



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO**

---

---

**FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA**

**DEMOGRAFÍA DE *Lophophora diffusa* EN EL MUNICIPIO  
DE PEÑAMILLER EN LA RESERVA DE LA BIOSFERA DE  
LA SIERRA GORDA EN QUERÉTARO.**

**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:**

**Biólogo**

**P R E S E N T A :**

**Jorge Isaac Chiu-Valderrama**

**DIRECTOR DE TESIS:**

**Dr. Hibraim Adán Pérez-Mendoza**

**Av. De los Barrios No. 1, Colonia Los Reyes  
Iztacala, Tlalnepantla de Baz, Estado de México.  
C.P: 54090**

**nopalesrojos@gmail.com,  
hibraimperez@ciencias.unam.mx**

**2017**



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.

## Contenido

Agradecimientos .....	2
Resumen .....	3
Introducción .....	4
Demografía de Cactáceas y <i>Lophophora diffusa</i> .....	7
Fundamentos de IPM y su uso en plantas .....	9
Hipótesis .....	12
Objetivo general.....	12
Objetivos particulares .....	12
Métodos.....	13
Área de Estudio.....	13
Especie de Estudio.....	14
Métodos .....	16
Métodos analíticos .....	17
Discusión .....	31
Conclusiones .....	35
Literatura citada .....	36
Apéndices.....	40

## **Agradecimientos**

Siendo esta posiblemente la única sección de la tesis que sea leída por las generaciones venideras, sería bastante apropiado dejar algún mensaje para sobresalir de lo común, mas no se trata de mí sino de las personas que me han acompañado, guiado y apoyando en esta vida y que se merecen este espacio tan importante.

A mi madre a la que habría de dedicarle el infinito y un poco más por todos los sacrificios y penas que tuvo que endurecer para poder ver a su primer milagrito con título en mano.

A mi padre, que aunque ocasionalmente olvida que estoy haciendo siempre ha hecho lo mejor para brindarme su amor y apoyo.

A mis hermanos que están ahí.

Al Doctor Hibraim al que espero ver pronto en la cima del éxito, no solo por la increíble experiencia que fue trabajar con él esta tesis sino también por su calidad como docente e investigador.

A mis amigos de la carrera Sara, Brenda, Octavio, Robert y Dianita cuya amistad y paciencia fue esencial para salir con vida y sanidad de la carrera. Y a mi buen amigo Bruno que aún con su fanatismo religioso con las películas de superhéroes le agradezco le quiero como un hermano.

También le doy las gracias a mi comité por haber revisado este trabajo así como los estudiantes del Doctor Hibraim por coleccionar los datos utilizados para mis análisis.

Y a ti lector te agradecería que leyeras más allá de esta sección.

## Resumen

*Lophophora diffusa* es una especie endémica de Querétaro en peligro de extinción a causa de la extracción desmedida por las características medicinales y recreativas que se le atribuyen. Los estudios sobre su demografía son pocos y lo que se conoce de su estructura y dinámica ha sido en base a MPM, las cuales resultan inadecuadas para describir su ciclo de vida. Con las matrices de proyección integral, IPM por sus siglas en inglés, se elimina la necesidad de dividir en categorías amplias distintas tallas y por ende se esperarían resultados más precisos. Los datos se obtuvieron en el municipio de Peñamiller, Querétaro dentro de una parcela de 25x40 metros donde se registró el número de individuos, sus diámetros y estructuras reproductivas en el mes de marzo, previo a la época de lluvias, en los años 2012 y 2013. El IPM se implementó en el lenguaje de programación R. Se llevaron a cabo simulaciones que consideraban a la población sin tomar en cuenta la propagación clonal y otra considerando sólo clones; con el fin de comprender la importancia de este fenómeno sobre la dinámica poblacional de la especie. También se realizaron análisis de perturbación prospectiva de sensibilidad y elasticidad para conocer la importancia relativa de los distintos procesos demográficos (crecimiento, permanencia y fecundidad) sobre la dinámica poblacional. Los resultados mostraron un crecimiento constante a través de todas las tallas ( $p < 0.05$ ) y supervivencia poco variable entre tallas ( $p > 0.05$ ) y una fecundidad extremadamente baja en todos los casos, mientras que la tasa de crecimiento intrínseco,  $\lambda$ , siempre fue menor a 1 siendo más cercano a la unidad cuando se eliminaban los clones de la población. En cuanto a los análisis de perturbación prospectiva se vio en las elasticidades, para todos los casos, que en las tallas de 2 a 4 cm de diámetro promedio estaban los individuos con más influencia sobre el valor de  $\lambda$ , asimismo se obtuvo que la permanencia tiene un papel preponderante para determinar  $\lambda$  y que la fecundidad tiene muy poco efecto sobre la misma, por otra parte las sensibilidades revelaron que un crecimiento de los 3 cm hasta los 6 cm de diámetro promedio tendría un efecto notable en  $\lambda$ . Al analizar la importancia relativa de los organismos de diferentes tallas, se encontró que después de los 6 cm de diámetro promedio la importancia de dichos individuos para determinar  $\lambda$  disminuye. Por lo que los esfuerzos de conservación deberían dar prioridad a los individuos que más influencia tengan sobre la tasa finita de crecimiento.

**Palabras clave:** IPM, *Lophophora diffusa*, falso peyote, cactus globoso, dinámica poblacional

## Introducción

El número de individuos de una población estará determinado por aquellos que mueran, nazcan, emigren o inmigren lo cual a su vez se verá afectado por la cantidad y su adecuación así como su éxito reproductivo y de supervivencia, además de la interacción que tengan con el ambiente (Begon et al., 2006). Para el estudio de todos los elementos que afectan a una población es necesario conocerla en su totalidad, sin embargo esto resulta imposible la mayoría del tiempo por lo que es más conveniente tomar un grupo de individuos de una misma cohorte como referencia, lo cual permite modelar a la población y conocer todo aquello que le afecta (Margalef, 1977). De este modo, al entender cómo y qué provoca el declive o crecimiento de una población, es posible hacer proyecciones a futuro sobre la población con el supuesto de que las condiciones al momento de estudiarlas se mantengan constantes.

El estudio de poblaciones ha ido cambiando a través del tiempo, respondiendo al desarrollo de nuevos métodos que permiten el análisis de la dinámica poblacional de manera más detallada. La primera herramienta que se utilizó para sistematizar el estudio de poblaciones fue la tabla de vida, que implicaba el seguimiento de una cohorte y la suposición de que la estructura poblacional observada es un reflejo fiel de las tasas de mortalidad en una población a lo largo de la misma, no obstante, su uso está limitado a especies de vida corta ya que muchas de las suposiciones necesarias para su construcción no se pueden emplear para especies con ciclos de vida largos (Hett y Loucks, 1971; Leverich y Levin, 1979). En cambio, para el análisis de especies de vida larga una de las herramientas más utilizadas han sido los modelos de población matricial poblacional, MPM, las cuales requieren que se distingan estadios con tasas de fecundidad, crecimiento y supervivencia particulares y que describan el ciclo de vida de un organismo adecuadamente. Estas tasas son ordenadas mediante un arreglo matricial que al ser multiplicadas por algún vector inicial diferente de cero, hacen posible la estimación de la estructura poblacional estable (eigenvector derecho " $w$ "), el valor reproductivo (eigenvector izquierdo " $v$ ") y el eigenvalor dominante (aquel con mayor valor absoluto) correspondiente, el cual representa la tasa intrínseca de crecimiento poblacional estacionaria o  $\lambda$  (Caswell, 2001; Begon et al., 2006).

Los MPM están limitados por su naturaleza discreta, y por ende se necesita reconocer diferentes estadios, lo cual es problemático cuando se quiere estudiar especies cuya categorización es complicada como ocurre con aquellas de crecimiento lento o con estadios difíciles de distinguir (Caswell, 2001; Merow et al., 2014). Por ello algunas propuestas recientes como la de los modelos de proyección integral, IPM (por sus siglas en inglés), han resultado más útiles para describir estas poblaciones ya que para su construcción sólo se necesita considerar una variable continua que describa las tasas vitales a través del ciclo de vida del organismo (Rees et al., 2014; Zuidema et al., 2010). Además, estos modelos cuentan con la ventaja de poder utilizar los análisis de perturbación prospectiva de sensibilidad y elasticidad usados para los MPM que permiten identificar la importancia de distintos procesos demográficos para determinar la tasa finita de crecimiento poblacional (Caswell, 2001; Godínez-Alvarez et al., 2004).

Algunas especies de plantas en climas áridos, como las cactáceas, poseen características que hacen del uso de IPM más conveniente que los MPM como lo son: ciclos de vida largos que se pueden extender a centenares de años, tasas de crecimiento lento, biomasa que puede variar entre años con mucha o poca lluvia y que dificulta determinar estadios de manera puntual y procesos de serotinia (Valiente-Baunet, Godínez-Alvarez, 2002).

Adicionalmente la literatura sobre la ecología de cactáceas es relativamente escasa (Godínez-Alvarez, et al. 2003) y los trabajos demográficos que se han realizado han hecho uso principalmente de MPM (Contreras y Valverde, 2002; Valverde, et al. 2004; Díaz, 2013) mientras que en la literatura que se revisó para este estudio solo se encontró un trabajo que utilizó IPM (Ferrer-Cervantes, et al. 2012). México, que es el país con mayor número de especies de cactáceas, con un endemismo genérico de hasta el 73% y donde además las cactáceas tienen una importancia cultural y económica considerable; tiene al menos el 35% de las especies conocidas bajo algún riesgo de desaparecer, por lo que es menester que los estudios demográficos actuales utilicen las herramientas más adecuadas para describir a una población y para que los esfuerzos de conservación consecuentes sean más efectivos (Hernández y Godínez- Álvarez, 1994; Santa Anna et al., 2009).

*Lophophora diffusa* también conocida como peyote falso es una especie en la cual convendría el uso de IPM ya que se conoce poco sobre su demografía y posee las características ya mencionadas. Además, es una especie endémica de México que se encuentra en riesgo a causa de la extracción desmedida por los usos medicinales y recreativos que se le atribuyen por su parecido con *Lophophora williamsii* (Scheinvar, 2005, Zuñiga et al., 2005). No obstante, los efectos alucinógenos de *L. diffusa* son mucho menores y su distribución difiere de *L. williamsii* que se encuentra desde algunas zonas de Texas hasta el norte de México, especialmente en la zona del desierto Chihuahuense (Valiente-Baunet y Godínez-Alvarez, 2002) mientras que *L. diffusa* solo se encuentra en Querétaro (Scheinvar, 2005) y marginalmente en Hidalgo (Sánchez, 2006). Debido a que no hay diferencia aparente entre ambas especies más que el contenido químico y la ubicación, el declive de la especie se le ha atribuido principalmente a la confusión entre las 2 especies (Zuñiga et al., 2005).

Actualmente *L. diffusa* se encuentra dentro de la NOM-059-ECOL-2010 como amenazada, al igual que en la IUCN (Gómez-Hinostrosa et al., 2013) donde se lista como vulnerable y junto con la mayoría de las cactáceas se encuentra en el Apéndice II del CITES (CITES, 2017). Por lo tanto en este trabajo se espera conocer con precisión los procesos demográficos que afectan a la especie y que factores son más importantes para el crecimiento de la población, con lo cual sería posible obtener proyecciones a futuro de la especie, que dictaminen el riesgo en el que se encuentra bajo la situación actual.

## Demografía de Cactáceas y *Lophophora diffusa*

Se ha sugerido que existen patrones demográficos en algunas cactáceas en especial aquellas que comparten ciclos de vida parecidos, como las cactáceas globulares (eg. *Mamillaria*, *Lophophora*) (Godínez-Álvarez et al., 2003), por lo que algunos detalles sobre la demografía de *L. diffusa* se pueden inferir a partir de las tendencias de especies similares.

El crecimiento de las cactáceas es lento, habiendo especies de cactus columnares como *Cephalocercus columna-trajani* que tardan 70 años en llegar a su edad reproductiva (Godínez-Álvarez et al., 2003). En especies globosas aunque tardan mucho menos en llegar a la etapa reproductiva su tasa de crecimiento es más lenta que otros cactus aun estando en condiciones favorables (Martínez-Berdeja y Valverde, 2008), por ejemplo, *Mammillaria magnimamma* presenta su primer evento reproductivo, por lo general, después de llegar a diámetros cumulativos de 4.6 cm y esto le toma 4 años (Godínez-Álvarez et al., 2003; Valverde et al., 2004). Con *L. diffusa*, se ha reportado, que esto ocurre hasta que los individuos alcanzan los 3.6 cm de diámetro (Briseño, 2016).

