



Casa abierta al tiempo

**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA**  
**Unidad Iztapalapa**

**DIVISIÓN DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD**  
**POSGRADO EN BIOLOGÍA**

**Aspectos demográficos y biología reproductiva de**  
***Stenocactus obvallatus* (DC) Hill**

TESIS

**Que para obtener el grado de Maestra en Biología**

PRESENTA

**Biól. Dalia Segura Venegas**

**Matrícula: 2163802160**

Directora: Dra. Cecilia Leonor Jiménez Sierra

Asesoras: Dra. Beatriz Rendón Aguilar

Dra. María Teresa Valverde Valdés

Sínodo: Dra. Beatriz Rendón Aguilar

Dr. José Alberto Búrquez Montijo

Dr. Jordan Kyril Golubov Figueroa

Dra. María Loraine Matías Palafox

Iztapalapa, Ciudad de México, 23 de septiembre del 2021

dsv\_55@hotmail.com

dsven@xanum.uam.mx

La Maestría en Biología de la  
Universidad Autónoma Metropolitana  
pertenece al Padrón de  
Posgrados de Calidad del CONACyT.

## Declaración de Originalidad

La que suscribe **DALIA SEGURA VENEGAS**, alumna del posgrado **MAESTRÍA EN BIOLOGÍA**, de la División de Ciencias Biológicas y de la Salud, de la Universidad Autónoma Metropolitana Iztapalapa y autor(a) de la tesis o idónea comunicación de resultados titulada: “**Aspectos demográficos y biología reproductiva de *Stenocactus obvallatus* (DC) Hill**”,

Declaro que:

1. La tesis o idónea comunicación de resultados que presento ante el H. Jurado para lo obtención del grado de **Maestra en Biología** es de mi autoría y original creación, producto del resultado de mi trabajo de investigación personal e individual; el cual cuenta con las correspondientes citas textuales del material bibliográfico utilizado y con el debido otorgamiento de los créditos autorales.
2. En la tesis o idónea comunicación de resultados no he reproducido párrafos completos; ilustraciones, fotografías, diagramas, cuadros y tablas, sin otorgamiento del crédito autoral y fuente correspondiente.
3. En consecuencia, relevo de toda responsabilidad a la Universidad Autónoma Metropolitana de cualquier demanda o reclamación que llegara a formular alguna persona física o moral que se considere con derecho sobre la tesis o idónea comunicación de resultados, respondiendo por la autoría y originalidad de la misma, asumiendo todas las consecuencias económicas y jurídicas si ésta no fuese de mi creación.

La presente declaración de originalidad se firma en la Ciudad de México el **23 de septiembre del 2021.**

Atentamente



---

**Biól. Dalia Segura Venegas**

El jurado designado por la  
División de Ciencias Biológicas y de la Salud  
de la Unidad Iztapalapa aprobó la tesis que presentó

**Biól. Dalia Segura Venegas**

El día 23 de septiembre de 2021.

*Comité Tutorial y Jurado.*

Tutor: Dra. Cecilia Leonor Jiménez Sierra

Asesora: Dra. Beatriz Rendón Aguilar

Asesora: Dra. María Teresa Valverde Valdés

Sinodal: Dra. María Loraine Matías Palafox

Sinodal: Dr. Jordan Kyril Golubov Figueroa

Sinodal: Dr. José Alberto Búrquez Montijo

## **Agradecimientos**

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), por la beca otorgada 781130.

A la Maestría en Biología de la Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa por los apoyos y financiamientos otorgados.

Esta investigación se realizó gracias al financiamiento del proyecto: Ecología y aprovechamiento de los recursos vegetales de zonas semiáridas de México; PROMEP: UAM-I-CA-147 y Red de Investigación Temática CONACyT Áreas Naturales protegidas (RENANP) otorgados a la Dra. Cecilia Jiménez Sierra.

A la Dra. Cecilia Jiménez Sierra, por su confianza y apoyo al dirigir este proyecto. Por ser tan paciente conmigo y haberme orientado en la investigación con su experiencia, conocimiento y motivación. Gracias por todo.

A la Dra. Beatriz Rendón Aguilar, por acompañarme desde el comienzo de mi formación, por siempre creer en mí y compartir sus experiencias en campo, así como sus valiosos conocimientos. ¡Mil gracias!

A la Dra. Ma. Teresa Valverde Valdés por creer en mi desde el inicio, por todos sus acertados comentarios, sin duda estos han sido de gran ayuda y, sobre todo, gracias por sus enseñanzas.

Al Dr. José Alberto Búrquez Montijo y al Dr. Jordan Kyril Golubov Figueroa por haber aceptado ser parte del comité de sinodales, sus comentarios fueron muy valiosos y enriquecedores.

A la Dra. Ma. Loraine Matías Palafox por sus sugerencias críticas y constructivas al trabajo final. Por su apoyo y ánimos en los últimos momentos.

Al Dr. Ángel Salvador Arias Montes por la revisión y determinación de la cactácea.

Al Dr. Armando Burgos Solorio por la revisión y determinación del curculiónido: *Gerstaeckeria bifasciata*.

A la Dra. Erika Arroyo Pérez, le estoy profundamente agradecida por sus contribuciones, apoyo en campo y en el laboratorio. Así como, por la revisión y valiosas sugerencias para mejoría de esta tesis.

A la Maestra María de Lourdes Martínez Cárdenas, por su incomparable amistad, gracias por sus palabras, su apoyo y por brindarme sus instalaciones en el Laboratorio de Cultivo *in vitro* de tejidos y células vegetales, UAM-I.

Les doy las gracias a todas las personas que me acompañaron a campo y que estuvieron trabajando conmigo en el laboratorio: Monserrat Ávila, Paola Mendoza, Mónica Meza, Alejandra Villalobos, Erika Arroyo, Ángeles González, Samantha Guzmán, Rosario Vega y a los grupos de Ecología y Bioconservación 16-O, 17-I, 17-O y 18-O.

Un sinfín de agradecimientos al Sr. Toribio Viñez y su Familia por su colaboración y permitirnos entrar a sus terrenos a realizar esta investigación.

A la administración del Centro Turístico de Desarrollo Económico (CENTUDE) dirigida por David Roque y Jorge Romero, gracias por su hospitalidad.

Al Sr. Ligorio Rodríguez y su Familia por permitirnos y apoyarnos para trabajar en sus terrenos.

A mis amigos y compañeros de la maestría: Alejandra, Itzel y Everardo que siempre nos apoyamos en los buenos y malos momentos.

## ***Dedicatoria***

*A mi madre, por todo el amor y cariño que me ha brindado, por confiar y creer siempre en mí.*

*Su trabajo y sacrificio me ha impulsado a superarme cada día.*

*A mi hermana, una parte importa de mi vida, le agradezco su amor y apoyo incondicional.*

*A mis tías Sandra y Janet Venegas, a las que siempre he admirado y son mi inspiración para seguir trabajando con esfuerzo y valentía.*

*A Marlene, por su amor y solidaridad, por inspirarme a continuar...*

*A mis fieles acompañantes: Maya, Gordo, Lu, Canela, Tomy, Caramelo, Barbie, Mancha,*

*Bombón y Pepe.*

## Resumen

*Stenocactus obvallatus* (DC) Hill es una cactácea globosa, endémica de México. En este trabajo se presentan las características demográficas, la dinámica poblacional y la biología reproductiva de una población de *S. obvallatus* en el municipio de Tierra Blanca, Guanajuato. Para ello se marcaron y siguieron durante dos años 451 individuos en un área total de 900 m<sup>2</sup>. Por medio de matrices de proyección poblacional de Lefkovitch, se determinaron las tasas finitas de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ), las cuales fueron inferiores a la unidad  $\lambda_{2016-2017} = 0.864$  (IC<sub>95%</sub>= 0.847-0.927) y  $\lambda_{2017-2018} = 0.858$  (IC<sub>95%</sub>=0.827-0.943) lo que indica que, de mantenerse el comportamiento demográfico observado, habría una reducción constante del tamaño poblacional. A través del uso de matrices de elasticidad, se determinó que los procesos demográficos con mayor contribución al valor de  $\lambda$ , para ambos años de observación, son la supervivencia (elasticidades de 0.70 y 0.66 para el primero y segundo año, respectivamente) seguida por el crecimiento (0.30 y 0.33) con un valor bajo en la fecundidad ( $2 \times 10^{-07}$  y  $1 \times 10^{-04}$ ). La categoría Adultos 2 (A2) y Juvenil 2 (J2) generaron el mayor impacto sobre el valor de  $\lambda$  para el primero y segundo año respectivamente. La especie presentó una floración invernal que se prolonga hasta el final de la primavera (enero-junio) coincidiendo con la época más seca del año. Las flores son diurnas, con el perianto blanco y una franja intermedia purpúrea que varía en sus tonalidades, además presentan síndrome melitófilo. Su longevidad es de dos días y depende de las condiciones ambientales (temperatura, precipitación y radiación solar). Casi no se observaron polinizadores y el principal herbívoro registrado fue el curculiónido *Gerstaeckeria bifasciata* (Coleoptera), el cual se encontró alimentándose de los botones, flores y las costillas del tallo. La especie presenta un sistema de apareamiento xenógama obligada



(OIC=5) y un sistema de cruce mixto, en el cual puede ocasionalmente presentarse autopolinización. Se obtuvo un 66% de germinación en las semillas obtenidas por entrecruza (40 frutos), mientras que las semillas obtenidas del único fruto, formado por la autopolinización natural mostró una germinación del 99%. Los frutos desarrollados por autopolinización pueden ser ventajosos en periodos de escasez de polinizadores, pero podrían presentar depresión endogamia.

## Abstract

This work presents the demographic, population dynamics, and reproductive biology of a population of *Stenocactus obvallatus* (DC) Hill, a globose cactus endemic to Mexico. We followed for two years 451 individuals in a population covering 900 m<sup>2</sup> in a locality near Tierra Blanca, Guanajuato, Mexico. Using Lefkovich matrixes, we estimated population grow rates significantly lower than one ( $\lambda_{2016-2017} = 0.864$  (IC<sub>95%</sub>= 0.847-0.927) and  $\lambda_{2017-2018} = 0.858$  (IC<sub>95%</sub>= 0.827 - 0.943)) indicating a reduction in the population size during the study period. Elasticity analysis showed that survival was the demographic process with the highest contribution to  $\lambda$ , for both years of study (0.70 and 0.66), growth was the next most important parameter (0.30 and 0.33), and fecundity was almost negligible ( $2 \times 10^{-07}$  y  $1 \times 10^{-04}$ ). Adult (A2) and Juvenile classes (J2) produced the highest impact on  $\lambda$  for the first and second years. The species flowers during the dry season starting in winter until the end of spring (January-June), depending on environmental conditions (temperature, precipitation, and solar radiation). flowers last between 1.5 and 2 days. Flowers are diurnal with a white perianth and midveins purple colored, and typically melitophilous. However, we could not detect any pollinators. Fruits-flowers were predated by the weevil *Gerstaeckeria bifasciata* (Coleoptera) which was found feeding on flower buds, flowers, and stem ribs. We found that this population has an obligate xenogamus breeding system (OIC=5) but occasionally there could be some self-fertilization. Seeds from cross-pollination fruits (n=40) had a sixty-six percent germination, while seeds from the only fruit derived from self-pollination had 99% germination. Fruits derived from self-pollination may be advantageous in periods of pollinator shortage but might have inbreeding depression.

## ÍNDICE

<b>Agradecimientos</b>	<b>5</b>
<b>Resumen</b>	<b>8</b>
<b>1. Introducción</b>	<b>13</b>
Ecología de poblaciones	14
Biología reproductiva	19
Antecedentes	25
<b>2. Justificación</b>	<b>27</b>
<b>3. Objetivos</b>	<b>28</b>
Objetivo general	28
Objetivos particulares	28
<b>4. Métodos</b>	<b>30</b>
<b>4.1. Especie de Estudio</b>	<b>30</b>
<b>4.2. Sitio de estudio</b>	<b>32</b>
<b>4.3 Demografía</b>	<b>36</b>
4.3.1 Establecimiento de las parcelas de estudio	36
4.3.2 Densidad poblacional y patrón de distribución espacial	36
4.3.3 Estructura de la población	37
<b>4.4 Dinámica poblacional</b>	<b>38</b>
4.4.1 Probabilidades de transición y mortalidad	38
4.4.2 Estimación de la fecundidad	38
4.4.3 Análisis matricial	39
4.4.4 Análisis de sensibilidad y elasticidad	40
4.4.5 Simulaciones numéricas	41
<b>4.5. Biología Reproductiva</b>	<b>42</b>
4.5.1 Fenología	42
4.5.2 Morfometría floral	42
4.5.3 Marcha floral	44
4.5.4 Sistema de apareamiento	44
4.5.5 Sistemas de cruce	46
4.5.6 Visitantes florales: interacciones planta-polinizador y planta-herbívoro	47
4.5.7 Germinación de semillas	47
<b>5. Resultados</b>	<b>50</b>
<b>5.1 Demografía</b>	<b>50</b>
5.1.1 Densidad poblacional y patrón de distribución espacial	50
5.1.2 Estructura de la población	51
<b>5.2 Dinámica poblacional</b>	<b>53</b>
5.2.1 Fecundidad por categorías	53

5.2.2 Matrices de sensibilidad y elasticidad	60
5.2.3 Simulaciones numéricas	64
<b>5.3 Biología reproductiva</b>	<b>66</b>
5.3.1 Fenología	66
5.3.2 Morfometría floral	69
5.3.3 Marcha floral	73
5.3.4 Sistema de apareamiento	75
5.3.5 Sistema de Cruza	76
5.3.6 Visitantes florales: interacciones planta-polinizador y planta-herbívoro	77
5.3.7 Germinación de semillas	81
<b>6. Discusión</b>	<b>83</b>
<b>7. Conclusiones</b>	<b>101</b>
<b>8. Literatura citada</b>	<b>102</b>
<b>9. Anexo</b>	<b>126</b>
1. Matriz de proyección poblacional promedio para la población de <i>S. obvallatus</i> .	

## 1. Introducción

La familia Cactaceae es originaria del continente americano, se encuentra distribuida desde Canadá hasta la Patagonia y comprende alrededor de 1500 especies (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991; Anderson, 2001; Hunt et al., 2006). México es el país con la mayor diversidad de cactáceas. Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991) reconocen 1080 taxones presentes en nuestro país (854 especies y 226 variedades) y Guzmán y colaboradores (2003) reconocen 913 taxones: 63 géneros, dentro de los cuales 518 especies son endémicos de México.

Uno de los grupos vegetales más importantes en los matorrales xerófilos es la familia Cactaceae (Arias, 1993). Aproximadamente, 269 especies que se distribuyen en México se incluyen dentro de la Norma Oficial Mexicana (NOM-059-2010); 59 especies mexicanas se encuentran en la lista de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN, por sus siglas en inglés), 40 especies están incluidas en el Apéndice I de la Convención Internacional sobre el Tráfico de Especies Silvestres de Flora y Fauna Amenazadas (CITES) (Arias et al., 2005) y la familia completa de las cactáceas ha sido incluida en el Apéndice II de CITES.

