoring trade uncommon and endangered Cacti. *Cact. Succ. J. Gr. Brit.* 44: 36-38.
- Shaffer, V.B. (1991) *The Shaping of Environmentalism in America*. University of Washington Press. Seattle.
- Silva-Pereyra, C., y Valiente-Banuet, A. (1997) *Demografía Comparativa de Pachycereus pringlei a lo largo de una cronosecuencia edáfica en el desierto Sonorense de Baja California Sur, México*. I Congreso Nacional sobre Cactáceas. Programa y resúmenes, (pág. 55).
- Silva-Pereyra, C., y Valiente-Banuet, A. (1998) *Evolución del paisaje y declinamiento de largo plazo de una población de Pachycereus pringlei en el desierto Sonorense de Baja California Sur, México*. Taller Internacional sobre la Evolución, Ecología y Conservación de Cactáceas Columnares y sus Mutualistas. Programa y resúmenes (pág. 28).
- Silvertown, J., Franco, M., Pisanty, I. & Mendoza, A. (1993) Comparative plant demography: relative importance of life-cycles components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology* 81: 465-476.
- Silvertown, J.W. & Lovett-Doust, J. (1993) *Introduction to Plant Population Biology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Soulé, M.E. (ed) (1986) *Conservation Biology: the Science of Scarcity and Diversity*. Sinauer, Sunderland, M.A.
- Steenbergh, W.F. & Lowe, C.H. (1969) Critical factors during the first years of life of the saguaro (*Cereus giganteus*) at Saguaro National Monument, Arizona. *Ecology* 50: 825-834.

- Steenbergh, W.H. & Lowe, C.H. (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.F. & Lowe, C.H. (1983) Ecology of the Saguaro: Growth and demography. *National Park Service Scientific Monograph Series 8*, 17. U.S. Government Printing Office, Washington, D.C.
- Valiente-Banuet, A., Vite, G. & Zavala-Hurtado, A. (1991a) Interaction between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse shrub *Mimosa luisana*. *Journal of Vegetation Science* 2: 12-14.
- Valiente-Banuet, A., Briones, O., Bolongaro-Crevenna, A., Ezcurra, E. & Rosas, M. (1991b) Spatial relationships between cacti and nurse shrubs in a semi-arid environment in central México. *Journal of Vegetation Science* 2: 15-20
- Valiente-Banuet, A., Rojas-Martínez, A., Arizmendi, M.C. & Dávila, P. (1997) Pollination biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalaensis* y *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, Central México. *American Journal of Botany*. 84(4): 452-455.
- Valiente-Banuet, A. & Ezcurra, E. (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.
- Valverde-Valdés, T. (1995) *Metapopulation dynamics of Primula vulgaris*. Tesis de Doctorado, Biología. The Open University, Milton Keynes, U.K.
- van Groenendael, J.M., de Kroon, H., Kalisz, S & Tuljapurkar, S. (1994) Loop Analysis: Evaluating life history pathways in population projection matrices.???????
- van Groenendael, J.M. & P. Slim. (1988) The contrasting dynamics of two populations of *Plantago lanceolata* classified by age and size. *Journal of Ecology* 76: 585-599.
- Vandermeer, J. (1978) Choosing category size in a stage matrix. *Oecología* 32: 79-84.
- Vite-González, F. Macías-Martínez, A. y Zavala-Hurtado, J.A. (1997) *Estudio poblacional de Mitrocereus fulcipes Weber (Cactaceae)*. I Congreso Nacional sobre Cactáceas. Programa y resúmenes (pág. 60).
- Wells, T.C.E. (1981) "Population ecology of terrestrial orchids", en Hugh Synge (ed), *The Biological Aspects of Rare Plant Conservation*. John Wiley y Sons Ltd. U.S.A.
- Werner, P. & Caswell, H. (1977) Population growth rates and age versus stage-distribution models for teasel (*Dipsacus sylvestris* Huds.). *Ecology* 58: 1103-1111.

Wilson, E.O. (1992) *The Diversity of Life*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, MA.

Zar, J.H. (1996) *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, Inc. Englewood Cliffs, Nueva Jersey.

Zavala-Hurtado, J.A. (1982) Estudios ecológicos en el Valle de Zapotitlán, Puebla. I. Clasificación numérica de la vegetación basada en atributos binarios de presencia de las especies. *Biotica* 7: 99-120.

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