Asimismo en las primeras etapas de vida de cactáceas se ha advertido una muy alta mortalidad (Godínez-Álvarez et al., 2003). Comenzando en la etapa de semilla, la probabilidad de germinación suele ser muy baja, como sucede en *Mammillaria humboldti* en la que es del 12% en condiciones controladas (Martínez-Ramos et al., 2016) o en *M. magnimamma* que en estado silvestre germinan menos del 1% o inclusive en algunas circunstancias llega a ser total la mortalidad de semillas a pesar de que sus semillas tienen la capacidad de permanecer viables por cuatro meses (Valverde et al. 2004). En *L. diffusa* la producción de semillas es baja, con un promedio de 26-32 semillas por fruto y de 2 frutos por individuo, los cuales pueden tardar hasta 1 año en madurar (Díaz, 2013; Briseña, 2015).

Por este motivo las relaciones de nodricismo son un elemento importante del que muchas cactáceas dependen para la germinación, el establecimiento y crecimiento de nuevos individuos ya que las condiciones que genera la sombra de las nodrizas son más favorables. Las nodrizas pueden ser desde plantas, piedras o hasta características topográficas mientras generen un microclima que proteja a las semillas y plántulas de las

drásticas condiciones ambientales que habitan las cactáceas (Godínez-Álvarez et al., 2003). En consecuencia, la distribución de muchas cactáceas es propensa a estar concentrada alrededor de las nodrizas y por lo tanto, es común encontrarlas de manera agregada (García-Naranjo, 2010). Esta relación llega a ser tan importante para plantas como *Lophophora williamsii*, donde se ha encontrado que la asociación planta-nodrizas llega a ser de hasta un 91%. Igualmente se ha visto tanto en *L. williamsii* como en *L. diffusa* una preferencia por plantas de la especie *Larrea tridentata* y el género *Acacia* (Zuñiga et al., 2005; García-Naranjo, 2010).

Después de los estadios juveniles la mortalidad se reduce drásticamente y en estudios de dinámica poblacional con cactáceas globosas de los géneros *Mammillaria*, *Ariocarpus* y *Lophophora* se ha encontrado que la permanencia de adultos es el proceso que más peso tiene para determinar  $\lambda$ , porque la producción de semillas es mayor en individuos de mayor talla así como que el establecimiento de nuevos individuos por reproducción vegetativa ocurre con mayor éxito y frecuencia en la etapa adulta (*M. crucigera*: Contreras y Valverde, 2002; *M. magnimamma*: Valverde et al., 2004; *A. scaphirostris*: Mandujano et al., 2007; *M. gaumeri*: Ferrer et al., 2010; *L. diffusa*: Díaz, 2013; *M. humboldti*: Martínez-Ramos et al., 2016). Por lo tanto es común que la estructura en este tipo de poblaciones esté compuesta principalmente por adultos y pocas plántulas (Ferrer et al. 2010; Briseño, 2016). En *L. diffusa* incluso se ha sugerido que la historia de vida es similar al de plantas leñosas e iteróparas de bosque, ya que las estrategias se inclinan más hacia la supervivencia del individuo seguido del crecimiento y por último la fecundidad (Silvertown et al., 1993; Díaz 2013).

La importancia de los adultos hace vulnerable a la población cuando se considera que estos son los que más se extraen tal como ocurre con *L. diffusa* (Scheinvar, 2005; Díaz, 2013). Las repercusiones son graves ya que al ser la permanencia el proceso que en mayor medida determina  $\lambda$ , este valor disminuye considerablemente cuando los adultos se eliminan de la población como ya se ha observado para poblaciones de *M. crucigera* (Contreras y Valverde, 2002; Scheinvar, 2005).

## Fundamentos de IPM y su uso en plantas

Como se mencionó anteriormente uno de los grandes problemas de los MPM es la necesidad de dividir en categorías discretas el ciclo de vida de un organismo y aunque en algunos esto es práctico, ya que los estadios son evidentes como en insectos holometábolos, en otros distinguir las etapas de vida es complicado y se recurre a divisiones del ciclo de vida artificiales. Dichas divisiones se basan en intervalos de talla arbitrarios, que ignoran la variabilidad de cada categoría, por lo que en plantas no son los descriptores más adecuados de la estructura de una población (Easterling et al., 2000; Merow et al., 2014). Aún con algoritmos que indican la manera adecuada de seleccionar el número de categorías (Moloney, 1986) Valverde y colegas (2004) mencionan que para fines comparativos entre poblaciones y especies conviene más tener un mismo número de categorías, por lo cual se prefiere en algunos casos una aproximación artificial. Sin embargo en el mismo estudio (Valverde et al., 2004), se puede ver el problema que esto genera, pues la segunda categoría de tamaño abarca desde el 0.3 hasta los 4.5 centímetros de diámetro cumulativo (La suma de los diámetro de todos los tallos de cada planta en cm) y en este estadio *M. magnimamma* ya empieza a presentar frutos. Al considerar como idénticos a todos los individuos dentro de la categoría 2 los resultados estarían tomando en cuenta individuos de 0.3 centímetros de diámetro cumulativo para la fecundidad mientras que para los de 4.5 centímetros de diámetro cumulativo sus tasas de fecundidad serían menores que en la realidad.

Los IPM son una propuesta relativamente nueva planteada en el 2000 por Easterling y colaboradores que no sufren del problema recién explicado, ya que en un principio consideran una variable continua determinante para la estructura poblacional como el tamaño o biomasa, para pormenorizar el estado de un individuo de un tiempo a otro. De esta forma se elimina la necesidad de categorizar en un principio a la población y se permite que los análisis consecuentes sean más precisos y detallados. Además, la construcción de estos modelos requiere de regresiones respecto a las tasas vitales, lo cual hace posible añadir características que las alteren como atributos de historia de vida, historia evolutiva o incluso la genética poblacional para generar un modelo más apegado a la realidad. Destaca también la capacidad para realizar simulaciones que permitan comprender mejor las dinámicas poblacionales (Coulson, 2012; Merow et al., 2014).

Para la construcción de un IPM se tiene que considerar una variable continua que sea determinante para el desempeño de una especie, como lo puede ser la talla en plantas, que entonces se utiliza para integrar la probabilidad de la distribución de tallas, la cual representa el estado de la población en un tiempo  $t$  y que después es proyectada a futuro por el *kernel*, el cual es análogo a la matriz de proyección en los MPM, y que detalla el estado de un organismo en el futuro (Easterling et al., 2000; Rees et al., 2014). Un *kernel* (Cuyo significado al variar dependiendo del contexto, generalmente denotando la idea de núcleo o centro, hace preferible el uso del anglicismo) es una función que está circunscrita por otras funciones que también son generadas a partir de la variable continua y que describen las diferentes tasas vitales del organismo como el crecimiento, supervivencia y fecundidad (Ferrer-Cervantes et al., 2012; Rees et al., 2014). Además, el *kernel* cuenta con la ventaja de poder incluir particularidades del ciclo de vida de un organismo, mientras determinen el estado de un organismo en el futuro como lo puede ser la muerte al momento de la floración, la reproducción clonal o la presencia de un banco de semillas y las consideraciones que se deben tomar en cuenta si se trata de un censo pre-reproductivo o post-reproductivo (Coulson, 2012; Merow et al., 2014; Rees et al., 2014).

Para la elaboración y fundamentos de IPM existen guías (Merow et al., 2014; Rees et al., 2014), así como paquetes de datos para R (Metcalf et al., 2013), que hablan más a detalle de como incluir los aspectos del ciclo de vida ya mencionados así como otros pero destacan que el *kernel* al menos debe tener 2 componentes: una función de permanencia y otra de fecundidad. La permanencia incluye la tasa de supervivencia y de crecimiento mientras que en la fecundidad, la función debe describir el número de individuos nuevos aportados a la población y en el caso de plantas algunos de los factores que se pueden tomar en cuenta son: el número de semillas, la probabilidad de germinación y la probabilidad de establecimiento.

Para la obtención de  $\lambda$  y los análisis de perturbación prospectiva se pueden ocupar los métodos ya desarrollados para los MPM pero resulta necesario representar el *kernel* en un arreglo matricial mediante métodos de integración, siendo el más comúnmente usado el de la regla del punto medio, sin embargo a diferencia de los MPM un IPM ofrece la ventaja de dividir en  $m$  categorías el *kernel*, siendo común ver matrices de dimensión  $m > 50$ , por lo que las categorías en estos modelos pueden abarcar el intervalo que más convenga al investigador (Merow et al., 2014; Rees et al., 2014).

Un trabajo en particular con IPM y con especies de vida larga y crecimiento lento (Metcalf, 2009: para arboles tropicales) ha mostrado que la cantidad de adultos es mayor y que su permanencia es importante para que la población se mantenga estable, tal como se ha sugerido para este tipo de plantas (Silvertown et al., 1993), pero además precisaron que tallas eran más importantes para ciertas tasas vitales. En cactáceas, el único trabajo que se tiene con IPM realizado por Ferrer y colaboradores en el 2012 con *M. gaumeri*, mostró resultados similares a otro que los mismos autores publicaron pero en el que usaron MPM (Ferrer et al., 2011), no obstante en el estudio del 2012 hubo una mayor precisión cuando se determinó que volúmenes tenían más influencia sobre  $\lambda$ , además estos valores difirieron de los obtenidos en su primer estudio a pesar de haber sido realizado en las mismas zonas, solo que en los valores obtenidos con IPM los valores no variaron tanto como en su trabajo previo.

Por todo lo anterior, el objetivo de este trabajo es el de analizar la demografía de *L. diffusa* en el municipio de Peñamiller Querétaro a través de IPM para caracterizar de forma precisa su dinámica poblacional. Adicionalmente, se probará la importancia de la reproducción clonal contra la reproducción sexual para conocer cómo afecta a los valores de la tasa finita de crecimiento poblacional.

## **Hipótesis**

Ya que las especies de cactus globosos poseen patrones demográficos similares como lo son un crecimiento lento, mayor supervivencia en adultos, número bajo de reclutas y una tendencia en que  $\lambda$  disminuya cuando se extraen a los adultos de la población, se esperarían patrones similares para *Lophophora diffusa*.

## **Objetivo general**

Describir la estructura y dinámica de la población de *Lophophora diffusa* e identificar cuál de las tasas vitales tiene más impacto sobre la tasa intrínseca de crecimiento,  $\lambda$ .

## **Objetivos particulares**

- Determinar la tasa de crecimiento, de supervivencia y la fecundidad, así como  $\lambda$ .
- Estimar la importancia de la clonación dentro de la población mediante simulaciones que consideren una población solo con clones y otra sin ellos.
- Encontrar que tasa vital tiene más influencia sobre  $\lambda$  a través de análisis de perturbación prospectiva.

## Métodos

### Área de Estudio

Los muestreos se realizaron en una localidad del municipio de Peñamiller, Querétaro (**Figura 1**) con coordenadas:  $20^{\circ} 57'$  a  $21^{\circ} 14'$  N y  $99^{\circ} 42'$  a  $100^{\circ} 02'$  W (**Figura 2**). El 80% del municipio se encuentra dentro de la Reserva de la Biosfera de Sierra Gorda y cuenta con una extensión de 694.902 km<sup>2</sup>. El clima en la región es principalmente semicálido-semiseco con temperatura promedio de 21.7° y una precipitación anual de 300 a 456 mm anuales con la época de lluvias entre abril y octubre. La vegetación de la zona incluye la de mezquital, bosque de encino y de matorral micrófilo en la zona sur. La textura del suelo es media y compone de franco arenosa, franco, franco arcillo limosa y arcillo limosa con un porcentaje de arena de hasta 65% y 35% de arcilla (Sánchez, 2006; INAFED, 2017).