Las cactáceas son plantas xerófitas, que como resultado de su evolución en ambientes áridos presentan adaptaciones morfofisiológicas, como son, la presencia de espinas, tallos suculentos, raíces con una alta capacidad de absorción de agua y una vía metabólica fotosintética de tipo CAM (Gibson y Nobel, 1986). La característica más distintiva de las cactáceas es la presencia de areolas, meristemos especializados que se encuentran distribuidas a lo largo del tallo que pueden originar espinas, pelos y estructuras reproductivas (flores y frutos) (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991; Anderson, 2001; Jiménez Sierra, 2011).

Las cactáceas son elementos estructurales importantes en las comunidades vegetales que se desarrollan en ambientes áridos y semiáridos de México (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991; Hunt et al., 2006). Sin embargo, considerando el gran número de especies presentes en México se conoce poco sobre las historias de vida y los procesos demográficos y reproductivos de la mayoría de las especies de cactáceas de tamaño pequeño, como son el grupo de las cactáceas con formas de crecimiento globosa o cilíndrica, las cuales conforman la mayor parte de la diversidad de especies presentes en esta familia (Arias et al., 2005; Mandujano et al., 2010).

### **Ecología de poblaciones**

Una población es un conjunto de organismos de la misma especie que habitan en la misma área e interactúan entre sí (Krebs, 1985; Silvertown y Lovett Doust, 1995; Gotelli, 2008). La demografía es una ciencia que ayuda a describir numéricamente a las poblaciones mediante la descripción del tamaño, la densidad, la distribución espacial, la estructura poblacional, la proporción de sexos y los parámetros demográficos básicos (tasa de natalidad, de mortalidad, de inmigración y de emigración), en un intervalo de tiempo determinado (Harper y White, 1974; Caswell, 1989; Franco, 1990; Silvertown y Lovett Doust, 1995; Begon et al., 1996). Estos parámetros están relacionados con la historia de vida de las especies (Caswell, 1989; Silvertown y Lovett Doust, 1995; Krebs, 1999; Gotelli, 2008).

Un modelo demográfico debe partir del análisis del comportamiento de los diversos parámetros poblacionales que explican los cambios numéricos de una población. La dinámica poblacional puede ser analizada en términos cuantitativos de la siguiente forma:

$$N_{t+1} = N_t + B + I - D - E$$

donde  $N_{t+1}$  es el número de individuos en el tiempo  $t+1$ ,  $N_t$  es el número de individuos que compone la población en el tiempo  $t$ ,  $B$  y  $D$  son el número de nacimientos y de muertes, respectivamente, que hubo entre el tiempo  $t$  y el  $t+1$ ,  $I$  y  $E$  son la cantidad de organismos que inmigraron y emigraron en dicho periodo, respectivamente (Krebs, 1985; Silvertown y Lovett Doust, 1995; Begon et al., 1996; Gurevitch et al., 2006).

Una herramienta demográfica que ha probado ser muy útil en ecología de poblaciones han sido los modelos matriciales de proyección poblacional. Éstos permiten estimar la tasa finita de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ), tomando en cuenta la estructura de la población (por tamaños, edades, estadios o alguna otra variable de estado), además de resumir los valores de supervivencia, crecimiento y fecundidad (tasas vitales) por categoría en la estructura matricial ( $a_{ij}$ ) (Caswell, 1989). Existen diferentes tipos de modelos matriciales de proyección poblacional que están relacionados con la forma en que se clasifica a los individuos, ya sea por su edad (matriz de Leslie) o por su tamaño o estadio (Matriz de Lefkovitch) (Lefkovitch, 1965; Jensen, 1974; Caswell, 1989; Silvertown et al., 1993). Los Modelos Integrales de Proyección (IPM, por sus siglas en inglés) son una herramienta novedosa en los estudios de ecología de poblaciones la cual evita categorizar en clases discretas a los estadios de ciclo de vida y permite evaluar con mayor certidumbre las tasas demográficas (Easterling et al., 2000; Ellner y Rees, 2006; Doak et al., 2021).

La matriz de Lefkovitch ha sido un modelo comúnmente utilizado en el estudio de la dinámica poblacional en plantas, porque emplea los tamaños (altura, diámetro o cobertura) de los individuos que son más determinantes en su comportamiento demográfico. Esto es ventajoso porque en plantas, por su estructura modular, no existe una correlación edad-tamaño tan estricta como en animales (Lefkovitch, 1965; Caswell, 1989; Silvertown y Lovett Doust, 1995).

Una herramienta visual muy útil para la construcción de matrices de proyección poblacional son los diagramas de ciclo de vida de la población en estudio, los cuales se usan como base para la elaboración de la matriz de transición (**A**) y la ubicación de los valores de sus entradas individuales,  $a_{ij}$ , en donde los subíndices  $i$  y  $j$  se refieren al renglón y la columna en la que se ubica cada entrada dentro de la matriz **A**, respectivamente (Caswell, 1989; Silvertown y Lovett Doust, 1995; Gurevitch et al., 2006).

En la Figura 1 se muestra el diagrama del ciclo de vida de un organismo hipotético, en el que los círculos corresponden a las categorías consideradas (tamaños o estadios de desarrollo) y las flechas representan las posibles transiciones entre dichas categorías entre el tiempo  $t$  y el tiempo  $t+1$ . El crecimiento (G, por su sigla en inglés, growth) se refiere al paso a una categoría superior (flechas dirigidas hacia la derecha); la regresión (R = retrogression) se refiere al paso a una categoría inferior (flecha hacia la izquierda); la permanencia (S = stasis) se refiere a la continuidad en la misma categoría (flechas que salen de una categoría y que regresan a ella misma) y la fecundidad (F= fecundity) es la contribución de cada organismo promedio de la categoría en cuestión a la formación de nuevos individuos (generalmente a la primera categoría) (Lefkovitch, 1965; Caswell, 1989; Gotelli, 2008).

En el primer renglón de la matriz de proyección poblacional (**A**) se encuentran los valores de fecundidad (F); la diagonal principal representa las probabilidades de permanencia (S) de los



organismos en el mismo estadio; los valores por debajo de la diagonal principal representan el crecimiento (G) y los valores por encima de la diagonal principal representan las regresiones (R) (Fig. 2) (Lefkovitch, 1965; Caswell, 1989; Gurevitch et al., 2006; Gotelli, 2008).

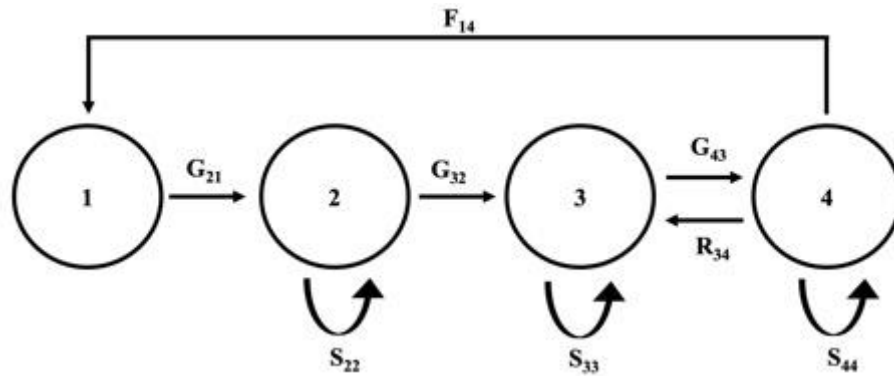


Figura 1. Gráfica del ciclo de vida de un organismo hipotético, en el que se reconocen cuatro categorías: G=crecimiento; R=regresión; S=permanencia; F=fecundidad (modificada de Caswell, 2001). Los subíndices  $ij$  en cada letra representan la probabilidad de transición o la contribución de los organismos de la categoría  $j$  a organismos de la categoría  $i$  entre  $t$  y  $t+1$ .

$$A = \begin{pmatrix} S_{11} & 0 & 0 & F_{14} \\ G_{21} & S_{22} & 0 & 0 \\ 0 & G_{32} & S_{33} & R_{34} \\ 0 & 0 & G_{43} & S_{44} \end{pmatrix}$$

Figura 2. Matriz de proyección poblacional (A) obtenida a partir del diagrama del ciclo de vida representado en la Figura 1.

A partir de la matriz de proyección poblacional es posible obtener una serie de datos demográficos de la población, que equivalen a las propiedades asintóticas de la matriz, es decir, cómo sería la población si el comportamiento demográfico representado por la matriz se mantuviera constante. Estas propiedades son el vector de la estructura estable de edades o

tamaños ( $w$ ), el vector de los valores reproductivos específicos para cada categoría ( $v$ ) y la tasa finita de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) (Caswell, 1989). La estructura estable de tamaños o edades corresponde al eigen-vector derecho de la matriz. Éste se obtiene iterando la matriz  $A$  (multiplicándola por un vector) y posteriormente multiplicándola por los vectores que vayan resultando de cada multiplicación, hasta obtener vectores cuyas proporciones internas se mantienen constantes (Caswell, 1989; Silvertown y Lovett Doust, 1995; Begon et al., 1996). Si se repite el mismo procedimiento, pero con la matriz transpuesta, entonces el vector estable que se alcanza corresponde al vector de los valores reproductivos específicos por categoría ( $v$ ), que matemáticamente corresponde al eigen-vector izquierdo de la matriz (Caswell, 1989; Silvertown y Lovett Doust, 1995; Gurevitch et al., 2006).

La tasa finita de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) es el eigen-valor dominante de la matriz (es decir, el de mayor valor) y representa la tasa a la que se multiplica la población entre  $t$  y  $t+1$ . Conforme la matriz se va iterando, el valor de  $\lambda$  se va estabilizando al mismo tiempo que se estabiliza el vector  $w$ . La tasa finita de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) se relaciona con la tasa intrínseca de crecimiento poblacional ( $r$ ) de la siguiente forma:

$$r = \ln \lambda$$

si  $\lambda = 1$ , entonces la población es numéricamente estable, si  $\lambda > 1$ , la población está creciendo y si  $\lambda < 1$ , la población decrece. El valor de  $\lambda$  representa una extrapolación de cómo sería el comportamiento de la población si esta se comportara como lo hizo durante el intervalo de tiempo en el cual se tomaron los datos.

Los modelos matriciales de proyección poblacional son modelos determinísticos, ya que suponen que el comportamiento demográfico de la población no cambia a través del tiempo (Caswell, 1989; Esparza-Olguín et al., 2005). Estos modelos suponen que todos los individuos

de una categoría particular tienen el mismo comportamiento demográfico, por lo que la clasificación de los organismos en categorías debe ser congruente con criterios biológicos.

Asociados a los modelos matriciales de proyección poblacional están los análisis prospectivos de sensibilidad y elasticidad (Gurevitch et al., 2006) que evalúan el efecto que tendrían sobre  $\lambda$ , cambios absolutos (sensibilidad) o relativos (elasticidad) en las diferentes entradas ( $a_{ij}$ ) de la matriz **A** (Caswell, 1989; Silvertown y Lovett Doust, 1995; de Kroon et al., 2000; Gurevitch et al., 2006).

Una herramienta que puede utilizarse con fines de manejo y conservación es la manipulación directa de las entradas de la matriz a través de simulaciones numéricas específicas, que busquen reflejar el efecto que tendrían diferentes escenarios demográficos o intervenciones de manejo. También permite identificar, al menos en principio, la intensidad de la intervención que sería necesaria para lograr resultados específicos y evaluar el efecto potencial de los principales factores de riesgo a los que se encuentran sometidas las poblaciones en condiciones naturales (Contreras y Valverde, 2002; Picó, 2002).

### **Biología reproductiva**

Estrechamente relacionado con los cambios numéricos poblacionales es el estudio de la biología reproductiva, que aborda los diferentes aspectos involucrados en el proceso de dejar descendencia y asegurar la permanencia de las especies a través del tiempo (Gurevitch et al., 2006; Camacho-Velázquez et al., 2016). En las plantas se reconocen dos tipos de reproducción: sexual por medio de la fecundación y asexual que implica propagación vegetativa y en algunos casos la apomixis (Holsinger, 2000; Camacho-Velázquez et al., 2016). En la reproducción sexual, se parte de la formación de gametos haploides ( $n$ ) femeninos y masculinos y de su unión

para la formación de un cigoto diploide ( $2n$ ), a partir del cual se originan nuevos individuos genéticamente diferentes a los progenitores. Los sistemas de cruce indican la manera en que se efectúa la fecundación, entre los que se encuentran la autogamia (cuando los gametos provienen del mismo individuo) y la alogamia (cuando los gametos provienen de individuos diferentes), la cual ofrece mayores posibilidades de variación genética entre los individuos y por lo tanto, favorece la prevalencia de las poblaciones (Bell, 1982; Holsinger, 2000; Gurevitch et al., 2006; Márquez-Guzmán et al., 2013). La reproducción asexual no es propiamente un tipo de reproducción, sino una forma de crecimiento en el cual ingresan partes de un individuo con el mismo complemento genético como nuevos organismos que pasan por todos los estadios de desarrollo (Begon et al., 1999; Holsinger, 2000). La propagación vegetativa, consiste en el surgimiento de organismos a partir de tubérculos, tallos, rizomas, estolones o algún otro tipo de tejido vegetativo, produciendo clones (ramets) que son genéticamente idénticos a la planta madre (Richards, 1986; Eguiarte et al., 1992; Gurevitch et al., 2006; Mandujano Sánchez, 2007; Márquez-Guzmán et al., 2013).

Los aspectos reproductivos son factores importantes que pueden limitar la distribución y abundancia de los organismos en la naturaleza y, por lo tanto, determinar la rareza de las especies (Rabinowitz, 1981; Martínez-Ramos et al., 2015; Molles, 2015; Matías-Palafox et al., 2017).

El estudio de la biología reproductiva en plantas, por vía sexual, abarca los siguientes aspectos:

1. La fenología reproductiva (fenología del griego *phainein*, aparecer o mostrar) es un carácter de historia de vida que describe las manifestaciones periódicas que ocurren en las plantas, como el inicio de la aparición de los botones florales, las flores, los frutos y las semillas,

así como la temporada de dispersión de semillas y de su germinación (Fenner 1998). La época de producción de flores en las plantas puede responder a cambios ambientales estacionales, como el cambio del fotoperiodo y el aumento de temperatura (Haddock y Chaplin 1982; Bowers 1996), así como la presencia de lluvia y el incremento de humedad (Alvim, 1960).

Sin embargo, a pesar de que existen señales ambientales uniformes en una comunidad, claramente no todos los individuos de una misma especie o especies que la componen producen flores simultáneamente, sino que puede observarse separación temporal en la aparición de flores o frutos entre individuos de una especie o entre especies que coexisten en una misma comunidad. Este fenómeno de separación temporal podría llevar a un reparto más eficiente de los polinizadores como recursos a lo largo del año (Waser, 1978, 1986; Dafni, 1992; Matías-Palafox et al., 2017; Arroyo-Pérez et al., 2019).

Gentry (1974), basado en sus observaciones de árboles de climas tropicales, reconoció cinco patrones fenológicos en términos de la floración: a) floración estacional (*steady state*), la cual se caracteriza por exhibir plantas con pocas flores por día y en un periodo de tiempo prolongado producir en un periodo de tiempo prolongado; b) floración cornucopia, existe una elevada producción de flores por periodos de hasta varias semanas; c) floración en masa (*big bang*), con una abundante producción de flores en un corto periodo de tiempo; y d) floración episódica (*multiple bangs*), que se caracteriza por la producción de flores durante distintos eventos, a manera de pulsos y a lo largo de un ciclo anual.

La sincronía en la floración implica ciertas ventajas para la planta, como, por ejemplo, estimular un forrajeo óptimo de los visitantes florales, incrementar las probabilidades de entrecruzamiento con individuos de la misma especie y propiciar el escape a la depredación de flores (florivoría). Todo lo anterior tendría el efecto de incrementar la adecuación individual

(Janzen, 1976; Thompson y Willson, 1979; Waser, 1986; Bailey y Ridsdill-Smith, 1991; Matías-Palafox et al., 2017; Arroyo-Pérez et al., 2019). Por otro lado, también se ha señalado que, al incrementar la densidad de flores, podría aumentar las probabilidades de que algunas de ellas no fueran visitadas y con ello perderían la oportunidad de ser fecundadas promoviendo la autocruza entre flores de la misma planta o de plantas cercanas, disminuyendo las tasas de entrecruza y puede incrementar la depresión por endogamia (Karron et al., 1995; Bishop y Schemske, 1998; Mitchell et al., 2009).

Otro aspecto en relación con la reproducción es la relación que se presenta entre el tamaño de los individuos y la cantidad de flores que producen. Se ha postulado que existe una relación entre el tamaño de las plantas y la asignación de recursos y energía destinada a la producción de estructuras reproductivas (Ollerton y Lack, 1998; McIntosh, 2002). En las cactáceas, el tamaño de la planta determina el número de meristemas reproductivos disponibles para la formación de estructuras reproductivas, ya que las areolas solo se desarrollan en un cierto sector del tallo (Jiménez-Sierra et al., 2019).

Cuando la floración coincide con la estación seca del año, puede facilitar la dispersión de semillas y la germinación podría iniciarse durante la temporada de lluvia subsecuente ((Godínez-Álvarez et al., 2003). El momento de la dispersión es particularmente importante para las especies desérticas de larga vida con reclutamientos episódicos, pues las plántulas se establecen y sobreviven sólo en años particularmente benignos, especialmente en términos de la cantidad y distribución de lluvia (Jordan y Nobel, 1981; Godínez-Álvarez et al., 2003; Bustamante y Búrquez, 2008)

2. El sistema de apareamiento (*breeding system*) (*sensu* Mandujano et al., 2010.), describe los aspectos de la expresión sexual en plantas que afectan la contribución genética a la siguiente

generación y toma en cuenta las características morfométricas de las flores, así como la distribución espacial y funcionalidad temporal de las estructuras femeninas y masculinas de la flor (Dafni, 1992; Mandujano et al., 2010; Camacho-Velázquez et al., 2016; Matías-Palafox et al., 2017). En algunas especies de plantas se puede presentar mecanismos que promueven la entrecruza para reducir o evitar la autopolinización como: i) dicogamia, que consiste en la separación temporal en las funciones masculinas y femeninas, si las anteras liberan el polen antes de que el estigma sea receptivo se le llama protandria, pero si el estigma es primero receptivo se le llama protoginia; ii) hercogamia, se refiere a la separación espacial entre androceo y gineceo en la misma flor (Lloyd y Webb, 1986; Webb y Lloyd, 1986; Mandujano et al., 2010; Márquez-Guzmán et al., 2013; Camacho-Velázquez et al., 2016).

El sistema de apareamiento puede estimarse a través del Índice de entrecruza (*outcrossing index*, OCI) y la relación polen/óvulos. Cruden (1977), clasifica cinco sistemas de apareamiento: a) cleistógamo: se presenta en flores sin anthesis y en organismos autocompatibles (autopolinización); b) autógamo obligado: la polinización sólo se lleva a cabo con el polen de la propia flor, con o sin vectores que la promuevan; c) autógamo facultativo: las flores tienden principalmente a la autopolinización, pero puede presentarse la polinización cruzada; d) xenógamo facultativo: en este sistema se favorece la entrecruza, no obstante, algunos individuos presentan la posibilidad de autopolinizarse si no se presentan las condiciones adecuadas para la entrecruza y e) xenógamo obligado: las flores sólo son fecundadas con el polen de flores de otros individuos de la misma especie, es decir, son estrictamente autoincompatibles. Las especies xenógamas necesitan producir una gran cantidad de polen que debe ser transportado o a otras plantas, por lo que la relación polen/óvulos (P:O) será mayor que en las especies autógamas las cuales no requieren transferir

el polen a otros individuos (Dafni, 1992; Cruden, 2000).

3. El sistema de cruza (*mating system*) involucra los patrones en la transmisión de genes entre generaciones y la formación de semillas asociada (Wyatt, 1983; Neal y Anderson, 2005; Mandujano et al., 2010; Camacho-Velázquez et al., 2016; Matías-Palafox et al., 2017). Se reconocen tres tipos de cruza: a) autocruza: se presenta en plantas autocompatibles, en las que una flor se poliniza con su propio polen (autogamia) o cuando el polen proviene de otras flores del mismo individuo (geitonogamia); b) entrecruza: la transferencia de polen debe darse a través de un vector que transporta el polen entre individuos diferentes; y c) mixto: en este se presenta tanto la autocruza como la entrecruza (Wyatt, 1983; Richards, 1986).

El éxito reproductivo para las especies que presentan entrecruza depende, principalmente, de la eficiencia de sus polinizadores ya que a través de su interacción permiten el intercambio genético (Reyes-Agüero et al., 2006; Camacho-Velázquez et al., 2016). Al mismo tiempo, los rasgos florales, la hercogamia y la protandria, la densidad y el tamaño de los individuos influirán de manera sustancial en la reproducción sexual (Bustamante y Búrquez, 2008; Martínez-Peralta et al., 2014; Larios-Ulla et al., 2015).

4. La abundancia local de las poblaciones depende principalmente de la germinación y el establecimiento de las plántulas (Godínez-Álvarez et al., 2003). La germinación de las semillas en la mayoría de las plantas es un proceso que representa un filtro poblacional muy importante, pues aun cuando los frutos produzcan numerosas semillas, sólo unas cuantas logran germinar en el campo. A su vez, la supervivencia temprana de las plántulas es muy baja, por lo que estos procesos esenciales para el reclutamiento de nuevos individuos constituyen un cuello de botella en la dinámica de las poblaciones (Godínez-Álvarez et al., 2003; Mandujano et al., 2010; Saldivar Sánchez y Navarro Carbajal, 2012; Arroyo-Pérez, 2014).



## Antecedentes

Hasta la fecha, son pocos los estudios demográficos, de dinámica poblacional y de biología reproductiva de las especies del género *Stenocactus*. La mayor parte de los estudios se han enfocado en descripciones morfológicas y en sus aspectos taxonómicos. Meyrán-García (2003; 2004) y Sánchez-Martínez y Galindo (1990) señalan que existen problemas para distinguir a las especies dentro del género, aunque el número de espinas y la presencia de una franja púrpura en los segmentos del perianto, pueden ayudar a esta diferenciación.

De las 18 especies del género reconocidas por Guzmán y colaboradores (2003), sólo se han reportado tres estudios ecológicos: 1) el estudio sobre la distribución espacial por Huerta-Martínez y Escobar-Santos (1998), los autores señalan, para una población de *S. dichroacanthus* var. *violaciflorus* (Quehl) Bravo en la localidad de los Llanos de Ojuelos (Jalisco-Zacatecas), que la mayoría de los individuos de la población estudiada viven sin la protección de nodrizas, y los individuos que están al abrigo de alguna planta generalmente se encuentran asociados a *Jatropha dioica* y *Trixis angustifolia*; 2) el estudio de Molina-Tovar (2019), evalúa algunas propiedades emergentes de una población de *S. multicostratus* en La Cruz del Pastos, Guanajuato. En el cual se encontró que la mayor parte de los individuos son adultos, requieren de 8 años para alcanzar su madurez sexual, los individuos jóvenes son escasos y que la mayoría de los individuos se encuentran distribuidos en sitios abiertos, expuesto a la luz solar. 3) En lo que se refiere a dinámica poblacional, López-Flores y Navarro-Carbajal (2009) estudiaron una población de *S. crispatus* en Los Ángeles Tétela (Puebla) y obtuvieron una tasa finita de crecimiento población  $\lambda = 1.2 \pm 0.26$  (intervalo de confianza al 95%), concluyendo que la población se encontraba en equilibrio numérico.

En lo que respecta a estudios de biología reproductiva en el género, Reyes-Tovar (2016) reporta, para una población de *S. arrigens* del Jardín Botánico Regional de Cadereyta “Ing. Manuel González de Cosío” (Qro.), una floración y fructificación de enero a abril, con un sistema de cruce mixto y un sistema de apareamiento xenógamo obligado, las flores presentan hercogamia y dicogamia (protándria).

Por su parte, Ramírez y colaboradores (2010) estudiaron una población de *S. multicosatus* (Hidmann ex K. Schumann) A. Berger del Área Natural Protegida “Sierra Corral de los Bandidos” (Nuevo León) y encontraron 25 especies de insectos asociados a las flores, de los cuales 11 se sugieren como polinizadores verdaderos. Entre los visitantes se encuentran insectos de los órdenes Himenóptera (56%) y Coleóptera (28%) y la familia con mayor frecuencia de visitas fueron Coleoptera: Melyridae. Estos autores mencionan que los factores ambientales como la temperatura y la nubosidad fueron determinantes para iniciar la antesis y para que las flores fueran visitadas por los insectos.

Así mismo, Almaraz-Abarca y colaboradores (2007) encontraron derivados de ácidos fenólicos en el polen de *S. multicosatus*, lo cual se ha asociado en algunas especies con el desarrollo y germinación del tubo polínico. Por otro lado, González Cortés (2015) realizó estudios sobre la germinación *in vitro* de semillas de esta misma especie, reportando un porcentaje de germinación del 80 % para las semillas colectadas en la localidad de Carneros, Coahuila y un 100% para la localidad de Cedral, San Luis Potosí.

## 2. Justificación

Los estudios sobre la demografía, dinámica poblacional y biología reproductiva en cactáceas se han incrementado en los últimos años (Godínez-Álvarez et al., 2003; Mandujano et al., 2010), sin embargo, siguen siendo escasos los estudios en relación con el número total de especies de cactáceas endémicas de nuestro país (por mencionar algunos: Portilla-Alonso y Martorell, 2011; Saldivar Sánchez y Navarro Carbajal, 2012; Mandujano et al., 2015; Martínez-Ramos et al., 2016; Matías-Palafox et al., 2017; Arroyo-Pérez et al., 2019).

Los estudios en poblaciones aisladas, como es el caso de la población de *S. obvallatus* que aquí se estudia, son de importancia, en general, para proporcionar bases para el diseño de futuras estrategias para la conservación y protección de esta especie.

Las preguntas de investigación que sustentan la presente investigación, tomando como base la población de estudio, fueron las siguientes:

¿Cómo es la densidad, el patrón de distribución y la estructura poblacional de la población estudiada de *Stenocactus obvallatus*? ¿Cómo es su dinámica poblacional? ¿Cómo es la fenología? ¿Cuál es el sistema de apareamiento presente en la especie?

### **3. Objetivos**

#### **Objetivo general**

Describir la demografía, la dinámica poblacional y la biología reproductiva de una población de *Stenocactus obvallatus* en Guanajuato, para contribuir al conocimiento de la especie.

#### **Objetivos particulares**

- Describir la densidad, el patrón de distribución espacial y la estructura poblacional de la población estudiada.
- Analizar su dinámica poblacional y determinar la importancia de los distintos procesos demográficos: permanencia, crecimiento y fecundidad.
- Estimar, mediante simulaciones numéricas con las matrices de proyección poblacional, las condiciones demográficas en las que se alcanzaría una tasa de crecimiento poblacional igual o mayor a uno.
- Describir la biología reproductiva de la especie: fenología, sistema de cruza y sistema de apareamiento (índice de entrecruza de Cruden, OCI, y la relación polen/óvulo).
- Determinar la viabilidad de las semillas obtenidas en los distintos tratamientos de polinización mediante su germinación en condiciones de laboratorio.

## Hipótesis

De acuerdo con estudios previos sobre biología reproductiva y demografía de cactáceas globosas, se espera que:

- *Stenocactus obvallatus* al ser una cactácea globosa presente un patrón de distribución espacial de tipo agregado probablemente por un efecto nodriza que genera un microambiente favorable para este cactus.
- el valor de la tasa finita de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) sea cercano al equilibrio y que los procesos demográficos que más contribuyan a  $\lambda$ , sean la supervivencia (estasis) seguida del crecimiento.
- la especie presente un sistema de entrecruza facilitado por la visita de abejas.
- las semillas producto de las entrecruzas tengan un mayor porcentaje de germinación con respecto a las procedentes de autocruzas.

## 4. Métodos

### 4.1. Especie de Estudio

*Stenocactus obvallatus* (DC) Hill es una cactácea globosa a globosa-ovoide, de 6 a 11 cm de diámetro, de color verde opaco. Su tallo tiene alrededor de 34-56 costillas delgadas, onduladas y sinuadas con 2-4 areolas por costilla. Cada areola presenta de 4-6 espinas radiales, delgadas de 4-12 mm de longitud, de color blanco. 4 espinas centrales; una superior aplanada y angosta, café rojizo en la punta, hasta 5 cm de longitud, 3-4 mm de ancho; dos espinas laterales anchas, subaplanadas, angulares y extendidas, de 10 a 20 mm de longitud. Sus flores miden 20 a 30 mm de longitud; tienen un tubo verdoso, con escamas suborbiculares, apiculadas, con el margen blanco y la franja media verdosa; los segmentos externos del perianto son lanceolados con la línea media purpúrea y el margen blanco; los segmentos interiores del perianto tienen un ancho margen blanco y el centro de color violeta claro o purpúreo; los filamentos son amarillo verdosos a blanquecinos; el estilo es purpura; el estigma tiene de 6-9 lóbulos y es amarillento (Fig. 3) (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991; Anderson, 2001; Hunt et al., 2006).

*Stenocactus obvallatus* se desarrolla en suelos pedregosos, con poca profundidad (1-10 cm) y en terrenos con pendientes que van de 0° a 15° (Huerta Martínez y Escobar Santos, 1998). La especie es endémica de México y se reportan poblaciones en 12 estados del centro y noreste de la República Mexicana: Aguascalientes, Ciudad de México, Durango, Estado de México, Guanajuato, Hidalgo, Jalisco, Nuevo León, Querétaro, San Luis Potosí, Veracruz y Zacatecas (Fig. 4) (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991; Anderson, 2001; Guzmán et al., 2003; Hunt et al., 2006).



Figura 3. *Stenocactus obvallatus* (DC) Hill: a) individuos en la población estudiada; b) zona apical de un individuo mostrando una flor en anthesis y dos botones florales; c) frutos inmaduros; d) fruto maduro y e) conjunto de semillas de un fruto (sin el pericarpio) con restos del perianto.



Figura 4. Estados de la República Mexicana en donde se ha registrado *Stenocactus obvallatus*. (Modificado de Guzmán et al., 2003).

## 4.2. Sitio de estudio

El estudio se desarrolló en el predio “Cactáceas Gigantes” dedicado al ecoturismo y conservación de cactáceas de la región. Se encuentra ubicado en las coordenadas geográficas 21° 05′ 43″ latitud N; 100° 10′ 33″ longitud W a una altitud de 1,787 m s.n.m. (Fig. 5), localizado dentro del Municipio de Tierra Blanca (Gto.). El municipio de Tierra Blanca se encuentra en el noreste del estado de Guanajuato. Colinda con tres áreas naturales protegidas: la Reserva de la Biosfera Sierra Gorda Queretana, la Reserva de la Biosfera Sierra Gorda de Guanajuato y el Parque estatal Pinal de Zamorano. El municipio pertenece a la provincia de la Sierra Madre Oriental (Rzedowski, 1981).