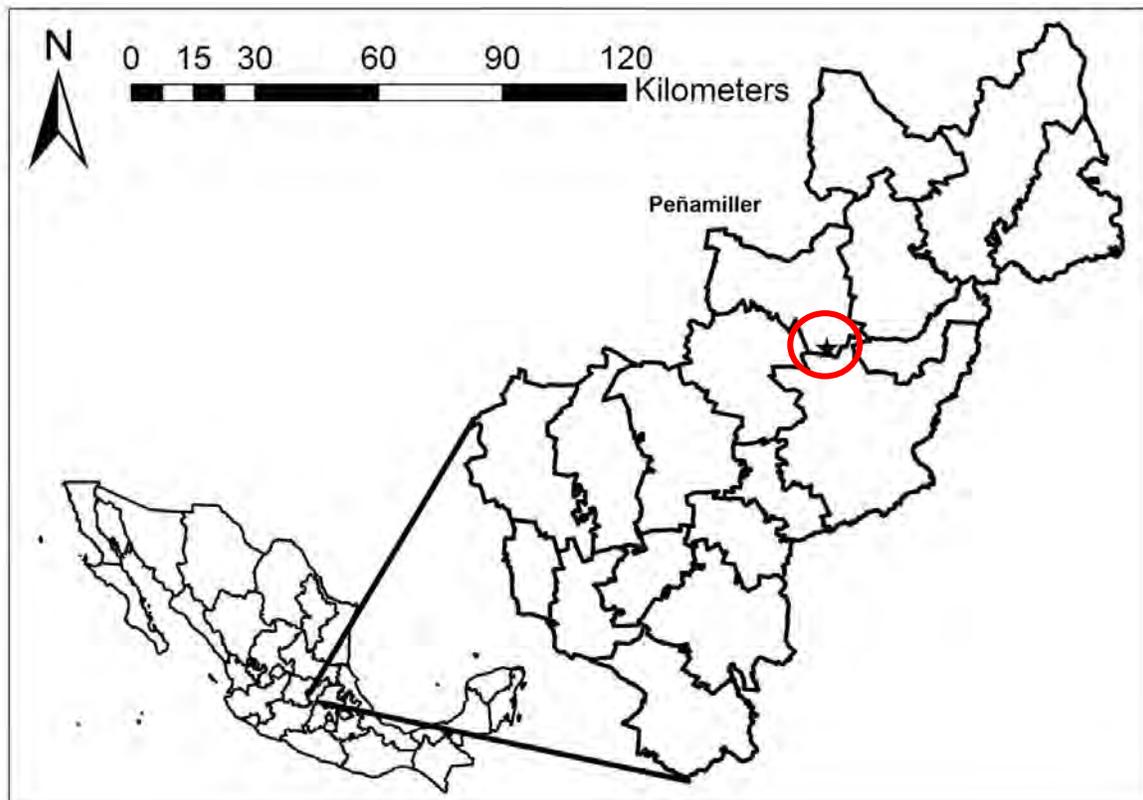


Figura 1. Ubicación del sitio de estudio



**Figura 2. Sitio de estudio en el municipio de Peñamiller, Queretaro.**

### ***Especie de Estudio***

*Lophophora diffusa* pertenece al género de *Lophophora* que a su vez se encuentra en la subfamilia Cacteoidea de la familia de las Cactaceae. Junto con *L. williamsii* conforman la totalidad del género y dependiendo del autor *L. diffusa* se le puede considerar especie o subespecie (Bravo y Scheinvar, 1999). La única diferencia entre ambas es el contenido químico y el lugar donde se encuentran (Scheinvar, 2005).

*L. diffusa* (**Figura 3**) es una planta geófito lo que puede ocasionar que sea enterrada por el sedimento. Puede ser colonial o solitaria. Su tallo tiene forma globular y en lugar de espinas presenta mechones peludos y cortos. Los adultos miden de 2 a 7 cm de altura y 5 a 12 cm de diámetro. Puede tener costillas o tubérculos, aunque el consenso es que *L. diffusa* solo posee costillas. Las raíces son suculentas y tuberosas fusiformes. Sus flores son infundibuliformes, apicales o sub-apicales con pelos en la base y pueden medir entre 1.3 cm a 2.2 centímetros de diámetro y hasta 2.5 de longitud mientras que los estambres son filamentos blancos. El fruto es color rosa y al madurar se vuelve moreno y claviforme

y desnudo, mide 15-20 mm de largo y 2-3.5 mm de ancho. Las semillas son piriformes, negras de 1.5 mm de longitud y testa tuberculada (Bravo y Sánchez-Mejorada, 1991; Scheinvar, 2005). La mayoría de estas características las comparte con *L. williamsi* y solo la falta de mezcalina, peyotina y lophophorina es lo que se considera como característica diacrítica de *L. diffusa* (Boke y Anderson, 1970).



**Figura 3. *Lophophora diffusa* del sitio de estudio**

La floración ocurre entre los meses de marzo hasta octubre, con los picos ocurriendo entre marzo a julio y el número de flores es de 1 a 3. El número promedio de semillas producidas es de 27 a  $32 \pm 7$  por fruto y el número de frutos por individuos suele ser de  $2 \pm 1$  y se puede encontrar durante todo el año en la parte apical de la planta cubierto por lana y tarda de 5 meses a 1 año en madurar (Sánchez-Martínez, 2008; Díaz, 2013; Briseño, 2016). No se tiene información sobre la germinación en estado silvestre pero *in vitro* se ha reportado un porcentaje de germinación del 47% utilizando solo hipoclorito de sodio al 25% y 100% de humedad (Sánchez-Martínez, 2008). También ha sido reportado

que la especie es autoincompatible (Sánchez, 2006) pero Briseño (2016) reporta la ocurrencia de frutos por autofecundación forzada, aunque la producción de estos es poca.

La vegetación donde se puede encontrar a *L. diffusa* es de matorral xerófilo, micrófilo y rosetófilo, la cual se puede encontrar en las localidades de Vizarrón, Cadereyta, Peñamiller, San Joaquín y Pinal de Amoles (Scheinvar, 2005). Su hábitat se caracteriza por tener: suelos pedregosos derivados de calizas y lutitas de textura franca a franco-arcillo-arenosa, pH de 7.6, poca materia orgánica y poca salinidad (Sánchez, 2006). Normalmente está asociada a otras plantas en una relación nodriza, generalmente leguminosas o especies como *Larrea tridentata* y *Acacia sororia* (Zuñiga, et al. 2005). Se ha registrado que la especie se puede encontrar desde los 1,300 a 1,600 msnm y la extensión que abarca es de aproximadamente unos 300 km<sup>2</sup> mientras que la población se estima alrededor de 3,000 individuos (Gómez-Hinostrosa et al. 2013).

### **Métodos**

El conteo de individuos de *L. diffusa* se hizo dentro de una parcela de 25 x 40 metros que fue elegida mediante un criterio visual arbitrario de abundancia. Los individuos que fueron localizados dentro de la parcela se les tomaron medidas de diámetro mayor y menor del tallo, así como el número de estructuras reproductivas. Asimismo, se marcaron las coordenadas en las que se les encontró y se dejó una marca que consistía de chaquiras con distintos colores para representar el número de identificación del organismo en muestreos posteriores, también se tomó evidencia fotográfica de los individuos con sus respectivas marcas. Ya que *L. diffusa* es capaz de producir clones (Boke y Anderson. 1970) y al también poseer una distribución agregada (Zuñiga et al. 2005) en campo se tuvo que utilizar un criterio artificial para distinguir entre *genets*, de manera que se consideraba que un organismos era independiente de otro si se encontraban a una distancia arbitraria de 5 cm de distancia entre sí. Los datos que se consideraron para este estudio fueron obtenidos en los años 2012 y 2013 en el mes de marzo previo a la época de lluvia en ambos años.

## **Métodos analíticos**

Por razones de incertidumbre en cuanto a registros del segundo muestreo donde el crecimiento o regresión de un organismo podría ser erróneo ya que las marcas se perdieron o dañaron durante el segundo año, la base de datos que fue generada a partir de los muestreos tuvo que ser depurada, asegurándose que los individuos del 2012 fueran los mismos que los del 2013. Para ello se utilizaron mapas y evidencia fotográfica.

Para el IPM se consideraron las tallas según el promedio de los diámetros de los individuos en los años de estudio. El *kernel* describe el crecimiento de la población entre  $t$  y  $t_{+1}$  esta denotado por:

$$K = S \cdot G + F$$

Donde la supervivencia (S) es una función de regresión lineal con datos de tipo binomial que describe los individuos que sobrevivieron de un tiempo a otro respecto a su talla. El crecimiento (G) es una regresión lineal que está en función de las diferentes tallas que presentaron los individuos entre el tiempo  $t$  y  $t_{+1}$ . Finalmente la a fecundidad (F) es el número de individuos aportados por la población de  $t$  a  $t_{+1}$  y se define a partir del número de flores multiplicado por la probabilidad de producción de frutos que es multiplicado por la producción de semillas y a su vez por la probabilidad de germinación y establecimiento. Las probabilidades y datos de producción de semillas se obtuvieron en la literatura (Probabilidad de fruto y producción de semillas: Díaz, 2013 y Briseño, 2016; probabilidad de germinación y establecimiento: Valverde et al, 2004) para lo cual se tomó en cuenta una producción de 32 semillas por fruto y 28% de probabilidad de fructificar mientras que para la probabilidad de germinación y de establecimiento se tomaron los datos conocidos de *M. magnimamma* en estado silvestre que son del 1% y .01% respectivamente (Valverde et al., 2004) ya que fue el único trabajo donde se encontró este dato.

El IPM se generó haciendo uso del lenguaje de programación R (R CoreTeam, 2017) en RStudio (RStudioTeam, 2015) con ayuda de un script construido específicamente para este tipo de modelos (Metcalf et al., 2013) que se puede revisar en la sección de anexos y que fue modificado conforme las necesidades del estudio. Además se realizaron 2 simulaciones en las que se consideró una población en la cual no hubo eventos de clonación y otra constituida únicamente de clones.

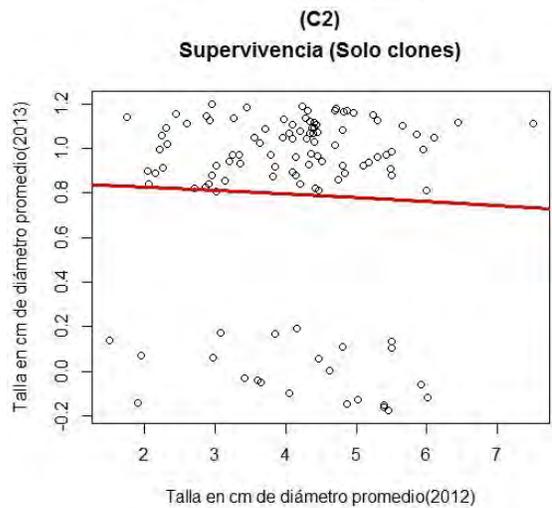
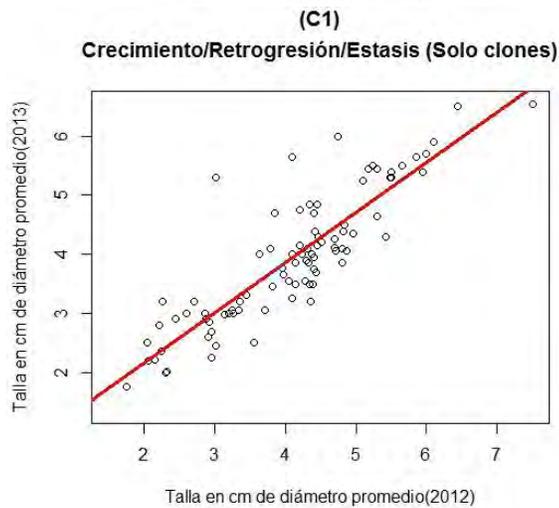
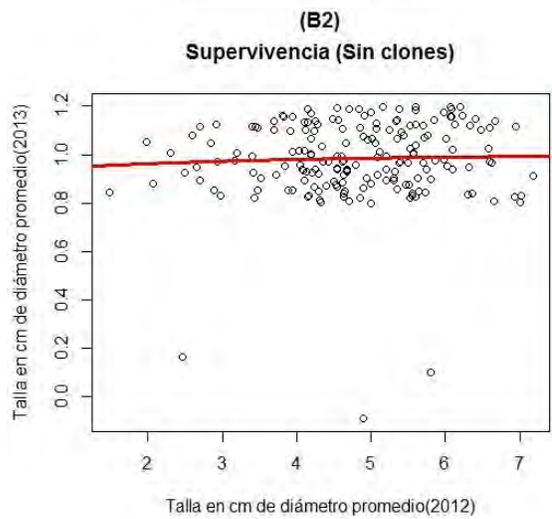
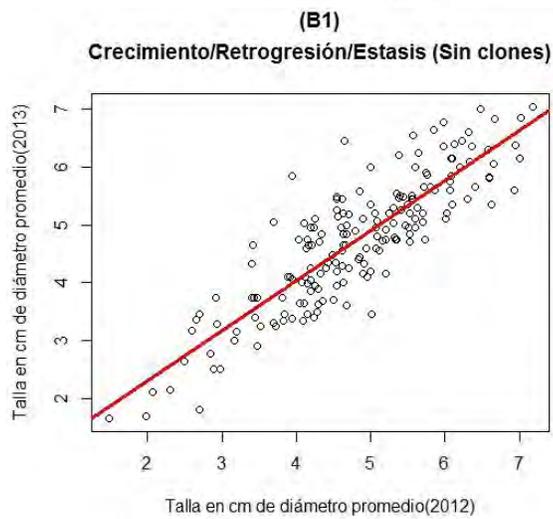
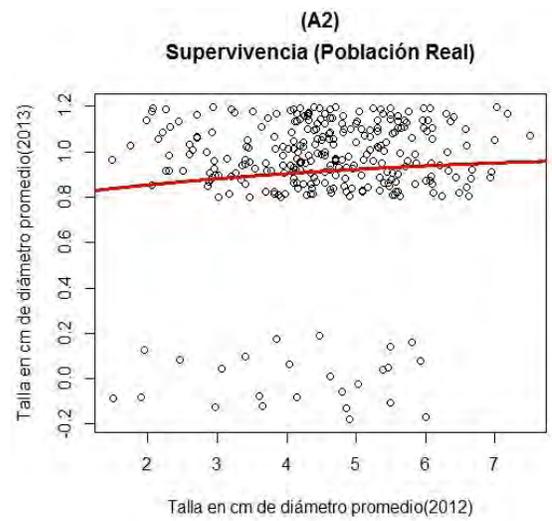
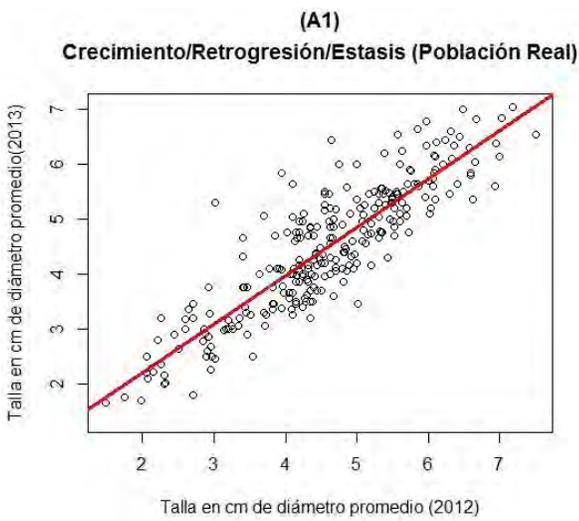
Adicionalmente se realizaron pruebas estadísticas de Fisher para los datos de crecimiento supervivencia y fecundidad para determinar la importancia de la talla sobre estas tasas vitales así como un test de distancias de Cook en la fecundidad para determinar si los individuos que producían más semillas afectaban considerablemente la línea de tendencia. También se realizó un test de  $X^2$  con el fin de encontrar si había diferencias significativas entre los  $\lambda$  obtenidos.

## Análisis y resultados

La población disminuyó de 2012 a 2013 y la mayoría de las muertes ocurrieron en individuos clonales. Asimismo, una porción considerable de la población la conforman individuos que no presentaron clones para ese año. En total hubo 27 individuos que no sobrevivieron y la talla promedio es similar en ambos periodos de muestreo. A pesar de que se registró el número de estructuras reproductivas para marzo del 2012 en el mismo mes del año siguiente no se encontraron estructuras reproductivas (**Tabla 1**).

**Tabla 1.** Resumen general de los datos obtenidos en campo para los dos años de estudio.

	<i>2012</i>	<i>2013</i>
Número individuos	296	287
Ramets	161	151
Genets	51	46
Individuos que no clonaron	134	136
Estructuras reproductivas	39	NA
Individuos Nuevos	NA	18
Talla promedio	4.55	4.38

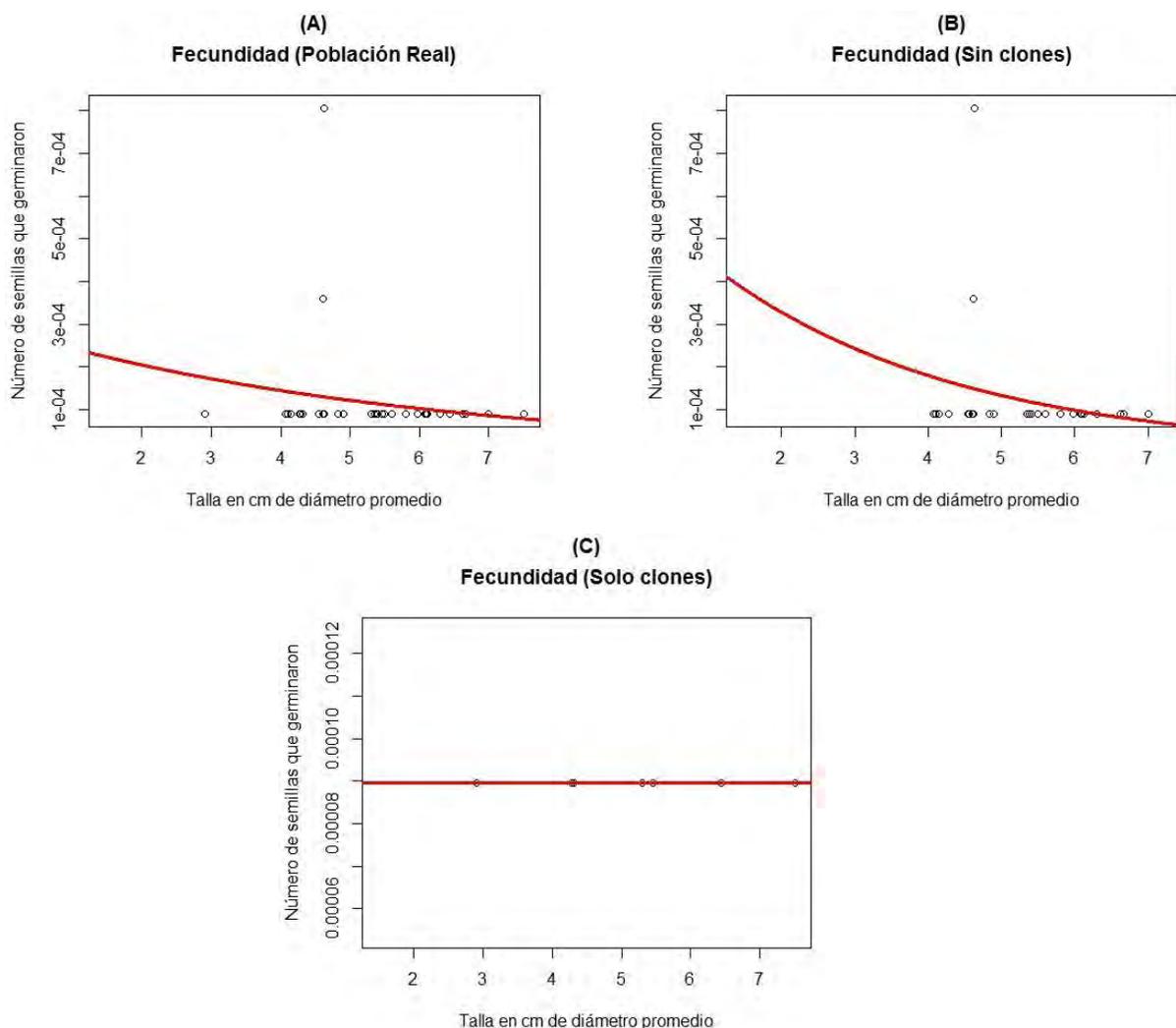


**Figura 4.** Relación de tamaños (1) y probabilidad de supervivencia (2) respecto a la talla de los individuos del tiempo 2012 al 2013 marcados con su regresión lineal. Las letras indican el tipo de población, siendo A la que se encontró en campo, B la simulación que no posee clones y C la simulación donde solo hay clones.

Los resultados de las pruebas estadísticas mostraron que la talla de los individuos esta directamente asociada con la talla en el tiempo anterior ( $p < .05$  en todos los casos). Se observó que el crecimiento fue lento en todos los casos, siendo común observar eventos de estasis o de retrogresión y crecimiento de tan solo unos milímetros y ya que la pendiente fue menor a uno en cada caso (**Figura 4:**  $A1=0.88$   $B1=0.86$ ,  $C1=0.84$ ) se estaría viendo que en promedio los organismos redujeron en talla del 2012 al 2013.

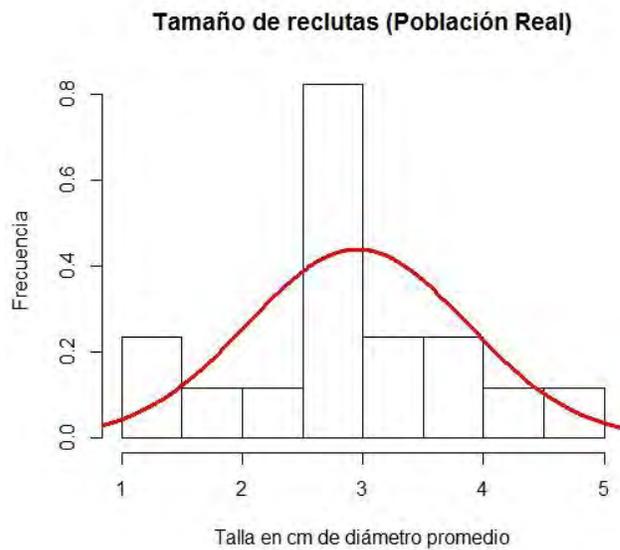
A diferencia de lo ocurrido con el crecimiento los modelos lineales de supervivencia muestran que esta no es explicada de manera adecuada por la talla pues todos los valores de  $p$  en todos los casos fueron superiores al  $\alpha$  de 0.05 (**Figura 4:**  $A2=0.16$ ,  $B2=0.513$ ,  $C2=0.62$ ). Aunque en el caso de  $A2$  el valor de  $p$  fue el que más se aproximó a  $\alpha$  mientras que  $C2$  fue el que más se alejó. En las gráficas se puede apreciar que en  $A2$  y  $B2$  la línea de tendencia es ligeramente positiva respecto a la talla mientras que en  $C2$  es negativa. Es importante destacar que los datos de supervivencia son de tipo binomial (es decir consisten en 0 y 1), por lo que el paquete que se utilizó en R (Metcalf et al., 2013) los grafica a modo de separar los puntos agregando ruido (*jitter*) a los mismos. Sin embargo, esto sólo tiene efecto sobre el gráfico y no sobre los datos. Por tanto, el único fin de este efecto, es el de visualizar mejor en que tallas se encuentra la mayor cantidad de individuos que sobrevivieron o murieron.

Finalmente es necesario aclarar que estos resultados no están considerando individuos de tallas menores a 1 centímetro ya que no se observaron individuos de estas tallas durante los muestreos realizados.



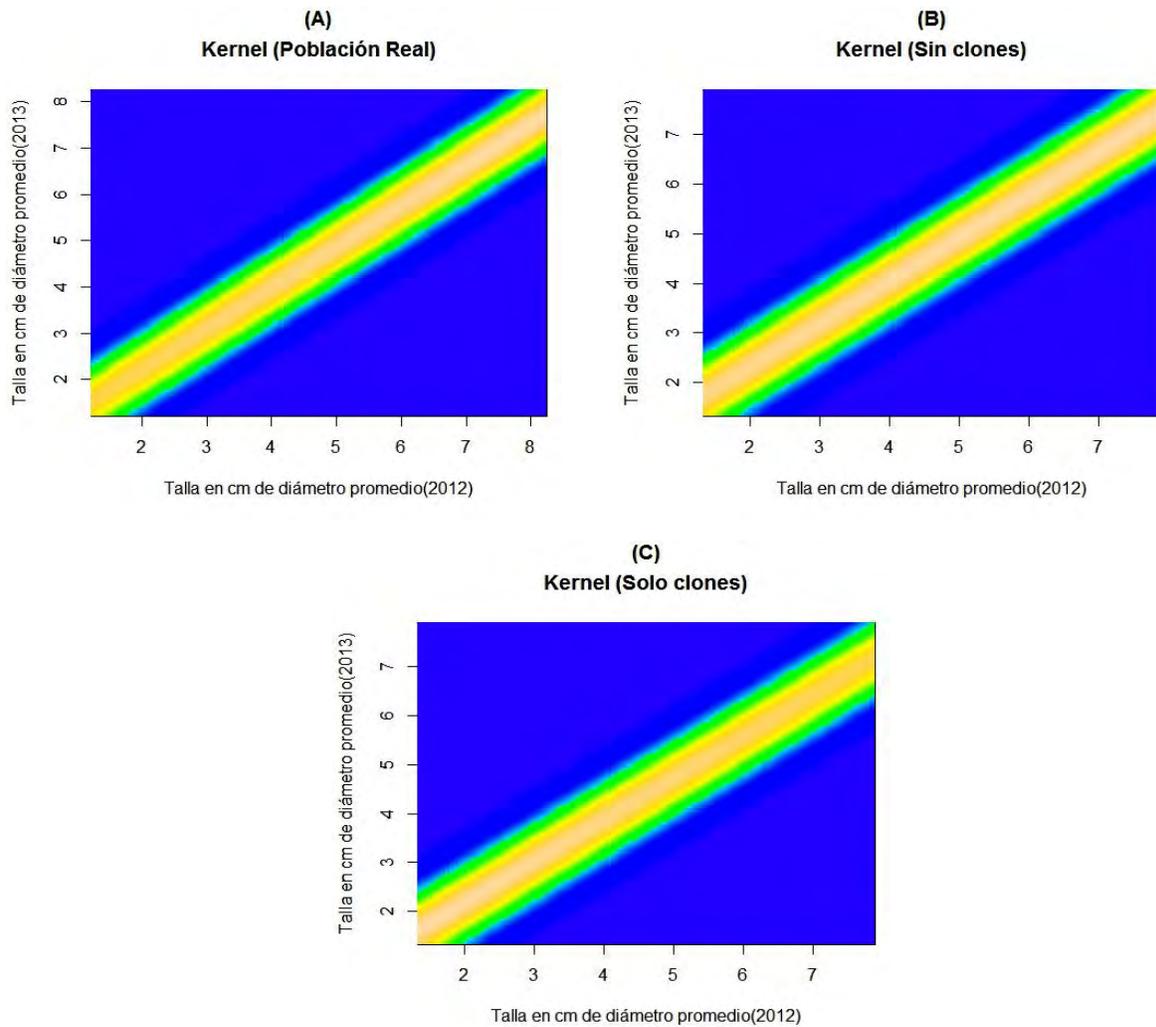
**Figura 5. Número de semillas que lograron germinar producidas por talla en cada modelo y marcado con sus respectivas regresiones, todas del año 2012. Las letras indican el tipo de población, siendo A la que se encontró en campo, B la simulación que no posee clones y C la simulación donde solo hay clones.**