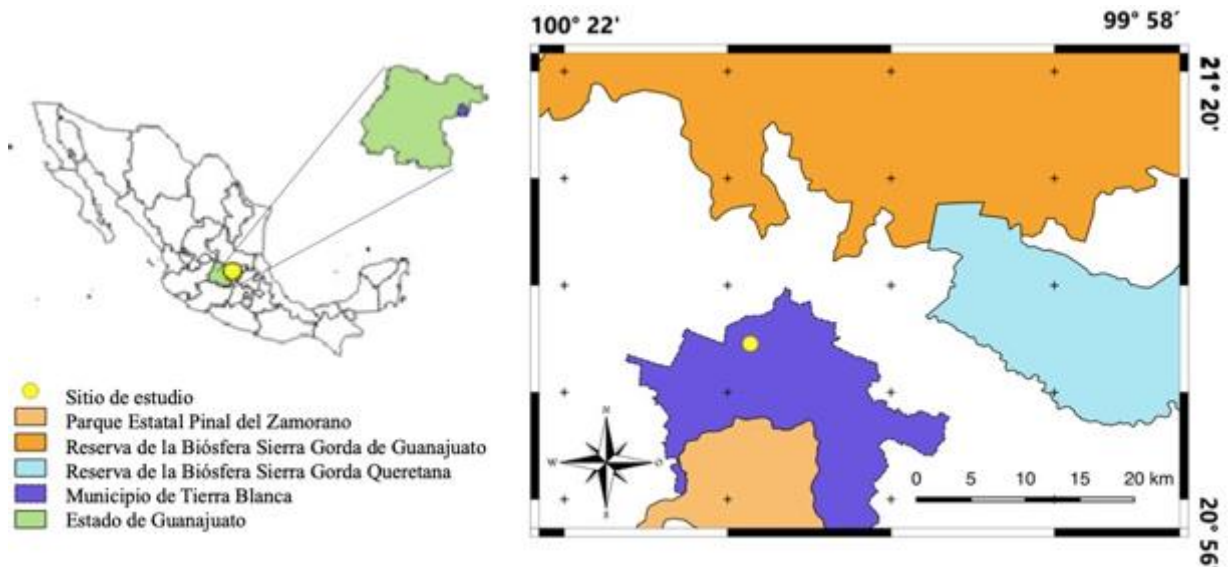


Figura 5. Ubicación de la población de *Stenocactus obvallatus* ubicada en el estado de Guanajuato, en el municipio de Tierra Blanca. Se, señalan las Áreas Naturales Protegidas cercanas al sitio.



El clima de la zona es semiseco, cálido (BS<sub>1</sub>kw); la temperatura media anual es de 19.2 °C y la precipitación anual es de 600 mm con una mayor precipitación en los meses de junio a septiembre (verano) (Carranza-González, 2005; CONABIO, 2012; Hernández Cerda et al., 2018; datos de la estación más cercana: Estación Agrometeorológica de los Arquitos, Gto.). En el sitio se encuentran afloramientos de riolita de tonos rosados asociada a cristales de topacio y ópalos, así como la presencia de caliche en la parte baja (Gasca, com. pers.).

En la zona se presenta una comunidad de matorral xerófilo en donde predominan plantas como *Bursera fagaroides* (Kunth) Engl., *Fouquieria splendens* Engelm., *Hechtia podantha* Mez, *Jatropha dioica* Sessé, *Mimosa biuncifera* Benth. y *Prosopis laevigata* (Willd.) M.C. Johnst. con presencia de especies de cactáceas como *Coryphantha erecta* (Lem. ex Pfeiff.) Lem., *Coryphantha radians* (DC.) Britton & Rose, *Cylindropuntia imbricata* (Haw.) F.M.Knuth, *Echinocactus platyacanthus* Link & Otto, *Echinocereus pectinatus* (Scheidw.) Engelm., *Ferocactus recurvus* (Mill.) Borg, *Ferocactus histrix* (DC.) G.E.Linds, *Mammillaria muehlenpfordtii* Foerster, *Mammillaria uncinata* Zucc. ex Pfeiff., *Myrtillocactus geometrizans* (Mart. ex Pfeiff.) Console, *Neolloydia conoidea* (DC.) Britton & Rose, *Opuntia ficus indica* (L.) Mill., *Stenocereus queretaroensis* (F.A.C.Weber ex Mathes.) Buxb. y *Stenocactus obvallatus* (Fig. 6) (Palomo Morales, 2018). Además, se presenta pastizal inducido de *Melinis repens* (Willd.) Zizka (Melgoza Castillo et al., 2014) (Fig. 7).

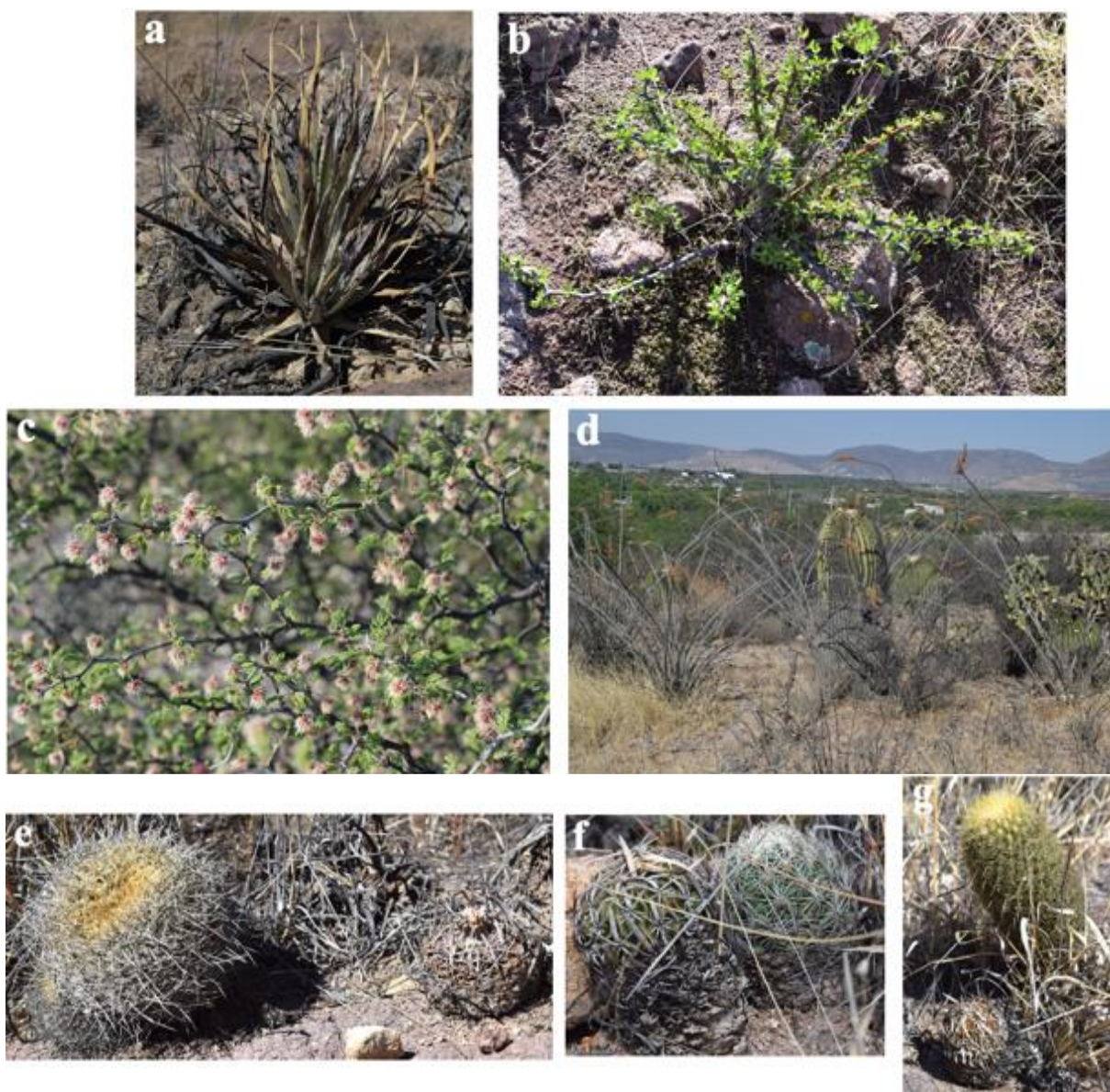


Figura 6. Algunas de las plantas presentes en el sitio “Cactáceas Gigantes” Tierra Blanca, Guanajuato. a) *Hechtia podantha*; b) *Jatropha dioica*; c) *Mimosa biuncifera* en floración; d) Parte del matorral xerófilo con presencia de *Echinocactus platyacanthus*, *Cylindropuntia imbricata* y *Fouquieria splendens*; e) *Mammillaria muehlenpfordtii* junto a *Stenocactus obvallatus*; f) individuo de *Coryphantha radians* (a la derecha) junto a *S. obvallatus* (izquierda) y g) *C. erecta* (dcha.) y un individuo de *S. obvallatus* (izqda.).

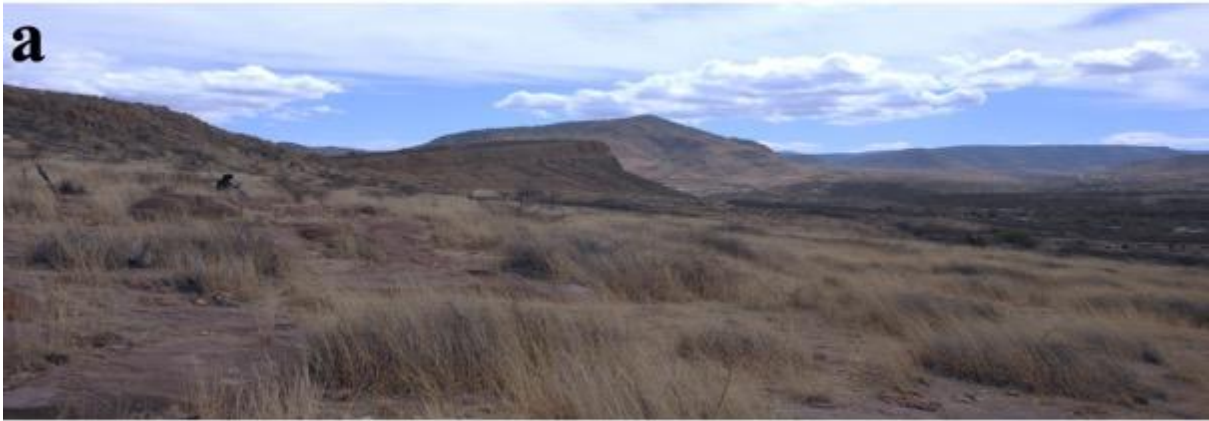


Figura 7. Vistas panorámicas del sitio de estudio: a) en época de secas (febrero); b) en época de lluvias (junio) y c) al final del periodo de lluvias (septiembre).

### 4.3 Demografía

#### 4.3.1 Establecimiento de las parcelas de estudio

En septiembre de 2016 se trazaron 9 parcelas permanentes de observación, abarcando la mayor parte de la distribución de la población de *S. obvallatus*. Cada parcela fue de 10 × 10 m (100 m<sup>2</sup>) cubriendo un área de 900 m<sup>2</sup>. Cada individuo de la especie de estudio encontrado dentro de las parcelas se marcó con una etiqueta de aluminio de 5 cm de largo, la cual se fijó al suelo con la ayuda de un clavo y se elaboró un mapa por parcela con la ubicación de cada individuo para poder localizarlos en el futuro.

#### 4.3.2 Densidad poblacional y patrón de distribución espacial

La densidad poblacional (individuos/m<sup>2</sup>) se determinó por parcela, considerando el número de individuos de *S. obvallatus* dividido entre la superficie de cada una de ellas (100 m<sup>2</sup>). A partir de esto, se determinó la densidad media de la población (Krebs, 1999).

Para determinar la distribución espacial de los individuos, cada parcela se dividió en subparcelas de 1 m<sup>2</sup> y se determinó la frecuencia de individuos dentro de éstas. El patrón de distribución se calculó mediante el Índice de Dispersión (ID) (Ludwing y Reynolds, 1988; Matías-Palafox, 2007; Lumbreras et al., 2008):

$$ID = \frac{S^2}{\bar{x}}$$

donde  $\bar{x}$  es la media aritmética de la frecuencia de aparición de individuos en cada subparcela y  $S^2$  es la varianza de estas frecuencias. Si el  $ID = 1$ , la distribución se considera uniforme; si  $ID > 1$  la distribución es agregada y si es  $ID < 1$  la distribución es al azar o aleatoria. En cada

parcela se realizó una prueba de  $\chi^2$  para saber si el patrón de distribución era significativamente diferente de 1 utilizando la siguiente formula:

$$\chi^2 = \left( \frac{s^2}{\bar{x}} \right) (n - 1)$$

donde  $n$  es el número de cuadros tomados en cuenta en cada parcela. El valor calculado fue comparado con el valor de tablas de  $\chi^2$  con  $n-1$  grados de libertad y un rango  $\alpha$  de 0.025-0.975.

### 4.3.3 Estructura de la población

En las parcelas de estudio, se realizaron tres muestreos anuales (2016, 2017 y 2018), registrando para cada individuo su altura (con ayuda de un flexómetro) y su diámetro con la ayuda de un vernier. La población se estructuró en diámetros y en su madurez sexual (tomando en cuenta si el individuo formaba, o no, estructuras reproductivas y por el número promedio de flores por individuo por categoría de tamaño) (Tabla 1). Todos los individuos se consideraron como monopódicos, ya que los organismos próximos examinados resultaron ser independientes.

Tabla 1. Categorías de tamaño de los individuos de *S. obvallatus* definidas por su condición reproductiva para analizar su demografía.

Nombre de la categoría	Diámetro promedio (cm)	Estadio de desarrollo	Reproducción	Promedio de flores/individuo ( $\pm$ DE)
PL	< 1	Plántulas	No	-
J1	1.1 - 3.79	Juveniles	No	-
J2	3.8 - 4.9	Juveniles	Si	1*
A1	5 - 6.14	Adultos	Si	2.92 $\pm$ 1.85
A2	6.15 - 7.39	Adultos	Si	3.60 $\pm$ 1.74
A3	7.4 - 8.29	Adultos	Si	4.06 $\pm$ 2.30
A4	>8.30	Adultos	Si	5.11 $\pm$ 3.57

\*en esta categoría pueden formarse pocos botones y pocas flores.

## 4.4 Dinámica poblacional

### 4.4.1 Probabilidades de transición y mortalidad

Para construir la matriz de proyección poblacional determinaron las probabilidades de que un individuo de cada categoría  $x$  pase a una o más de las siguientes categorías ( $x+1$ ) o bien, que permanezca en la misma categoría o que muera en el periodo de un año (Caswell, 1989). Estas probabilidades se calcularon como el número de individuos que había originalmente en cada categoría, dividido entre el número de individuos que sobrevivieron al siguiente año del muestreo. Para las probabilidades de supervivencia y transición de los individuos de la primera categoría se tomó en cuenta un valor estimado de 0.001 porque no se observó supervivencia de las plántulas en campo (Valverde et al., 2004).

### 4.4.2 Estimación de la fecundidad

Las entradas de fecundidad (primer renglón de la matriz) se estimaron como el número promedio de plántulas producidas por individuo de cada categoría por año (2016-2017 y 2017-2018), utilizando la siguiente ecuación (Esparza-Olguín et al., 2002, 2005):

$$F_x = (nf_x) (s_x) (g) (e)$$

donde  $F_x$  es el número de plántulas con las que contribuye un organismo promedio de la categoría  $x$  entre  $t$  y  $t+1$ ;  $nf_x$  es el número promedio de frutos que produce un individuo de la categoría  $x$ ;  $s_x$  es el número promedio de semillas por fruto;  $g$  es la probabilidad de germinación de las semillas en el campo; y  $e$  es la probabilidad de establecimiento de la plántula (i.e. la probabilidad de que una plántula recién emergida siga viva un año después).

Para determinar el número promedio de frutos por planta se realizaron conteos mensuales de los frutos que aparecían en cada individuo (N=451 individuos) y se dividió entre el total de individuos presentes por categoría. Para determinar el número promedio de semillas por fruto se colectaron 78 frutos de 43 individuos de febrero a abril del 2017. Los frutos se transportaron al laboratorio en bolsas de papel, donde se contabilizó su número de semillas.

La probabilidad de germinación ( $g$ ) en el hábitat se estimó a partir de la observación de las semillas germinadas en el sitio de estudio (4 semillas en el primer año y 2 en el segundo año). Para obtener este valor se consideró el número promedio de semillas por fruto multiplicado por el número total de frutos formados cada año y dividido entre las plántulas vistas en campo en cada periodo. Debido a que ninguna de las plántulas observadas sobrevivió un año, a la variable  $e$  se le asignó el valor estimado de 0.001, este valor es simulado para otros estudios en cactáceas (Contreras y Valverde, 2002; Esparza-Olguín et al., 2002, 2005; Valverde et al., 2004; Portilla-Alonso y Martorell, 2011).

#### **4.4.3 Análisis matricial**

A partir de las probabilidades de supervivencia, transición, regresión y fecundidad de los individuos por intervalo, se construyó el diagrama de ciclo de vida para cada año de observación.

Tomando en cuenta los datos del diagrama del ciclo de vida, se construyeron las matrices anuales de proyección poblacional de tipo Lefkovitch para *S. obvallatus* con las cuales se estimó la tasa finita de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ), calculando el eigenvalor dominante de la matriz; la estructura estable de tamaños ( $w$ ) y los valores reproductivos específicos para cada categoría

( $v$ ), calculando el eigen-vector derecho y el eigen-vector izquierdo de la matriz, respectivamente utilizando el programa Popbio del lenguaje de programación R (Caswell, 1989; Gotelli, 2008).

Para conocer si existen diferencias significativas entre la estructura estable de tamaños y la estructura observada se realizó una prueba de bondad de ajuste (Zar, 2010). El intervalo de confianza de  $\lambda$  al 95% se estimó mediante el método de bootstrap con 1000 iteraciones, propuesto por Caswell (2001) y siguiendo el método propuesto por Stubben y Milligan (2007) con el paquete popbio en RStudio Versión 1.2.5019.

#### **4.4.4 Análisis de sensibilidad y elasticidad**

La contribución de los procesos demográficos al crecimiento de la población ( $\lambda$ ), se evaluó mediante el análisis de las matrices de sensibilidad y elasticidad (Caswell, 1989, 2000). La matriz de sensibilidad muestra qué tan sensible es  $\lambda$  a cambios absolutos en las entradas de la matriz de proyección poblacional. Esta matriz se calculó utilizando los vectores  $w$  y  $v$  (de Kroon et al., 1986) según la siguiente ecuación:

$$s_{ij} = v_i w_j / \langle w, v \rangle$$

donde:

$s_{ij}$  es la sensibilidad de  $\lambda$  a cambios en la entrada  $a_{ij}$  de la matriz de proyección poblacional;

$v_i$  es el elemento  $i$  del eigenvector izquierdo o vector de los valores reproductivos;

$w_j$  es el elemento  $j$  del eigenvector derecho o vector de la estructura estable de tamaños;

$\langle w, v \rangle$ : es el producto escalar dado por la multiplicación de los vectores  $w$  y  $v$ .

La matriz de elasticidad se calculó con el fin de analizar la contribución relativa de cada uno de los procesos demográficos implicados en la dinámica poblacional. Las entradas de la matriz



de elasticidad miden los cambios proporcionales que sufriría  $\lambda$ , ante cambios proporcionales en cada entrada de la matriz de proyección poblacional (de Kroon et al., 1986) y se calcula como:

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

donde:

$e_{ij}$  es la elasticidad asociada al elemento  $a_{ij}$ ;

$a_{ij}$  corresponde a cada elemento de la matriz de proyección poblacional **A**;

$s_{ij}$  = corresponde a cada uno de los elementos de la matriz de sensibilidad.

A través de esta matriz se calculó también la importancia relativa de las diferentes categorías de tamaño en la determinación de los valores de  $\lambda$ , sumando las entradas de la matriz de elasticidad correspondientes a cada categoría.

#### **4.4.5 Simulaciones numéricas**

Se realizaron varias simulaciones, modificando las entradas originales de la matriz de proyección poblacional promedio (Anexo 1) (Esparza-Olguín et al., 2002, 2005; Martínez-Flores et al., 2010). Estas fueron:

- 1) Se incrementaron los valores de la entrada  $a_{21}$  (establecimiento de plántulas), del valor estimado de 0.001 a 0.95, con el objetivo de simular el efecto al implementar acciones, por ejemplo, la introducción de plántulas como producto de un esfuerzo potencial de restauración ecológica en la población.
- 2) Se incrementó la fecundidad de todas las categorías simultáneamente, multiplicando directamente el valor original por 100.

- 3) Además, se realizaron simulaciones modificando simultáneamente los valores de fecundidad y del establecimiento de plántulas hasta 100 veces su valor original.

## **4.5. Biología Reproductiva**

### **4.5.1 Fenología**

Para el seguimiento de la fenología reproductiva, se consideraron los 451 individuos de *S. obvallatus* marcados en septiembre del 2016. Se realizaron seis visitas mensuales en las cuales se registró el número de estructuras reproductivas (primordios florales (botones), flores y fruto) durante la época reproductiva (de enero-mayo 2017 y de enero-junio 2018). Se realizaron gráficos de fenología y se determinó las diferencias entre el número de estructuras reproductivas y el tamaño de los individuos por año. Tomando en cuenta las observaciones de campo, se determinaron las probabilidades de transición entre las estructuras reproductivas o fenofases, es decir: de botón a flor y de flor a fruto para cada año (Dafni, 1992).

### **4.5.2 Morfometría floral**

Para determinar la morfometría de las flores, se recolectaron 23 flores en anthesis de diferentes individuos y se llevaron al laboratorio, donde con ayuda de un vernier se determinaron los siguientes parámetros: 1) altura de la flor; 2) diámetro del perianto; 3) diámetro externo del tubo floral; 4) longitud del estilo; 5) diámetro de la apertura de los lóbulos del estigma; 6) longitud de los filamentos; 7) diámetro ecuatorial de la cámara ovárica; 8) diámetro polar de la cámara ovárica; 9) longitud de la cámara nectarial; y 10) separación vertical entre estigma y anteras distales (Hercogamia) (Fig. 8). Además, se contó el número de lóbulos del estigma, número de

óvulos, número de estambres y número de granos de polen por antera (ver más adelante). De todos los caracteres florales se obtuvo la media y la desviación estándar.

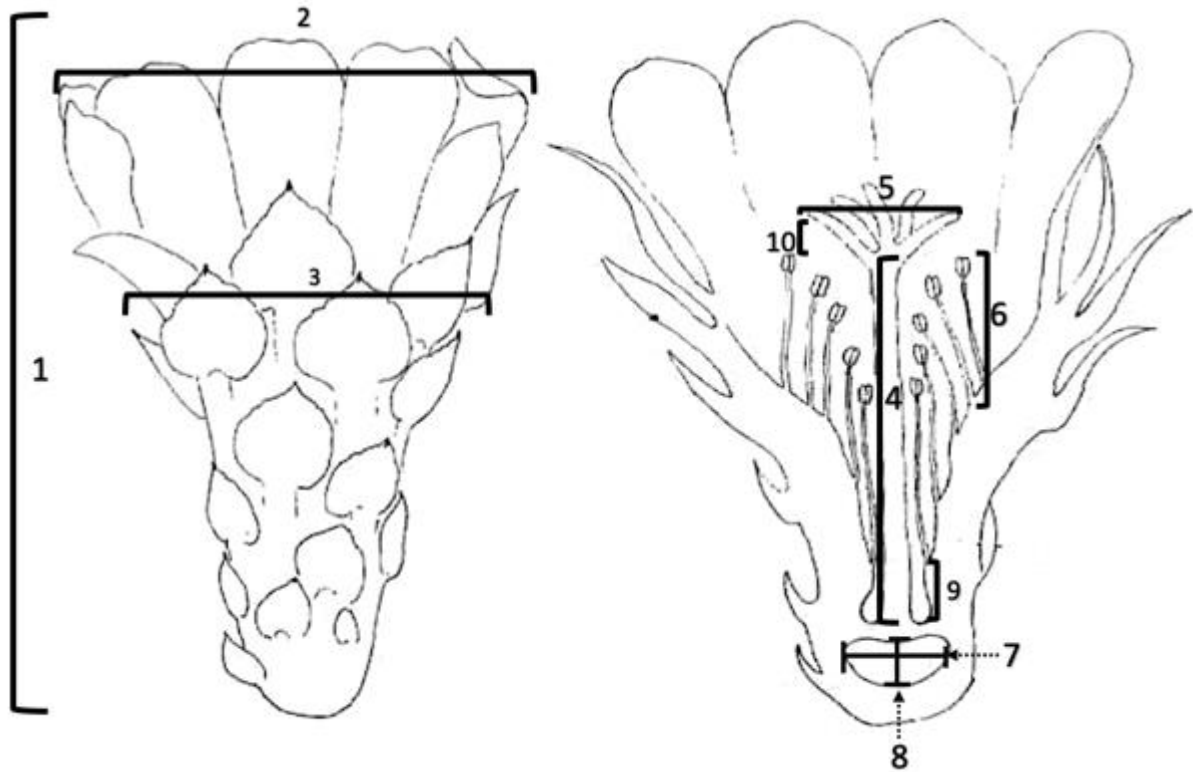


Figura 8. Diagrama de la flor del género *Stenocactus* (modificado de Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991), donde se señalan los parámetros estudiados.

El número de granos de polen por antera se obtuvo a partir de cinco anteras de ocho botones de individuos diferentes ( $N = 40$  anteras). Las anteras, se colocaron en un portaobjetos con una gota de agua, se colocó el cubreobjetos y se presionó ligeramente para así dispersar los granos de polen en el portaobjetos. Para cuantificar estos granos, las muestras se observaron en un microscopio óptico a 200X y el número medio de granos de polen por antera se multiplicó por el número de estambres contabilizados en las flores.

### **4.5.3 Marcha floral**

Para conocer el comportamiento de las flores, se siguieron 17 flores en anthesis los días 30 y 31 de enero de 2017. Las observaciones se realizaron a intervalos de 90 minutos, comenzando a las 11:00 am y finalizando a las 8:30 pm, registrando la temperatura ambiental (con un termómetro portátil marca Oaklon TEMP 5); la temperatura de la flor (con un termómetro infrarrojo marca Benetech GM300); la dehiscencia de las anteras y la receptibilidad del estigma. Esta última se basó en la observación cualitativa de presencia de exudados y adhesión de polen al estigma, y siguiendo el método de Osborn y colaboradores (1988), se colocó una gota de peróxido de hidrogeno al 3% sobre el estigma de cinco flores en anthesis, este método se basa en la reacción de la enzima peroxidasa en el estigma, indicando que este es receptivo al producir burbujas sobre el mismo.

También con un vernier digital se midieron los siguientes parámetros: 1) diámetro del perianto; 2) apertura de los lóbulos del estigma; 3) diámetro del área ocupada por las anteras dentro del tubo floral; y 4) distancia entre las anteras distales y los lóbulos del estigma.

### **4.5.4 Sistema de apareamiento**

El Sistema de Apareamiento de *S. obvallatus* se determinó a través del índice de entrecruza de Cruden (OCI) y la relación polén/óvulo (P/O) (Cruden, 1977, 2000; Cruden y Miller-Ward, 1981).

El OCI, evalúa diversos aspectos de las flores, otorgando determinados puntajes a las características que presente la flor y la suma de los valores obtenidos indica el sistema de apareamiento que presenta la especie:

- Tamaño de la flor: se le da un valor de 0 cuando la flor tiene <1 mm de diámetro, 1 cuando las flores miden entre 1 y 2 mm de diámetro, 2 cuando las flores miden entre 2 y 6 mm de diámetro y 3 para flores de más de 6 mm de diámetro.
- Hercogamia (separación espacial de los sexos): se asigna un valor de 0 si no se presenta hercogamia y un valor de 1 si se presenta esta separación. La hercogamia se analizó mediante un análisis de *t* pareada, usando los datos de morfometría floral de la longitud del estilo del estigma y de los filamentos de los estambres.
- Dicogamia (separación funcional temporal de los sexos): valor de 1 si existe separación, la cual puede ser por protandria o por protoginia y se da el valor de cero cuando la función masculina y femenina son simultáneas, es decir cuando existe homogamia.

Los valores relacionados con la dicogamia se obtuvieron de la marcha floral en campo tomando en cuenta el tiempo de inicio y duración de la receptividad del estigma, así como la de la dehiscencia de las anteras.

La relación P/O se obtuvo dividiendo el número de granos de polen por flor entre el número de óvulos de estas (Tabla 2).

Tabla 2. Sistema de Apareamiento según OCI y la relación la relación polen/óvulo (P/O) de las flores (Cruden, 1977).

OCI	Sistema de apareamiento	Relación P/O (promedio) ± e.e
0	Cleistógamo	4.7:1 ± 0.7
1	Autógamo	27.7:1 ± 3.1
2	Autógamo facultativo	168.5:1 ± 22.1
3	Xenógamo facultativo	796.6:1 ± 87.7
4	Xenógamo obligado	5859.2:1 ± 936.5

#### 4.5.5 Sistemas de cruza

Para determinar el sistema de cruza, se realizaron en el campo cinco tratamientos de polinización controlada en la temporada reproductiva de 2017 (la  $N$  mencionada en cada tratamiento corresponde a flores de distintos individuos) (Dafni, 1992).

- 1) Control (C) ( $N = 48$ ): estas flores sólo se marcaron y no se realizó en ellas ningún tratamiento.
- 2) Entrecruza artificial (EA) ( $N = 13$ ): las flores se polinizaron manualmente con polen de otros individuos ( $N \pm 4$  flores de distintos individuos) y cubiertas con bolsas de tela de organza.
- 3) Autopolinización artificial (AA) ( $N = 17$ ): las flores se aislaron momentos antes de la antesis con bolsas de tela de organza para polinizarlas manualmente con su propio polen y se cubrieron nuevamente con bolsas de tela de organza.
- 4) Autopolinización natural (AN) ( $N = 28$ ): las flores en antesis se aislaron con bolsas de tela de organza y no se realizó manipulación.
- 5) Geitonogamia (GE) ( $N = 11$ ): las flores se polinizaron manualmente con el polen proveniente de otras flores del mismo individuo y se aislaron con bolsas de tela de organza.