En estos modelos lineales no se encontró una relación entre la talla y la fecundidad ( $p > .05$  en todos los casos). Aunque hay que destacar que algunos de los individuos en el intervalo 4-5 presentaron más de una estructura reproductiva (**Figura 5: A, B**) y por lo tanto produjeron más semillas de modo que afectaron considerablemente la línea de tendencia por lo que se observó a través de un análisis de distancias de Cook. Esto es de esperarse ya que la producción de semillas es relativamente alta por fruto y la diferencia de semillas varía bastante entre los individuos que produjeron más de un fruto a aquellos que solo tuvieron un fruto. Es importante enfatizar que aquí se toma en cuenta el número de semillas producidas multiplicada por el porcentaje de germinación y la probabilidad de establecimiento, siendo estos últimos fenómenos extremadamente improbables, por lo que los valores finales son extremadamente bajos.



**Figura 6. Histograma de individuos nuevos en 2013 con su regresión en rojo**

Para el reclutamiento se observa que la mayor proporción se da en individuos de 2.5 a 3 cm de diámetro, lo cual indica que el mayor número de reclutas corresponde a reproducción clonal o a individuos que apenas se encontraron en el segundo muestreo a causa de que la especie es fácilmente enterrada por sedimento al vivir al ras del suelo. Sin embargo al ser una población donde la reproducción sexual aporta pocos individuos, es de esperarse el escaso número de reclutas nuevos de tallas pequeñas.



**Figura 7. Representación del *Kernel* discretizado en una gráfica de temperatura. Las letras indican el tipo de población, siendo A la que se encontró en campo, B la simulación que no posee clones y C la simulación donde solo hay clones.**

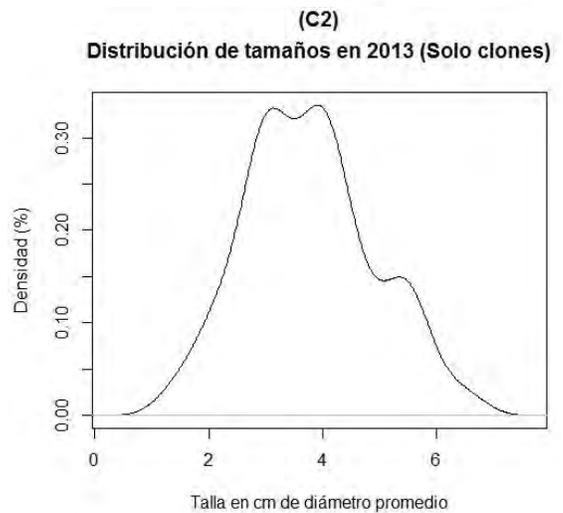
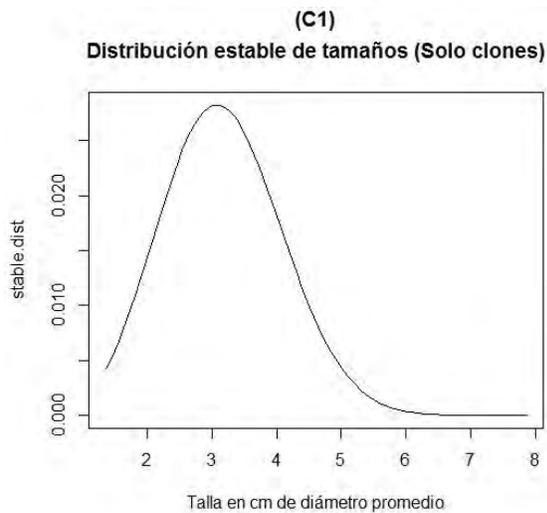
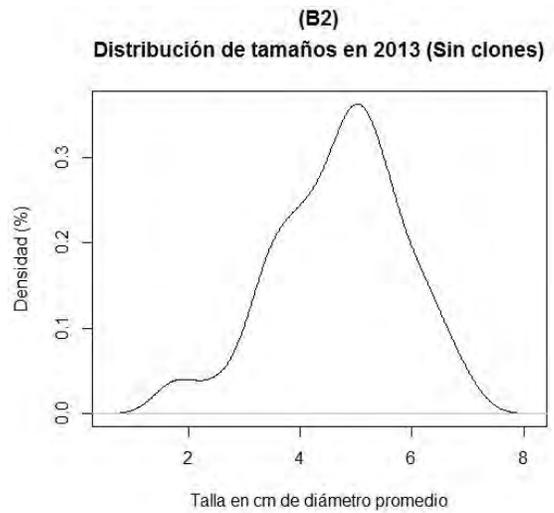
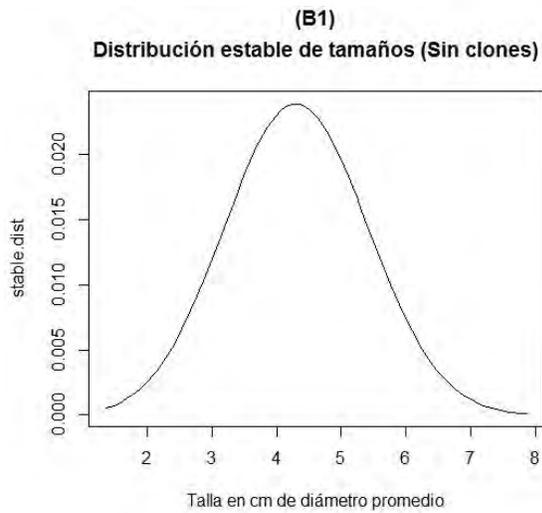
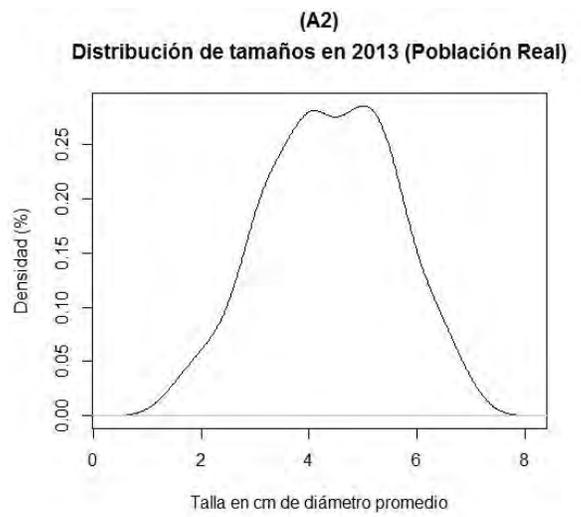
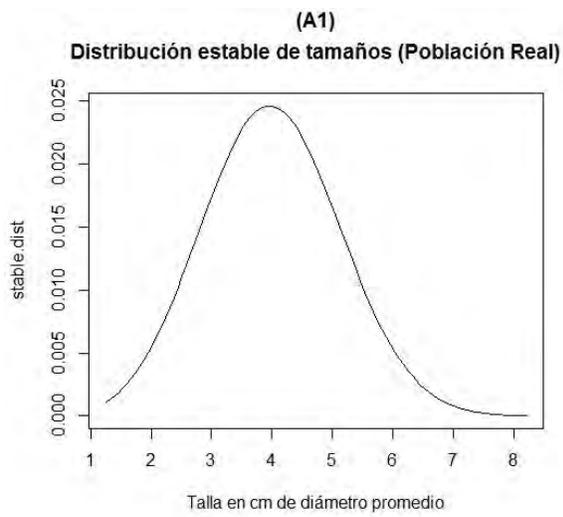
En la diagonal principal que representa el crecimiento y supervivencia, las partes más brillantes indican que las tallas allí presentan una mayor probabilidad de permanecer para el segundo tiempo. Es evidente que en el caso de A y B que la diagonal aumenta en brillo proporcional a la talla mientras que en C ocurre justo lo contrario aunque esto probablemente se deba a la falta de clones de tallas grandes. En este tipo de modelos normalmente se puede observar en la parte inferior derecha el componente de fecundidad pero aquí no se puede apreciar por las bajas tasas en todas las tallas.

Ya que en todos los casos  $\lambda$  fue menor que la unidad la población tiene una tendencia a disminuir. Esto se agudiza si sólo se considera a los individuos clonales, en los cuales se observa una disminución del 21%, ya que son los individuos en los que se registraron más pérdidas entre 2012 y 2013. Por otro lado, cuando sólo se consideraron individuos solitarios, la disminución fue de apenas el 3% y cuando se consideraban ambas se tenía un 11%. El  $\lambda$  de la población de solo clones posiblemente se deba a que la mortalidad ocurrió principalmente en los individuos clonales y este fue mucho mayor que la producción de nuevos individuos que también fueron únicamente clonales.

A pesar de estas diferencias en la prueba de  $X^2$  se obtuvo un valor más alto que el  $\alpha$  de 0.05 (.705) por lo que se infiere que no existen diferencias significativas entre los  $\lambda$  obtenidos.