Se realizó el seguimiento de la producción y la maduración de los frutos y un mes y medio después de las manipulaciones, cuando los frutos se encontraban maduros, éstos se recolectaron y se llevaron al laboratorio para contabilizar las semillas. El éxito reproductivo entre los tratamientos de polinización controlada se evaluó a partir de la formación de frutos y semillas obtenidos por tratamiento de polinización. La producción de frutos (*fruit set*) se calculó como la proporción de frutos formados por las flores de cada tratamiento y se contabilizaron el número de semillas por fruto (*seed set*). Los resultados obtenidos se compararon mediante un modelo lineal generalizado (GLM). Para el *fruit set* se asignó la distribución binomial y función de ligamiento logit y para el *seed set* se probó el ajuste a una distribución de tipo Poisson.

#### **4.5.6 Visitantes florales: interacciones planta-polinizador y planta-herbívoro**

Se realizaron registros de los visitantes a las flores durante 5 días, repartidos a lo largo del estudio. Los días 30 y 31 de enero, 17 y 18 de febrero y 8 de abril de 2017, se realizaron observaciones (de las 7:00 hasta 19:00 h) de los visitantes en 33 flores en anthesis (en enero) y en 10 flores en anthesis (en febrero y abril). Todas las observaciones se realizaron a intervalos de 2 horas con duración de 10 minutos por flor.

Se recolectaron algunos ejemplares de las especies de visitantes florales en frascos, y después de un choque térmico se mantuvieron en congelación por 48 h para su posterior determinación. Los organismos se montaron con alfileres entomológicos y se etiquetaron, anotando la fecha y hora de recolecta, así como la actividad que realizaron en vida al visitar las flores (si tenían contacto con estigma y/o anteras, si se alimentaban de la planta y/o sus estructuras reproductivas). Con los datos obtenidos, se determinó la frecuencia de visitas a las flores.

#### **4.5.7 Germinación de semillas**

Para determinar el porcentaje de germinación de las semillas obtenidas en los tratamientos de polinización, se recolectaron las semillas de los frutos maduros (de febrero a abril de 2017) resultado de cada tratamiento de polinización (ver sistema de cruza). Las semillas se almacenaron en el laboratorio dentro de bolsas de papel durante siete meses para su posterior germinación.

La siembra se realizó en condiciones de laboratorio y el tratamiento experimental consistió en someter a todas las semillas bajo el método por choque térmico. El cual consistió en calentar agua destilada hasta llegar a los 50° C, posteriormente se retiró del calor para luego depositar las semillas en el agua caliente. Las semillas se dejaron sumergidas por 24 h y después se llevó

a cabo el siguiente procedimiento para desinfectar las semillas, con el fin de evitar la proliferación de otros organismos en las unidades experimentales (cajas de Petri) (Uribe Salazar, 2016; Guzmán Hernández, 2018):

- a) Cumplidas las 24 hrs, las semillas se sumergieron en una solución de hipoclorito de sodio comercial al 10% durante 10 minutos y en agitación constante. Al finalizar se enjuagaron con agua destilada durante 3 minutos
- b) Posteriormente las semillas se sometieron a un baño con Captan (1g en 100 ml de agua destilada) durante 10 minutos y se enjuagaron con agua destilada durante 3 minutos.

Una vez terminada la desinfección, las semillas se colocaron en cajas de Petri de 8.4 cm de diámetro, usando como sustrato agar bacteriológico (BD Bioxon) al 10%. El número de semillas que se colocaron a germinar dependió de la cantidad de semillas disponibles para cada tratamiento: control (10 cajas con 12 semillas en cada una), entrecruza artificial (10 cajas con 12 semillas c/u), autopolinización natural (6 cajas con 12 semillas c/u) y autopolinización artificial (4 cajas con 12 semillas c/u).

Para conocer el efecto de la luz sobre las semillas, del tratamiento control se tomaron semillas para germinarlas en obscuridad (6 cajas con 12 semillas c/u). Se cubrió cada caja con tres láminas de papel aluminio para evitar la entrada de luz a las semillas.

Finalmente, todas las cajas fueron selladas con egapack y se mantuvieron en una cámara de germinación (Lumistell ICP-19) a temperatura constante de 25°C; 60% de humedad relativa y fotoperiodo de 12/12h luz/obscuridad. La germinación se registró diariamente durante 30 días, considerando como germinación la aparición de la radícula. Para el tratamiento de obscuridad la germinación se registró 30 días después de la siembra, para conocer si estas semillas germinaban



después de permanecer en oscuridad, se les retiró el aluminio y se dejaron otros 30 días en condiciones de luz para observar su germinación.

Para determinar si existen diferencias en la germinación las semillas que provienen de los diferentes tratamientos de polinización se llevó a cabo un análisis de varianza, ANOVA de una vía (los datos fueron previamente transformados con el arcsen de la raíz cuadrada de la proporción de germinación) y para encontrar las diferencias entre las medias de los tratamientos se utilizó la prueba *post hoc* de Tukey. Además, se usó una prueba de bondad de ajuste para conocer si hay diferencias entre el porcentaje de germinación de tratamientos control vs la entrecruza artificial. Los análisis estadísticos se llevaron a cabo con el programa STATISTICA 8.

## 5. Resultados

### 5.1 Demografía

#### 5.1.1 Densidad poblacional y patrón de distribución espacial

En septiembre de 2016 se registraron 451 individuos en las nueve parcelas de estudio, las cuales cubren un área total de 900 m<sup>2</sup>. La densidad poblacional promedio fue de 0.50 ( $\pm 0.3$  DE) ind/m<sup>2</sup> (Tabla 3). El tipo de distribución determinada por el ID a nivel general y por parcela se presenta en la Tabla 3, en la cual puede apreciarse que para el 78% de los casos la distribución tiende a ser agregada. Mediante el análisis de  $\chi^2$  se confirmó que para *S. obvallatus* la distribución es agregada ( $\chi^2 = 2155$ ,  $g.l = 899$ ,  $P < 0.005$ ). Al dividir cada parcela (100 m<sup>2</sup>) en subparcelas de (1 m<sup>2</sup>) resultó que para la mayoría de las parcelas se obtuvo un índice de agregación significativo mientras que para la parcela dos y tres encontramos que la distribución no difiere del azar ( $\chi^2=98.05$ ,  $g.l = 99$ ,  $P > 0.975$  y  $\chi^2=110$ ,  $g.l = 99$ ,  $P > 0.975$ ).

Tabla 3. Densidad y distribución espacial de *Stenocactus obvallatus* en las parcelas de estudio.

Parcela	Número de individuos (2016)	Densidad (ind/m <sup>2</sup> )	ID	Tipo de distribución
1	33	0.33	1.47	agregado
2	21	0.21	0.99 <sup>1</sup>	aleatoria
3	20	0.20	1.11 <sup>2</sup>	aleatoria
4	45	0.45	1.63	agregado
5	47	0.47	1.31	agregado
6	22	0.22	1.43	agregado
7	68	0.68	1.93	agregado
8	116	1.16	4.11	agregado
9	79	0.79	1.59	agregado
Total	451	0.50 $\pm$ 0.32 (DE)	2.36	agregada

\*La distribución no difiere del azar ( $\chi^2=98.05$ ,  $g.l = 99$ ,  $P > 0.975$ )<sup>1</sup>, ( $\chi^2=110$ ,  $g.l = 99$ ,  $P > 0.975$ )<sup>2</sup>.

### 5.1.2 Estructura de la población

Para el estudio de la estructura poblacional de *S. obvallatus* se consideró el diámetro promedio de los individuos, ya que la altura es difícil de determinar debido a que algunos individuos presentan parte de su tallo enterrado (Fig. 9a), pocos presentan una gran porción de tejidos tegumentarios suberificados (Fig. 9b) y otros presentan parte de la raíz expuesta debido a la erosión y/o profundidad del suelo y a la pendiente del terreno (Fig. 9c).



Figura 9. Ejemplares de *S. obvallatus*: a) planta solitaria mostrando tallo fotosintético; b) individuo monopódico mostrando dos tercios inferiores de su tallo suberificado; y c) planta que muestra parte de su raíz expuesta y la aparición de ramas o cabezuela adicionales.

Para tener una idea de la relación que existe entre los diámetros y la altura de los individuos, se realizó una regresión y su correspondiente de correlación de Pearson (Fig. 10). Se encontró una correlación positiva y estadísticamente significativa ( $r = 0.67$ ,  $P = 0.05$ ).

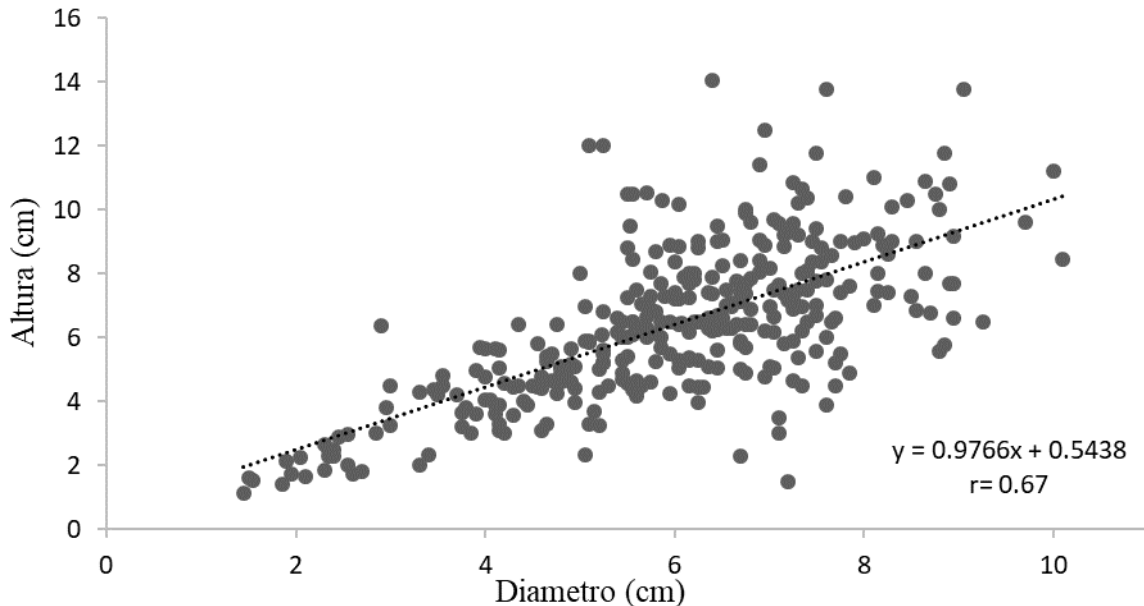


Figura 10. Regresión entre el diámetro y la altura de los individuos de *S. obvallatus* (N=451 individuos). En la gráfica se presenta la ecuación de la recta ajustada. Los valores estadísticos del análisis fueron:  $r = 0.67$ ,  $P = 0.05$ .

Los diámetros de los individuos variaron entre 1.3 y 10.4 cm, sin considerar la categoría de plántulas. Tomando en cuenta este parámetro y los intervalos señalados en la Tabla 1, se encontró que la población tiene una distribución unimodal, donde la mayor cantidad de individuos pertenecen a la categoría A2 (28, 33.5 y 31.8% para el 2016, 2017 y 2018, respectivamente), mientras que la menor proporción de individuos se encuentran en la categoría J1 (8.9% en 2016 y 7.2% en 2017) y en A4 (5.5% en 2018) (Fig. 11). Aunque la estructura poblacional tiende a mantenerse entre los años 2016-2017 ( $\chi^2 = 5.00$ ,  $g.l. = 5$ ;  $P = 0.415$ ), si se observaron diferencias significativas entre 2017 y 2018 ( $\chi^2 = 13.95$ ,  $g.l. = 5$ ;  $P < 0.01$ ) y entre 2016 y 2018 ( $\chi^2 = 16.82$ ,  $g.l. = 5$ ;  $P < 0.001$ ).

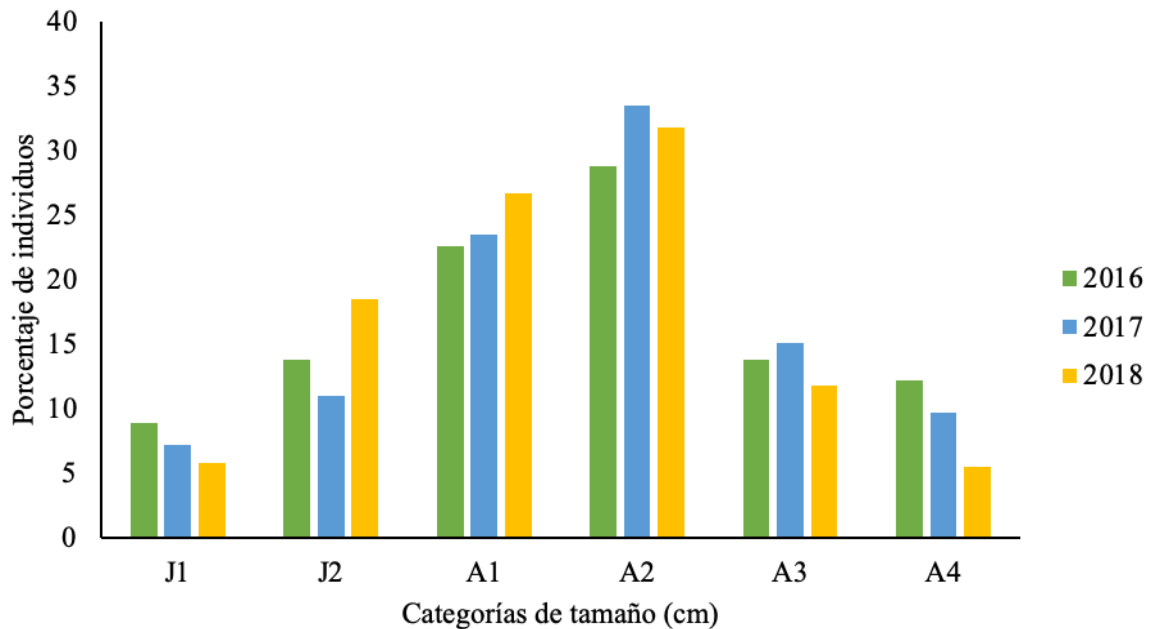


Figura 11. Estructura de la población de *S. obvallatus* con base en el diámetro de sus individuos (N=451 en 2016; N=391 en 2017 y N=330 en 2018).

## 5.2 Dinámica poblacional

### 5.2.1 Fecundidad por categorías

El valor de fecundidad ( $F_x$ ) para cada categoría resultó de la multiplicación del número promedio de frutos por categoría, por el número promedio de semillas contenidas en cada fruto, que fue de  $79.38 \pm 35.83$  (DE). El valor obtenido del cálculo se multiplicó por la probabilidad de germinación 0.013 (para el primer periodo de estudio) y 0.001 (para segundo periodo de estudio) por la probabilidad de establecimiento de las plántulas (0.001, que es un valor sugerido para la probabilidad de establecimiento de las plántulas) (Tabla 4). Como puede observarse, los valores de fecundidad son muy pequeños y estos tienden a incrementarse hacia las categorías de mayor diámetro, que son las que producen la mayor cantidad de frutos.