**Tabla 2.**  $\lambda$  obtenidos por los IPM de cada modelo.

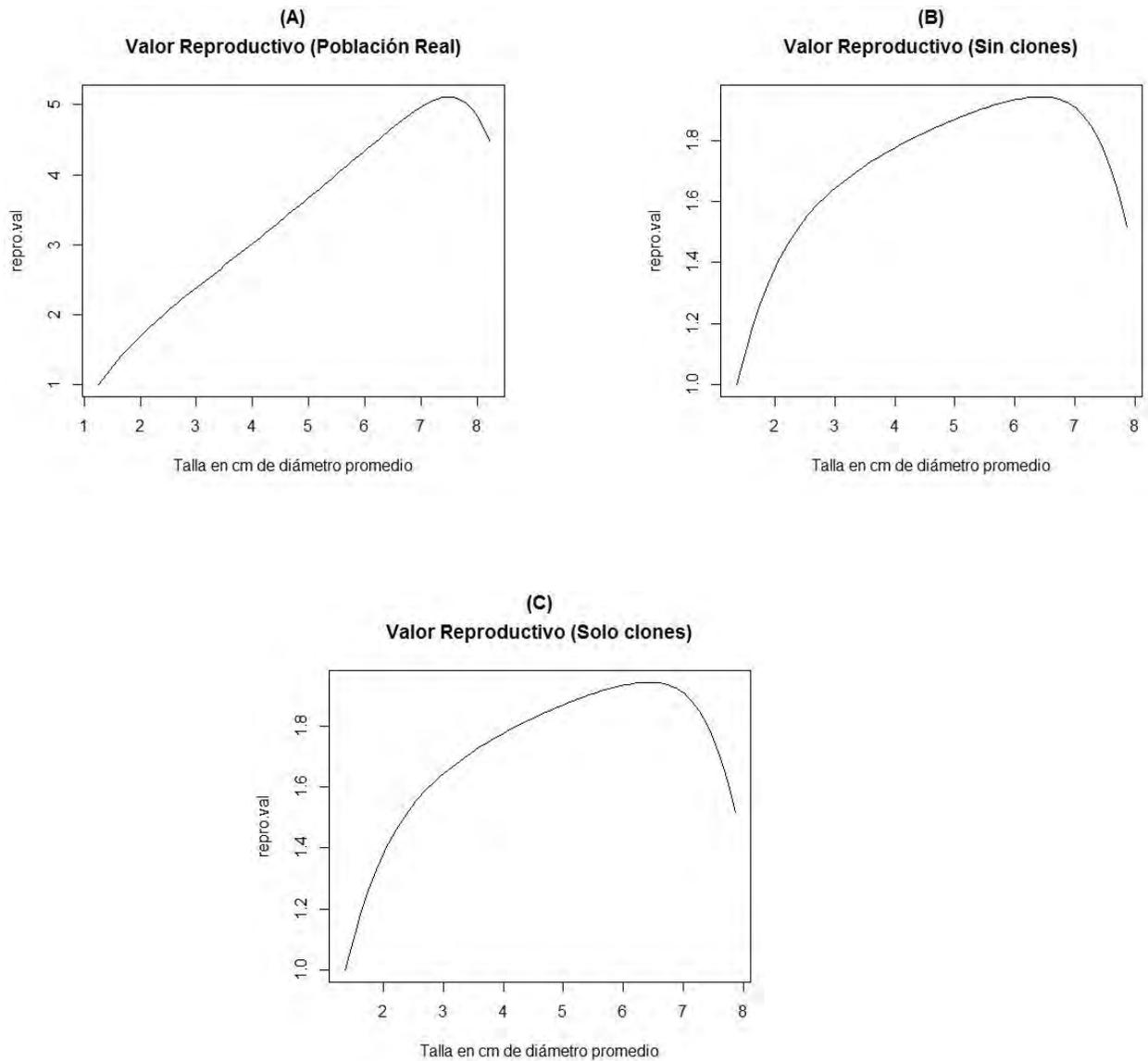
	Tasa de crecimiento ( $\lambda$ )
Población original	0.898
Solo clones	0.796
Sin clones	0.979



**Figura 8.** Representación gráfica del eigenvector derecho,  $w(1)$ , es decir la estructura de tamaño de una población estable y la distribución de tamaños (2) del 2013. Las letras indican el tipo de población, siendo A la que se encontró en campo, B la simulación que no posee clones y C la simulación donde solo hay clones.

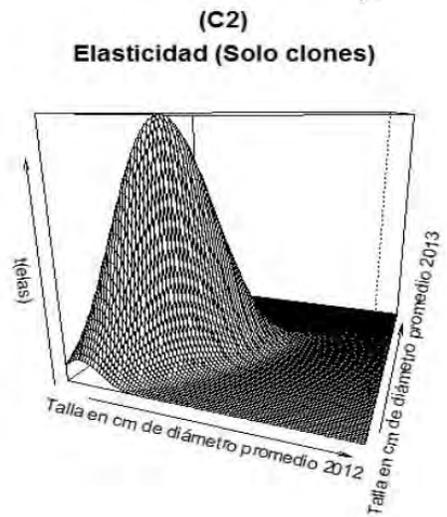
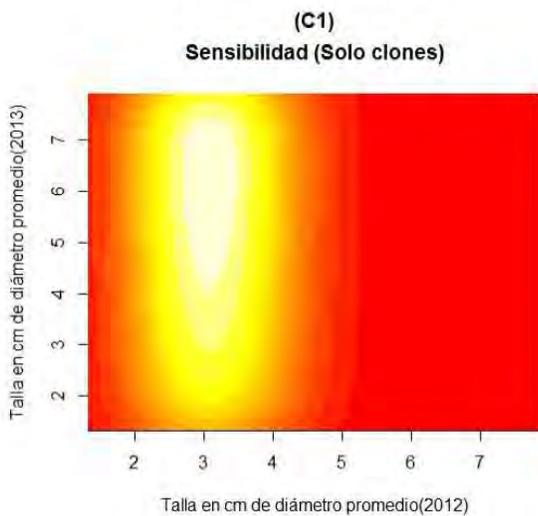
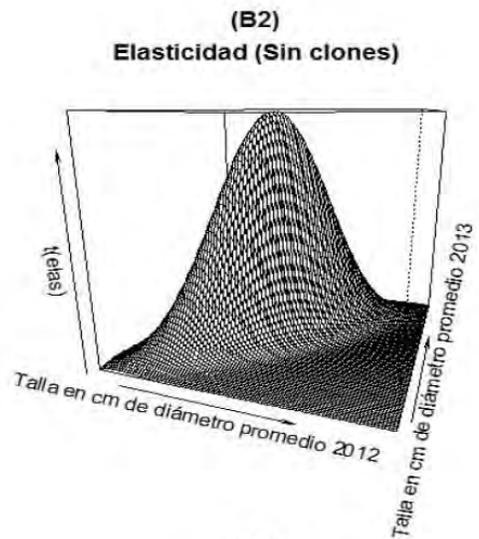
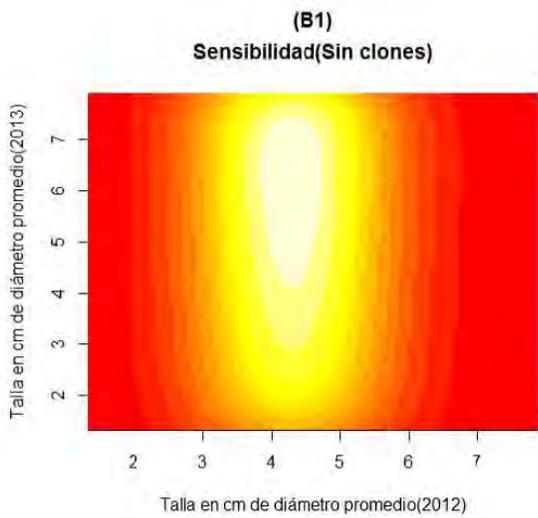
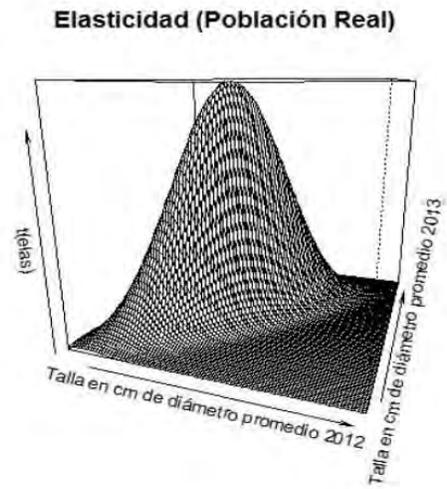
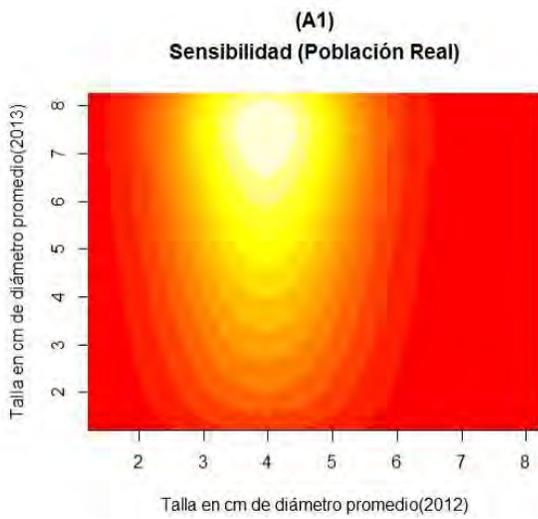
La mayoría de los individuos tanto para la distribución estable de tamaños y la que se encontró en 2013 tenían tallas de los 2 y 6 cm de diámetro promedio siendo en el caso de B1 y B2 donde la mayor densidad se encontraba en tallas más grandes mientras que el caso particular de la distribución estable en C1 la densidad de individuos era mayor en tallas menores.

También se puede observar que en la estructura de la población estable no difiere mucho de la que se encontró para la población del 2014, en lo particular para ambos casos de A y B. Por lo que el  $\lambda$  obtenido es una aproximación no muy lejana a la realidad de cómo está decreciendo la población.



**Figura 9. Representación gráfica del eigenvector izquierdo,  $v$ , que representa el valor reproductivo de cada talla. Las letras indican el tipo de población, siendo A la que se encontró en campo, B la simulación que no posee clones y C la simulación donde solo hay clones.**

Al igual que en la **figura 8** los valores reproductivos se hicieron mayores conforme la talla aumentaba para los casos **A** y **B** mientras que en **C** ocurrió lo contrario. Pero es interesante que en las tallas mayores a 7 el valor reproductivo disminuyera repentinamente lo cual probablemente es por la falta de datos de estas tallas.



**Figura 10. Análisis de sensibilidad en una gráfica de temperatura (1) para cada modelo y de elasticidad (2) en una gráfica de superficie. Las letras indican el tipo de población, siendo A la que se encontró en campo, B la simulación que no posee clones y C la simulación donde solo hay clones.**

En las sensibilidades se encontró que  $\lambda$  se veía particularmente afectado por los individuos con tallas de 3 a 5 cm de diámetro promedio y que en estos casos el crecimiento a tallas de 6 cm de diámetro promedio o más era particularmente notable al menos en el caso de **A1**, mientras que en **B2** las gráficas de temperatura se extienden aún más hasta la talla 4 por lo que en este caso la estasis también es un factor importante. En cuanto a **C2** ocurrió que la estasis fue más importante, pero en las tallas pequeñas.

Los análisis de elasticidad en ambos casos de **A** y **B** sugieren que las tallas más importantes para determinar  $\lambda$  suelen encontrarse entre 3 a 5 cm de diámetro promedio para 2012 y 2013. Esto posiblemente porque gran parte de la población se encontraba conformada por estas tallas y además eran las que solían presentar mayor número de clones por no mencionar que solo en este intervalo se encontraron individuos con más de una flor.

En cambio, en las elasticidades en **C**, se explica el sesgo hacia tallas más pequeñas en función de que era menos común encontrar clones con tallas superior a los 4 cm a diferencia de los otros análisis además de que el aporte de nuevos individuos se dio únicamente por clonación y que todos los individuos nuevos se encontraban en su mayoría entre la talla 2 y 3 mientras que muchos de los organismos que no sobrevivieron entre 2012 y 2013 tenían tallas mayores a 3 cm.

Además, se puede observar que las tallas más importantes para las elasticidades y sensibilidades son similares a las obtenidas para la estructura estable de tallas (**Figura 8**).

## Discusión

Los patrones demográficos de *L. diffusa* en cuanto a las tasas de crecimiento lenta, una mayor supervivencia en la etapa adulta, fecundidad baja y la importancia de la permanencia de los individuos adultos coinciden con las vistas en otros estudios de la especie (Díaz, 2013; Briseño, 2016), así como los observados en otras cactáceas (Godínez-Alvarez et al., 2003), lo cual concuerda con lo que se planteó al principio en la hipótesis. Aunque destaca que aun considerando todas las tallas que se encontraron, ninguna sobresalió de manera aparente sobre las demás en los aspectos de supervivencia y crecimiento (**Figura 4**) y solo parcialmente en los de fecundidad (**Figura 5**). Con la fecundidad y el crecimiento el que no hubiera diferencias apreciables entre tallas pudo deberse al periodo en el que se realizó el muestreo y el que las lluvias se retrasaran y ocurrieran hasta Mayo (CONAGUA, 2013). Mientras que en la supervivencia esto puede explicarse por la falta de individuos de tallas pequeñas en este trabajo ya que la mortalidad es más alta en las primeras etapas de vida de especies como *A. scaphirostris* (Mandujano et al., 2007), sin embargo con *L. diffusa* es difícil considerar a las tallas más pequeñas pues esta especie ocurre en ambientes arenosos que pueden enterrarla en sedimento (Scheinvar, 2005), esto explicaría por qué algunos de los reclutas aparecen en 2013 (**Figura 6**) con tallas que no le sería posible alcanzar a un individuo nuevo en 1 año, y en este trabajo casi no se encontraron individuos de tallas menores a los 2 cm de diámetro promedio por lo que podría estarse subestimando lo que realmente ocurre en la supervivencia en la población ya que no se están considerando estas tallas. No obstante cuando los individuos de *L. diffusa* crecen a tallas mayores de 2 cm de diámetro promedio, se observa lo que se ha visto con otras cactáceas globosas, donde se ha determinado que una vez que los individuos alcanzan cierta talla la supervivencia entre estas y tallas mayores no difiere mucho (Mandujano et al., 2007).