Tabla 4. Fecundidad estimada para individuos de *S. obvallatus* para cada categoría de tamaño: a) para el periodo 2016-2017 y b) 2017-2018.

a) 2017								
Categorías	Número de individuos (n)	Número de frutos	Promedio frutos/ind/año	Número de semillas/ind	Probabilidad de germinación	Número promedio de semillas germinadas/ind	Probabilidad de que una plántula sobreviva un año	Número promedio de plántulas/ind (Fecundidad)
J1	25	0	0	0	0.013	0	0.001	0
J2	48	9	0.19	15	0.013	0.195	0.001	0.000195
A1	90	73	0.81	64	0.013	0.843	0.001	0.000843
A2	110	109	0.99	79	0.013	1.029	0.001	0.001029
A3	58	87	1.50	119	0.013	1.558	0.001	0.001558
A4	52	107	2.06	163	0.013	2.138	0.001	0.002138

b) 2018								
Categorías	Número de individuos (n)	Número de fruto	Promedio frutos/ind/año	Número de semillas/ind	Probabilidad de germinación	Número promedio de semillas germinadas/ind	Probabilidad de que una plántula sobreviva un año	Número promedio de plántulas/ind (Fecundidad)
J1	21	4	0.19	15.1	0.003	0.052	0.001	0.000052
J2	38	21	0.55	43.9	0.003	0.151	0.001	0.000151
A1	78	132	1.69	134.3	0.003	0.463	0.001	0.000463
A2	115	302	2.63	208.5	0.003	0.718	0.001	0.000718
A3	50	145	2.90	230.2	0.003	0.793	0.001	0.000793
A4	28	127	4.54	360.0	0.003	1.241	0.001	0.001241

A partir de los datos obtenidos en los muestreos poblacionales, se construyó el diagrama del ciclo de vida de *S. obvallatus* para los años de estudio (Fig. 12), en el que se muestran las probabilidades de que un individuo promedio de cada categoría siga una ruta demográfica determinada. Estos datos sirvieron de base para elaborar las matrices anuales de proyección poblacional. En ambos diagramas los valores más altos corresponden a las permanencias de los organismos en su misma categoría. Estos valores están seguidos de los valores de crecimiento, seguido por las regresiones y los valores más bajos corresponden a las fecundidades.

En el primer año de estudio algunos individuos de las categorías J1 y J2 presentaron transiciones de hasta tres categorías, mientras que algunos individuos de A1 y A2 transitaron hasta dos categorías. Para el segundo año, las transiciones solo abarcaron un máximo de dos categorías. Casi todas las categorías (excepto PL y J1) presentaron regresiones de hasta dos categorías para ambos años y en el segundo año las regresiones involucraron hasta cuatro categorías (de A3 a J2) (Fig. 12).

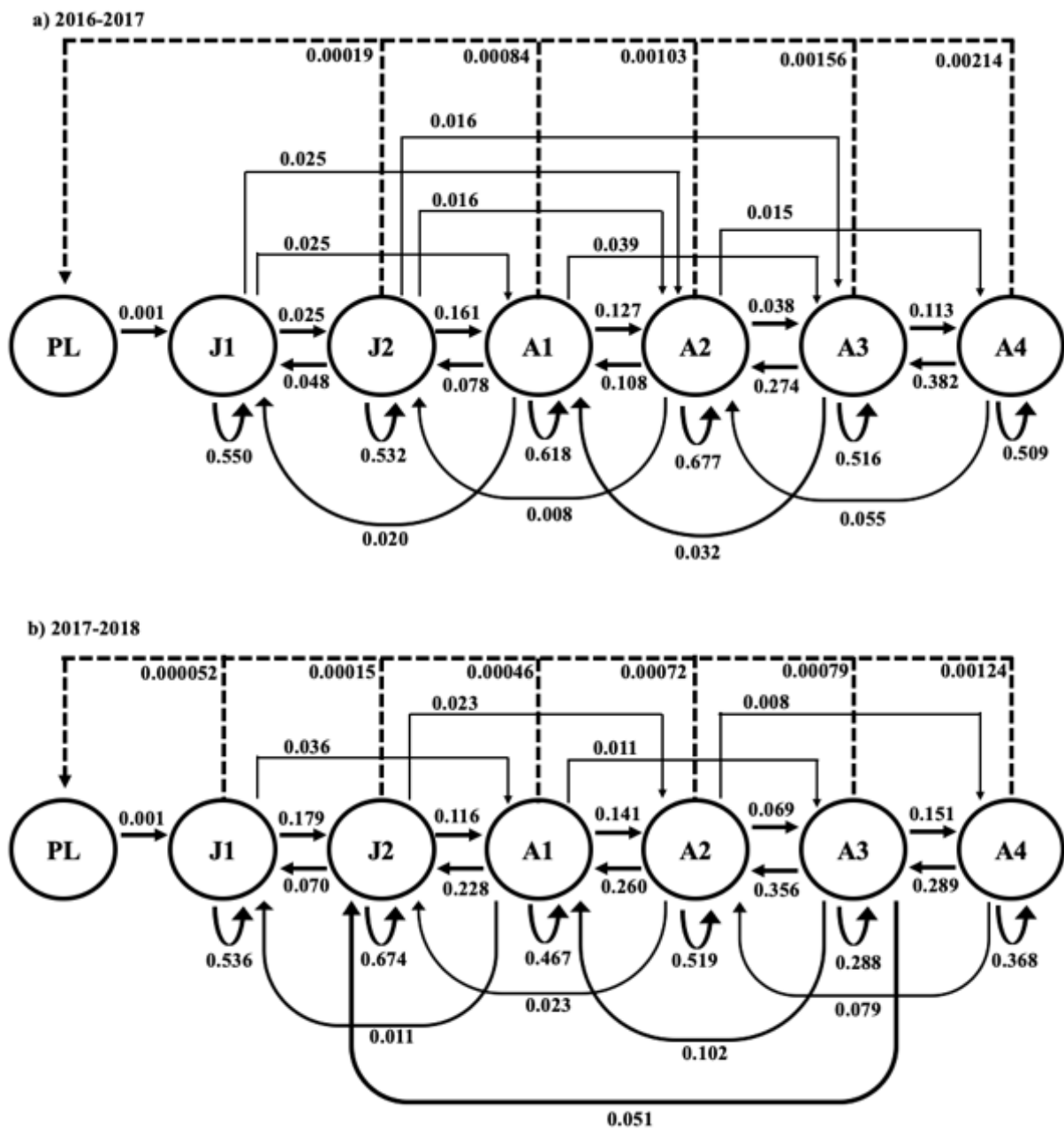


Figura 12. Diagrama del ciclo de vida de *Stenocactus obvallatus*: a) Para el periodo 2016-2017 y b) para 2017-2018. Los círculos representan las categorías de tamaño y los valores en las flechas indican las probabilidades de que los individuos de una categoría sigan un proceso demográfico determinado, o las contribuciones de una categoría a otra: las permanencias están representadas por flechas que regresan al mismo círculo; las flechas inferiores representan regresiones, las flechas superiores representan el crecimiento y las líneas punteadas son las fecundidades, es decir, las contribuciones a la categoría de plántula.



En la tabla 5 se presentan las matrices de transición de *S. obvallatus* para los años de estudio. La tasa finita de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) para el periodo 2016-2017 fue de  $\lambda = 0.8645$  (IC<sub>95%</sub> = 0.8469 - 0.9271) y para 2017-2018 fue de  $\lambda = 0.8579$  (IC<sub>95%</sub> = 0.8267 - 0.9427), con una lambda promedio anual de  $\lambda_p = 0.8453$  (Anexo 1). Los valores más altos encontrados en las matrices de proyección poblacional corresponden a las permanencias (diagonal principal), seguidos por las transiciones (regresiones = valores por encima de la diagonal principal, con excepción de primer renglón y crecimientos = valores por debajo de la diagonal principal) y los valores más bajos corresponden a las fecundidades (primera fila de la matriz). Para ambos años se observa que algunas transiciones involucran saltos de más de una categoría, tanto en crecimiento como en regresiones. Las fecundidades aumentan con el tamaño de los individuos. En el año 2017-2018 se obtuvieron valores de fecundidad en la categoría J1, debido a que en este periodo se presentó regresiones de individuos de categorías superiores a J2.

En la Figura 13 se muestra la estructura poblacional esperada ( $w$ ) y la observada. Existiendo diferencias significativas entre ellas para ambos años ( $G=24.601$ ,  $g.l.=6$ ;  $P = 0.0004047$  y  $G=108.76$ ,  $g.l.=6$ ,  $P = 2 \times 10^{-16}$ , primero y segundo año respectivamente).

Tabla 5. Matrices de proyección poblacional para la población de *S. obvallatus*: a) 2016-2017 y b) 2017-2018. En negritas se resalta los valores de permanencia. Se presentan también la estructura estable de tamaños ( $w$ ), el vector de los valores reproductivos específicos por categoría ( $v$ ), la tasa de mortalidad ( $q_x$ ), el número total de individuos por categoría ( $n_x$ ) y la tasa finita de crecimiento poblacional  $\lambda$  (intervalo de confianza al 95%).

<b>a) 2016-2017</b>								$\lambda_{2016-2017} = \mathbf{0.8645}$ (0.8469- 0.9271)	
	PL	J1	J2	A1	A2	A3	A4	$w$	$v$
PL			0.00019	0.00084	0.00103	0.00156	0.00214	0.001	1
J1	0.001	<b>0.550</b>	0.048	0.020				0.027	863.94
J2		0.025	<b>0.532</b>	0.078	0.008			0.072	2576.15
A1		0.025	0.161	<b>0.618</b>	0.108	0.032		0.255	4033.05
A2		0.025	0.016	0.127	<b>0.677</b>	0.274	0.055	0.425	4239.79
A3			0.016	0.039	0.038	<b>0.516</b>	0.382	0.152	6031.16
A4					0.015	0.113	<b>0.509</b>	0.067	7147.96
$q_x$	1	0.375	0.226	0.118	0.154	0.065	0.055		
$n_x$	4	40	62	102	130	62	55		

<b>b) 2017-2018</b>								$\lambda_{2016-2017} = \mathbf{0.8579}$ (0.8267 - 0.9427)	
	PL	J1	J2	A1	A2	A3	A4	$w$	$v$
PL		0.000052	0.00015	0.00046	0.00072	0.00079	0.00124	0.0012	1
J1	0.001	<b>0.536</b>	0.070	0.011				0.1050	847.839
J2		0.179	<b>0.674</b>	0.228	0.023	0.051		0.4432	1273.848
A1		0.036	0.116	<b>0.457</b>	0.260	0.102		0.2520	1245.780
A2			0.023	0.141	<b>0.519</b>	0.356	0.079	0.1654	1318.381
A3				0.011	0.069	<b>0.288</b>	0.289	0.0277	1245.442
A4					0.008	0.051	<b>0.368</b>	0.0056	947.432
$q_x$		0.250	0.116	0.152	0.122	0.153	0.263		
$n_x$		28	43	92	131	59	38		

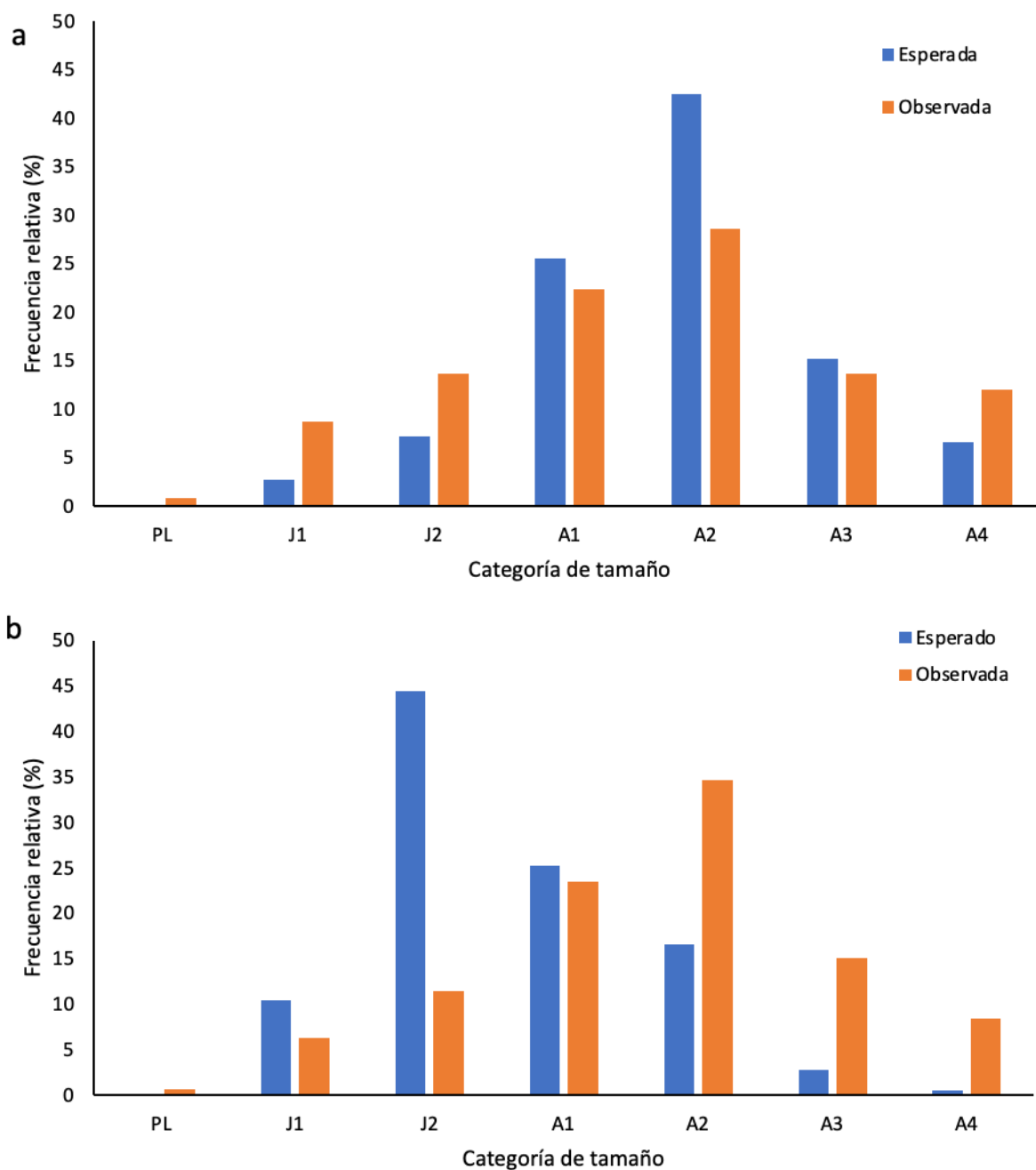


Figura 12. Estructura poblacional observada y esperada en la población de *S. obvallatus*: a) periodo 2016-2017; b) periodo 2017-2018.

### 5.2.2 Matrices de sensibilidad y elasticidad

Para el periodo 2016-2017 las sensibilidades más altas correspondieron al crecimiento de los individuos A2, mientras que el valor más bajo correspondió a la estimación de la permanencia de PL (Tabla 6). Además, los valores más bajos correspondieron a las fecundidades. Para el periodo 2017-2018 los valores más altos en la matriz de sensibilidad se observaron en el crecimiento de J2, seguido de la permanencia en dicha categoría, mientras que el valor más bajo se observó en la permanencia de PL.