En la estructura poblacional que se ha observado en estudios previos de *L. diffusa* (Díaz, 2013; Briseño, 2016) así como la que se encontró en el estudio presente (**Figura 8: A2**) y que es similar a la reportada para *M. gaumeri* (Ferrer-Cervantes et al., 2012), la cantidad de adultos de tallas grandes, en este caso superior a los 6 cm de diámetro promedio, es poco frecuente, lo cual difiere a lo que se ha visto en *M. magnimamma* y *M. crucígera* (Contreras y Valverde, 2002; Valverde et al., 2004) donde las tallas de mayor tamaño son las que más abundan. No obstante, estos 2 últimos estudios utilizaron categorías para describir a la población mediante MPM por lo cual cabe la posibilidad de que se haya

omitido este detalle a causa de los límites que presentan estos modelos y aunque en los estudios ya mencionados de *L. diffusa* también se utilizaron categorías para distinguir la estructura poblacional es posible que sea más pronunciada la falta de adultos de tallas grandes, ya que en muchas cactáceas la extracción ocurre principalmente en los individuos de mayores proporciones (Scheinvar, 2005). Por otra parte también es posible que la adecuación en los individuos de tallas más grandes sea menor, lo cual se ha sugerido en un estudio de IPM con árboles con estrategias de vida similares (Metcalf et al., 2009). En este trabajo se puede ver en el valor reproductivo (**Figura 9**) que cuando se llega a las tallas más grandes el valor decrece, siendo más drástico cuando solo se considera a los individuos clonales, aunque quizás este sea un caso atípico ya que la mayoría de los clones eran de tallas pequeñas, e igualmente se aprecia que en los valores de elasticidad y sensibilidad (**Figura 10**) que las tallas más importantes para determinar  $\lambda$  son las medianas y no las más grandes. No obstante y contrario a esta última idea en las sensibilidades destacó el que un individuo pasara de una talla mediana de 3 cm de diámetro promedio a la más grande de 7 cm de diámetro promedio (**Figura 10: A2, B2 y C3**). Por lo tanto, y tomando en cuenta que en los estudios previos con MPM (Contreras y Valverde, 2002; Valverde et al., 2004) fueron las categorías con tallas de mayor tamaño las que presentaron las elasticidades más altas, resultaría conveniente estudiar estas especies con métodos más precisos para llegar a un entendimiento más profundo de las tallas que afectan en mayor medida  $\lambda$  con el fin de realizar esfuerzos de conservación mucho más enfocados.

Un punto importante en el que muchos autores hacen hincapié en sus discusiones es la baja fecundidad que presentan las especies de cactáceas globosas, de modo que no se ha llegado a observar eventos de germinación en campo y donde el individuo más joven que se encontró en un estudio tenía ya 8 años (Contreras y Valverde, 2002). Además, considerando la baja probabilidad de establecimiento y que no existió una diferencia significativa en cuanto a la producción de semillas entre las tallas reproductivas, se entiende que los individuos nuevos aportados por semilla sean pocos y a causa de lo anterior en la representación gráfica del *kernel* (**Figura 7**) el componente de fecundidad ni siquiera es apreciable. De hecho en este trabajo no se encontró ningún individuo producto de germinación y los nuevos reclutas fueron producto únicamente de clonación por lo que se debe tomar en cuenta el papel que juega la reproducción vegetativa por clonación. En un caso particular, Clark-Tapia y colaboradores en un trabajo del 2005 concluyeron que

en *M. humboldtii* la reproducción vegetativa tiene más importancia para el equilibrio poblacional que la reproducción sexual aseverando además que esto puede conllevar problemas para esta especie a causa de una mayor probabilidad de endogamia, con sus respectivas consecuencias sobre la diversidad genética y posibles efectos sobre la conservación; aunque en *L. diffusa* los eventos de autofecundación rara vez terminan produciendo frutos (Briseño, 2016).

Ya que en la población que se estudió de *L. diffusa* gran parte de ésta se encuentra conformada por ramets (**Tabla 1**) la reproducción vegetativa debería ser uno de los aspectos más importantes, sin embargo si se comparan los  $\lambda$  (**Tabla 2**) obtenidos entre la simulación con clones a aquella que carece de clones, se aprecia que el valor es más alto cuando se eliminan los clones de la población. Esto se puede explicar tomando en cuenta que aunque la simulación únicamente con clones considera nuevos reclutas, a diferencia de la simulación sin clones donde no hay ningún recluta nuevo, los eventos de mortalidad son mucho más comunes en la primera simulación mencionada (**Figura 4: B2 y C2**). Viéndolo de otro modo, la simulación de solo clones se puede interpretar como una exageración de lo que ocurriría en una población si hubiera un mayor número de nuevos reclutas pero una menor importancia por la permanencia mientras que la simulación sin clones consideraría un muy pequeño número de reclutas nuevos y una supervivencia casi total de los individuos ya establecidos. En las elasticidades (**Figura 10: A2, B2 y C2**) también destaca que la permanencia de un individuo de un tiempo a otro es lo que más peso tiene para determinar el crecimiento poblacional. Esto encaja con muchos de lo que se ha encontrado en la literatura para cactus globosos (*M. crucigera*: Contreras y Valverde, 2002; Godínez-Álvarez et al., 2003; *M. magnimamma*: Valverde et al., 2004; *A. scaphirostris*: Mandujano et al., 2007; *M. gaumeri*: Ferrer et al., 2010; *L. diffusa*: Díaz, 2013; *M. humboldtii*: Martínez-Ramos et al., 2016) donde igualmente resalta más el aspecto de permanencia sobre los demás.

Por tal motivo las poblaciones de cactáceas se ven especialmente afectadas cuando se extraen adultos y mucha de la literatura para cactus globosos atribuye que el declive en el número de individuos es por esta causa. Los esfuerzos de conservación de *L. diffusa* entonces habrían de enfocarse en estas etapas aunque autores como Contreras y Valverde (2002) han sugerido que durante las primeras etapas de vida, al germinar, estos organismos son más sensibles y es hacia donde deberían enfocarse los esfuerzos de

conservación. Valverde et al., 2004 además encontró que a pesar de las bajas elasticidades para la fecundidad, cuando esta incrementaba el valor de  $\lambda$  también. Con lo que se ha visto en este trabajo, son las tallas medianas las que mayor influencia tienen sobre el crecimiento poblacional y un plan de manejo debería enfocarse hacia estos individuos.

Los resultados de este trabajo sugieren que en el estado actual de *L. diffusa* la población disminuirá y los esfuerzos de conservación no son los adecuados actualmente a pesar de que se ha recomendado previamente que la especie debería de estar en un mayor nivel de riesgo tanto en la lista roja de la IUCN así como en el CITES (Díaz et al., 2012), por lo que se espera que este estudio ayude a reconsiderar la categoría de riesgo en la que se encuentra así como extender el uso de IPM en especies de crecimiento lento.

## Conclusiones

- El crecimiento, supervivencia y fecundidad de *Lophophora diffusa* es similar al reportado en otras especies de cactus globosos.
- La importancia de la reproducción vegetativa es menor a la de permanencia de individuos.
- El que los individuos sobrevivan de un año a otro es lo que más peso tiene sobre el crecimiento de la población.
- Los IPM son una herramienta adecuada para determinar cambios minúsculos en especies de vida larga y crecimiento lento.
- La población de *L. diffusa* disminuye y es menester destinar recursos para su conservación.

## Literatura citada

- Begon, M., Townsend, C. R., Harper, J. L. (2006). "Chapter 4: Life, Death and Life Histories." En *Ecology: From Individuals to Ecosystems*. 4th ed. Malden, MA: Blackwell Pub, 89.
- Boke, N. H., Anderson, E. F.(1970). Structure, Development, and Taxonomy in the Genus *Lophophora*. *American Journal of Botany*, 57.5, 569-78.
- Briseño, S. M. I. (2016). Estructura poblacional y biología de la reproducción de *Lophophora diffusa* (Croizat) Bravo (Cactaceae) en Querétaro México. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Bravo, H. y Sánchez-Mejorada, H. (1991). *Las Cactáceas de México*, Vol. 2. UNAM. México.
- Bravo, H. y Scheinvar, L. (1999). *El interesante mundo de las cactáceas*. Conacyt. México.
- Caswell, H. (2001) *Matrix Population Models*, 2nd edn. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Clark-Tapia, R., Mandujano, M. C., Valverde, T., Mendoza, A., y Molina-Freaner, F. (2005). How important is clonal recruitment for population maintenance in rare plant species?: the case of the narrow endemic cactus, *Stenocereus eruca*, in Baja California, México. *Biological Conservation*, 124(1), 123-132.
- Comisión Nacional del Agua (CONAGUA). Servicio Meteorológico Nacional. (2013). Precipitación a nivel nacional y por entidad federativa 2013. Consultado en: <http://smn.cna.gob.mx/tools/DATA/Climatolog%C3%ADa/Pron%C3%B3stico%20clim%C3%A1tico/Temperatura%20y%20Lluvia/PREC/2013.pdf>. Revisado el 10 de Enero de 2018.
- Convention on International Trade in Endangered Species of wild fauna and flora (CITES). (2017). Appendices I, II and III. Consultado en <https://cites.org/eng/app/appendices.php>. Recuperado el 4 de Septiembre, 2017.
- Contreras, C., y Valverde, T. (2002). Evaluation of the conservation status of a rare cactus (*Mammillaria crucigera*) through the analysis of its population dynamics. *Journal of Arid Environments*, 51(1), 89-102.
- Coulson, T. (2012). Integral projections models, their construction and use in posing hypotheses in ecology. *Oikos*, 121(9), 1337-1350.

- Díaz, S.O. (2013). Dinámica poblacional de *Lophophora diffusa* “Peyote” (Cactaceae) en una localidad del estado de Querétaro. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma de Metropolitana Unidad Iztapalapa.
- Díaz, S.O., Jiménez-Sierra, C.L, Matías-Palafox, M.L.,Vázquez-Díaz, E. (2012). Evaluación del estado de conservación del peyote queretano *Lophophora diffusa* Croizat (Bravo), cactácea endémica del desierto Querétaro-Hidalguense, México. *Cactáceas y suculentas mexicanas*, 57(3),68-85.
- Easterling, M.R., Ellner, S.P., Dixon, P.M. (2000). Size-specific sensitivity: applying a new structured population model. *Ecology*, 81, 694–708.
- Ferrer, M., Durán, R., Méndez, M. (2014). Dinámica Poblacional De Genets Y Ramets De *Mammillaria Gaumeri* Cactácea Endémica De Yucatán. *Botanical Sciences*, 89, 83.
- Ferrer-Cervantes, M. E., Méndez-González, M. E., Quintana-Ascencio, P., Dorantes, A., Dzib, G., Durán, R. (2012). Population dynamics of the cactus *Mammillaria gaumeri*: an integral projection model approach. *Population Ecology*, 54(2), 321-334.
- García-Naranjo, O.H.A, Mandujano, M.C. (2010). Patrón de Distribución espacial y nodricismo del peyote (*Lophophora williamsii*) en Cuatro ciénagas México. *Cactáceas y suculentas mexicanas*, 55(2), 36-55.
- Godínez-Álvarez, H., A. Valiente-Banuet. (2004). Demography of the columnar cactus *Neobuxbaumia macrocephala*: a comparative approach using population projection matrices. *Plant Ecology*, 174,109–118.
- Godínez-Álvarez, H., A. Valverde, T., Ortega-Baes, P. (2003).Demographic Trends in the Cactaceae. *The Botanical Review*, 69 (2),173-203.
- Gómez-Hinostrosa, C., Sánchez, E., Guadalupe Martínez, J. Terry, M. (2013). *Lophophora diffusa*. The IUCN Red List of Threatened Species 2013: e.T40967A2947987. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2013-1.RLTS.T40967A2947987.en>. Revisado el 29 de Agosto, 2016.
- Hernández, H.M., Godínez-Álvarez H. (1994). Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. *Acta Botánica Mexicana*, 26, 33–52
- Hett, J., Loucks, O. (1971). Sugar Maple (*Acer Saccharum* Marsh.) Seedling Mortality. *Journal of Ecology*, 59(2), 507-520.
- INAFED. (2017). Enciclopedia de los Municipios y Delegaciones de México. Consultado en:

<http://siglo.inafed.gob.mx/enciclopedia/EMM22queretaro/municipios/22013a.html>.  
Recuperado el 30 de Agosto, 2017.

- Leverich, W., Levin, D. (1979). Age-Specific Survivorship and Reproduction in *Phlox drummondii*. *The American Naturalist*, 113(6), 881-903.
- Mandujano, M. C., Verhulst, J. A., Carrillo-Angeles, I. G., Golubov, J. (2007). Population Dynamics of *Ariocarpus scaphirostris* Bödeker (Cactaceae): Evaluating the Status of a Threatened Species. *International Journal of Plant Sciences*, 168(7), 1035-1044.
- Margalef, R. (1977). *Ecología*. Barcelona: Omega.
- Martínez-Berdeja, A., Valverde, T. (2008). Growth response of three globose cacti to radiation and soil moisture: An experimental test of the mechanism behind the nurse effect. *Journal of Arid Environments*, 72(10), 1766-1774.
- Martínez-Ramos, M., Arroyo-Cosultchi, G., Mandujano, M. C., Golubov, J. (2016). Dinámica poblacional de *Mammillaria humboldtii* una cactácea endémica de Hidalgo, México. *Botanical Sciences*, 94(2), 199.
- Merow, C., J. P. Dahlgren, C. J. E. Metcalf, D. Z. Childs, M. E. Evans, E. Jongejans, S. Record, M. Rees, R. Salguero-Gómez, S. M. McMahon. (2014). Advancing population ecology with integral projection models: a practical guide. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(2), 99–110.
- Metcalf, C. J., Horvitz, C. C., Tuljapurkar, S., Clark, D. A. (2009). A time to grow and a time to die: a new way to analyze the dynamics of size, light, age, and death of tropical trees. *Ecology*, 90(10), 2766-2778.
- Metcalf C.J.E, McMahon S.M., Salguero-Gómez R., Jongejans E. (2013). IPMPack: an R package for Integral Projection Models. *Methods in Ecology and Evolution*, 4, 195-20.
- Moloney, K.A. (1986). A generalized algorithm for determining category size. *Oecologia*, 69 (2), 176–180.
- NOM-059-ECOL-2010. (2010). Protección ambiental – Especies nativas de México de flora y fauna silvestres – Catálogo de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión y cambio – Especies en riesgo. Publicada en el Diario Oficial de la Federación el 30 de Diciembre del 2010.
- R Core Team. (2017). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Disponible en: <http://www.R-project.org/>

- Rees, M., D. Z. Childs, S. P. Ellner. (2014). Building integral projection models: a user's guide. *Journal of Animal Ecology*, 83, 528–545.
- RStudio Team. (2017). RStudio: Integrated Development for R. RStudio, Inc. Disponible en: <http://www.rstudio.com/>.
- Sánchez, M.E. (2006). Ficha técnica de *Lophophora diffusa*. Apuntes técnicos para el conocimiento de la situación de conservación de especies de la familia Cactaceae en el estado de Querétaro. Jardín Botánico Regional de Cadereyta "Ing. Manuel González de Cosío" Consejo de Ciencia y Tecnología del Estado de Querétaro-( CONCyTEQ). Bases de datos SNIB-CONABIO. Proyecto No. CK016. México. D.F.
- Sánchez, M. E., Chávez, M. R. J., Hernández, O.J. G., Hernández, M.M. M. (2008). "*Lophophora difussa* (Croizat) Bravo". En Especies de Cactaceae prioritarias para la conservación en la zona árida Queretano-Hidalguense. Consejo de ciencia y tecnología del estado de Querétaro. México.
- Santa Anna, C. J. H., R. Contreras-Medina, I. Luna-Vega. (2009). Biogeographic analysis of endemic cacti of the Sierra Madre Oriental, Mexico. *Biological Journal of the Linnean Society*, 97, 373–389.
- Scheinvar L. (2005). Flora cactológica del estado de Querétaro: diversidad y riqueza. Editorial Fondo De Cultura Económica, USA, 392.
- Silvertown, J., Franco, M., Pisanty, I., Mendoza, A. (1993). Comparative Plant Demography--Relative Importance of Life-Cycle Components to the Finite Rate of Increase in Woody and Herbaceous Perennials. *The Journal of Ecology*, 81(3), 465.
- Valiente-Baunet, A., H. Godínez-Alvarez. (2002)."Population and Communitie Ecology." en *Cacti: Biology and Uses*. Berkeley: University of California, 92.
- Valverde, T., Quijas, S., López-Villavicencio, M., Castillo, S. 2004. Population dynamics of *Mammillaria magnimamma* Haworth. (Cactaceae) in a lava-field in central Mexico. *Plant Ecology*. 170(2), 167-184.
- Zuidema, P. A., E. Jongejans, P. D. Chien, H. J. During, F. Schieving. (2010). Integral Projection Models for trees: a new parameterization method and a validation of model output. *Journal of Ecology*, 98, 345–355.
- Zuñiga, B., G. Malda, H. Suzan. (2005). Interacciones Planta-Nodriza en *Lophophora diffusa* (Cactaceae) en un Desierto Subtropical de Mexico. *Biotropica*, 37, 351–356.

## Apéndices

A continuación se muestra el código que se utilizó para las tres simulaciones. El código se corrió a partir de las bases de datos de la población original, aquella sin clones y únicamente con clones y se modificó conforme a las necesidades de cada una.

```
#IPM desde cero
#datos proporcionados en el material suplementario de Merow et al 2014, Methods in
Ecology and Evolution
```

```
# 1. Gráficos para explorar los datos
```

```
#carga de datos
datosIPM<- read.csv("Base_de_datos.csv")
datosIPM
View(datosIPM)#renombrar la base
d=datosIPM
```

```
#para partir la pantalla en 4 secciones
par(mfrow=c(2,2),mar=c(4,4,2,1))
```

```
d$t0=d$size
d$t1=d$sizeNext
d$semillas=d$Semillas
```

```
#Supervivencia
plot(d$t0,jitter(d$surv),main='Survival',xlab="t0",ylab="t1")
```

```
#Crecimiento
plot(d$t0,d$t1,main='Growth/Shrinkage/Stasis',xlab="Size(t)",ylab="Size(t+1)")
```

```
#Número de vastagos (en este caso semillas) producidos en función de la talla
plot(d$t0,d$semillas,main='Seeds',xlab="Size(t)",ylab="Seed Number")
```

```
#Histograma de la distribución de tallas de los reclutas
hist(d$t1[is.na(d$t0)],main='Size of Recruits',xlab="size")
```

```
###2. Construcción de data.frame para vaciar los datos de los modelos lineales#####
```

```
params=data.frame(
  surv.int=NA,
  surv.slope=NA,
  growth.int=NA,
  growth.slope=NA,
```

```

growth.sd=NA,
seed.int=NA,
seed.slope=NA,
recruit.size.mean=NA,
recruit.size.sd=NA
)
####3. Construcción de modelos lineales#####

```

```

#a)Supervivencia (regresion logistica)
surv.reg=glm(surv~size,data=d,family=binomial())
summary(surv.reg)

```

```

#Datos para el data frame
params$surv.int=coefficients(surv.reg)[1]
params$surv.slope=coefficients(surv.reg)[2]

```

```

#b)Crecimiento (regresion lineal)
growth.reg=lm(sizeNext~size,data=d)
summary(growth.reg)
params$growth.int=coefficients(growth.reg)[1]
params$growth.slope=coefficients(growth.reg)[2]
params$growth.sd=sd(resid(growth.reg))

```

```

#c)Fecundidad
seed.reg=glm(semillas~size,data=d,family=poisson())
summary(seed.reg)
params$seed.int=coefficients(seed.reg)[1]
params$seed.slope=coefficients(seed.reg)[2]

```

#d) Distribución de la talla de los descendientes, suponiendo que la talla materna no tiene un efecto sobre la talla de los descendientes, si la distribución es normal se construye una distribución a partir de la media y la sd observadas

```

params$recruit.size.mean=mean(d$t1[is.na(d$t0)])
params$recruit.size.sd=sd(d$t1[is.na(d$t0)])

```

```

#4. Ver como ajustan los modelos a los datos añadiendo línea de tendencia
par(mfrow=c(2,2),mar=c(4,4,2,1))
xx=seq(0,8,by=.01)

```

```

#Crecimiento

```

```

plot(d$t0,d$t1,main='Crecimiento/Encogimiento/Estasis (Sin clones)',xlab="Talla(2012)",ylab="Talla(2013)")
lines(xx,predict(growth.reg,data.frame(size=xx)),col='red',lwd=3)
mtext("(B1)",side=3,3,cex=1.2,font=2)

#Supervivencia
plot(d$t0,jitter(d$surv),main='Supervivencia (Sin clones)',xlab="Talla(2012)",ylab="Talla(2013)") # Se le agrega ruido a los datos para
visualizarlos mas fácilmente
lines(xx,predict(surv.reg,data.frame(size=xx),type='response'), col='red',lwd=3)
mtext("(B2)",side=3,3,cex=1.2,font=2)

#Número de Vástagos
plot(d$t0,d$semillas,main='Semillas (Sin clones)',xlab="Talla",ylab="Número de Semillas")
lines(xx,predict(seed.reg,data.frame(size=xx),type='response'), col='red',lwd=3)
mtext("(B)",side=3,3,cex=1.2,font=2)

###Creacion de las funciones#####

# 1. Función De supervivencia
s.x=function(x,params) {
  u=exp(params$surv.int+params$surv.slope*x)
  return(u/(1+u))
}

# 2. Función de crecimiento
g.yx=function(xp,x,params) {
  dnorm(xp,mean=params$growth.int+params$growth.slope*x,sd=params$growth.sd)
}

# 3. Función de reproducción
f.yx=function(xp,x,params) {
  dnorm(xp,mean=params$recruit.size.mean,sd=params$recruit.size.sd)*
  exp(params$seed.int+params$seed.slope*x)
}

#El Kernel

#Establecimiento de límites de la integral
min.size=.9*min(c(d$size,d$t1),na.rm=T)
max.size=1.1*max(c(d$t0,d$t1),na.rm=T)
# numero de celdas en el kernel
n=100
#limites de las celdas en el kernel

```

```

b=min.size+c(0:n)*(max.size-min.size)/n
# establece que el mesh point es el medio de la celda
y=0.5*(b[1:n]+b[2:(n+1)])
# ancho de celda
h=y[2]-y[1]

# 2.Determinar los componentes del kernel con las funciones previas

G=h*outer(y,y,g.yx,params=params) # growth kernel
S=s.x(y,params=params) # survival
P=G # placeholder; we're about to redefine P on the next line
for(i in 1:n) P[,i]=G[,i]*S[i] # growth/survival kernel
F=h*outer(y,y,f.yx,params=params) # reproduction kernel
K=P+F #full kernel

#Análisis demográficos básicos
#Lambda, W, V
lam1=Re(eigen(K)$values[1])
lam1

w.eigen=Re(eigen(K)$vectors[,1])

stable.dist=w.eigen/sum(w.eigen)
v.eigen=Re(eigen(t(K))$vectors[,1])
repro.val=v.eigen/v.eigen[1]

#Matrices de sensibilidad y elasticidad
v.dot.w=sum(stable.dist*repro.val)*h
sens=outer(repro.val,stable.dist)/v.dot.w
elas=matrix(as.vector(sens)*as.vector(K)/lam1,nrow=n)

#Graficas de los resultados
par(mfrow=c(2,3))

#Kernel
image(y,y,t(K), xlab="Talla (2012)",ylab="Talla (2013)",col=topo.colors(100), main="Kernel
(Sin clones)")
mtext("(B)",side=3,3,cex=1.2,font=2)
contour(y,y,t(K), add = TRUE, drawlabels = TRUE)

#Distribución estable de tamaños

```

```
plot(y,stable.dist,xlab="Talla",type="l",main="Distribución estable de tamaños (Sin clones)")  
mtext("(B1)",side=3,3,cex=1.2,font=2)
```

```
#Distribución de tamaños  
Distrb=density(d$t1,na.rm=TRUE)  
plot(Distrb, main="Distribución de tamaños en 2013 (Sin clones)", xlab="Talla",  
ylab="Densidad")  
mtext("(B2)",side=3,3,cex=1.2,font=2)
```

```
#Valor Reproductivo  
plot(y,repo.val,xlab="Talla",type="l",main="Valor Reproductivo (Sin clones)")  
mtext("(B)",side=3,3,cex=1.2,font=2)
```

```
#Elasticidad  
persp(y,y,t(elas),xlab="Talla (2012)",ylab="Talla (2013)",main="Elasticidad (Sin clones)")  
mtext("(B2)",side=3,3,cex=1.2,font=2)
```

```
#Sensibilidad  
image(y,y,t(sens),xlab="Talla (2012)",ylab="Talla (2013)", main="Sensibilidad (Sin clones)")  
mtext("(B1)",side=3,3,cex=1.2,font=2)
```