Los valores más altos de elasticidad correspondieron a las permanencias, siendo los mayores valores los de A2 (2016-2017) y J2 (2017-2018) (Tabla 7). La permanencia de PL mostró los valores más bajos para ambos años.

En general, la permanencia fue el proceso demográfico con mayor contribución a los valores de lambda (70% para el primer año y 66% para el segundo año) (Fig. 14). A este proceso le siguieron las transiciones, siendo más importantes las regresiones, ya que representaron 16% para en el primer año y 17% para el segundo año, mientras que los crecimientos representaron 13% y 16% para el primero y segundo año respectivamente. La fecundidad fue el proceso demográfico que menos contribuyó a la tasa finita de crecimiento poblacional, con valores de 0.0000002% (2016-2017) y 0.0001% (2017-2018) de la elasticidad total.

Tabla 6. Matrices de sensibilidad para la población de *S. obvallatus*: a) 2016-2017 y b) 2017-2018. En negritas se muestran los valores más altos obtenidos. En cursivas los valores de fecundidad. En gris se muestran las permanencias.

a) Categoría (t+1)	Categoría (t)						
	PL	J1	J2	A1	A2	A3	A4
PL	<b>2.73E-07</b>	<i>6.09E-06</i>	<i>1.62E-05</i>	<i>5.75E-05</i>	<i>9.58E-05</i>	<i>3.43E-05</i>	<i>1.50E-05</i>
J1	2.36E-04	<b>0.005</b>	0.014	0.050	0.083	0.030	0.013
J2	7.05E-04	0.016	<b>0.042</b>	0.149	0.248	0.089	0.039
A1	1.10E-03	0.025	0.066	<b>0.232</b>	0.387	0.139	0.061
A2	1.16E-03	0.026	0.069	0.244	<b>0.407</b>	0.146	0.064
A3	1.64E-03	0.037	0.098	0.346	<b>0.577</b>	<b>0.207</b>	0.091
A4	1.94E-03	0.043	0.116	0.410	<b>0.682</b>	0.244	<b>0.107</b>

b) Categoría (t+1)	Categoría (t)						
	PL	J1	J2	A1	A2	A3	A4
PL	<b>3.16E-07</b>	<i>8.41E-05</i>	<i>3.57E-04</i>	<i>2.03E-04</i>	<i>1.33E-04</i>	<i>2.22E-05</i>	<i>4.38E-06</i>
J1	2.71E-04	<b>0.072</b>	0.306	0.174	0.114	0.019	0.004
J2	4.09E-04	0.109	<b>0.462</b>	0.263	0.173	0.029	5.68E-03
A1	3.99E-04	0.106	0.451	<b>0.256</b>	0.168	0.028	5.53E-03
A2	4.21E-04	0.112	<b>0.475</b>	0.270	<b>0.178</b>	0.030	5.84E-03
A3	3.98E-04	0.106	0.449	0.255	0.168	<b>0.028</b>	5.52E-03
A4	3.03E-04	0.081	0.342	0.194	0.128	0.021	<b>0.004</b>

Tabla 7. Matrices de elasticidad para la población de *S. obvallatus*. a) 2016-2017 y b) 2017-2018. En negritas se muestran los valores más altos y subrayado el valor más bajo. En cursivas se presentan los valores de fecundidad. En gris se muestran las permanencias (diagonal principal).

a) Categoría (t+1)	Categoría (t)						
	PL	J1	J2	A1	A2	A3	A4
PL			<i>3.66E-09</i>	<i>5.60E-08</i>	<i>1.14E-07</i>	<i>6.18E-08</i>	<i>3.72E-08</i>
J1	<u>2.73E-07</u>	0.0033	0.0008	0.0011			
J2		0.0005	0.0259	0.0135	0.0022		
A1		0.0007	0.0122	0.1660	0.0482	0.0052	
A2		0.0007	0.0013	0.0360	<b>0.3184</b>	0.0462	0.0040
A3			0.0018	0.0157	0.0257	0.1233	0.0400
A4					0.0121	0.0319	0.0631

b) Categoría (t+1)	Categoría (t)						
	PL	J1	J2	A1	A2	A3	A4
PL		<i>5.11E-09</i>	<i>6.29E-08</i>	<i>1.09E-07</i>	<i>1.12E-07</i>	<i>2.05E-08</i>	<i>6.34E-09</i>
J1	<u>3.16E-07</u>	0.0451	0.0249	0.0022			
J2		0.0227	<b>0.3633</b>	0.0699	0.0046	0.0017	
A1		0.0044	0.0611	0.1362	0.0509	0.0033	
A2			0.0129	0.0445	0.1074	0.0123	0.0005
A3				0.0032	0.0134	0.0094	0.0019
A4					0.0011	0.0013	0.0018

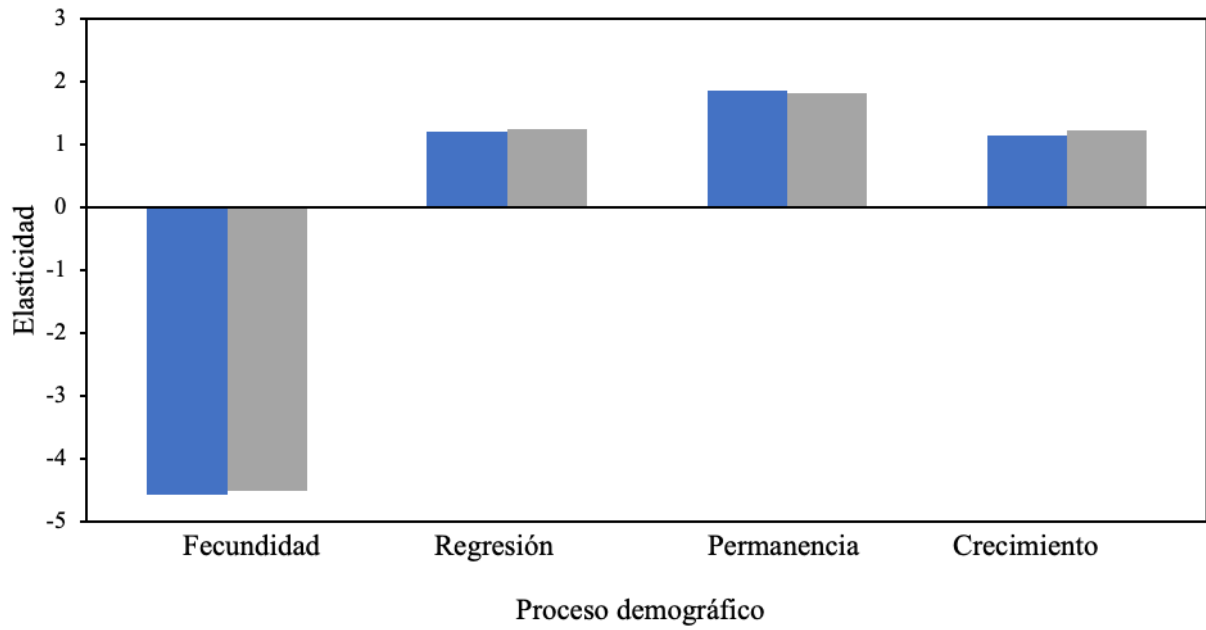


Figura 14. Valores de elasticidad por proceso demográfico. En color azul representa el año 2016-2017 y en color gris 2017-2018.

### 5.2.3 Simulaciones numéricas

Las modificaciones que se hicieron a la matriz de proyección poblacional promedio (dos años de observación), en el valor de la celda de  $a_{21}$ , que corresponde a la probabilidad de que una plántula se establezca, mostraron un ligero efecto de incremento en la tasa de crecimiento poblacional de 0.8453 a 0.8484 (Fig. 15). El aumento en los valores de la fecundidad presentó un incremento mínimo sobre el valor de  $\lambda_p = 0.8453$  a 0.8454 (Fig. 16).

El aumento de la fecundidad hasta 100 veces de su valor original y simultáneamente elevando el valor del establecimiento de plántulas, produjo un incremento de  $\lambda_p = 0.8453$  a 0.8484 (Fig. 17). Sin embargo, disminuir hasta una décima parte el valor original de las fecundidades no provoca un decremento drástico en la tasa de crecimiento poblacional.

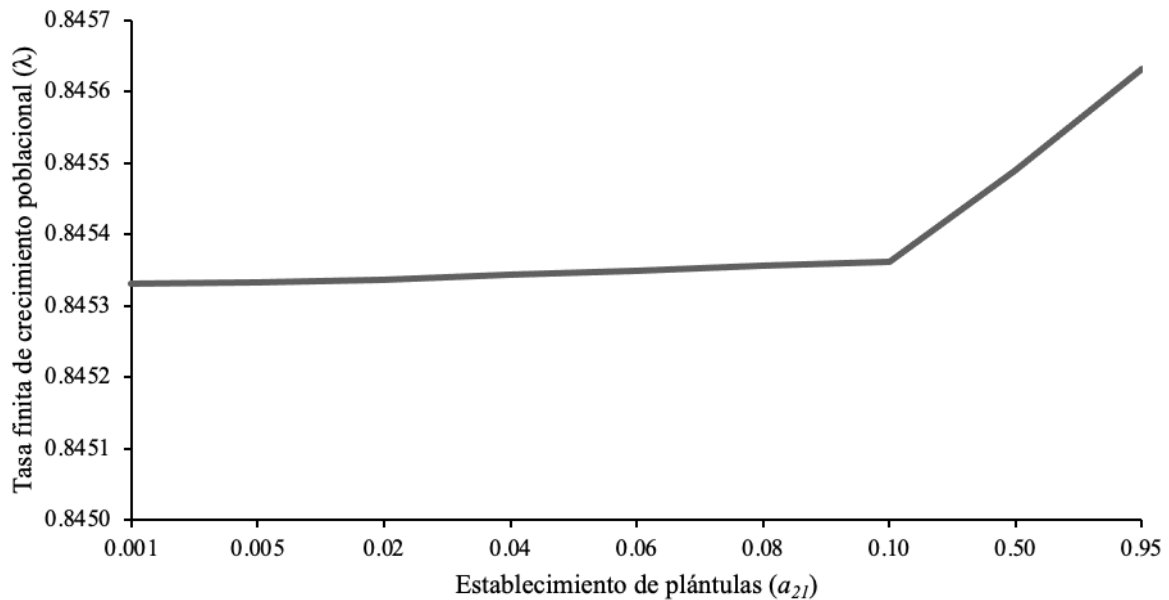


Figura 15. Resultado de las simulaciones numéricas que involucraron un incremento en las probabilidades de establecimiento de las plántulas ( $a_{21}$ ) modificando la matriz de proyección poblacional promedio.



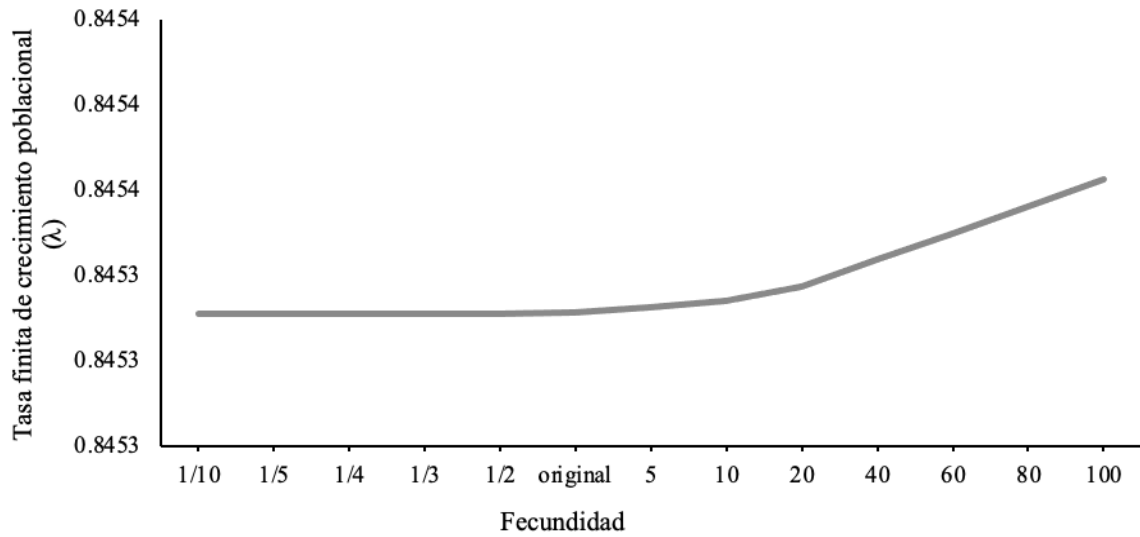


Figura 16. Resultado de las simulaciones numéricas que involucraron una disminución y aumento en las probabilidades de fecundidad, modificando la matriz de proyección poblacional promedio.

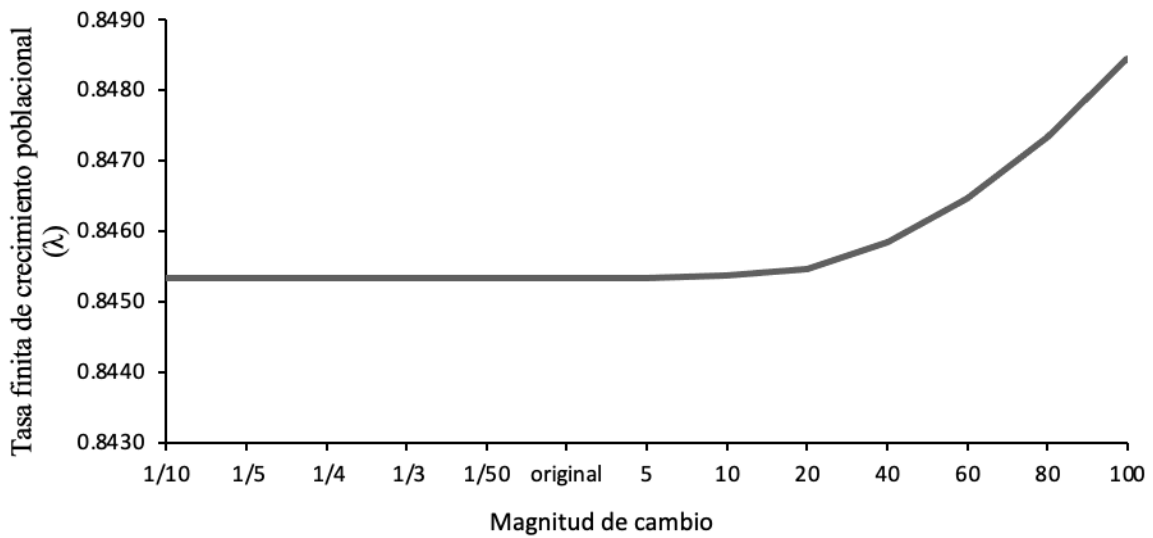


Figura 17. Resultado de las simulaciones incrementando simultáneamente los valores de fecundidad y establecimiento de plántulas ( $a_{21}$ ).

### 5.3 Biología reproductiva

#### 5.3.1 Fenología

El periodo reproductivo de *S. obvallatus* abarca seis meses del año. Los primeros botones se observaron a finales de enero y el periodo total de la floración se observó desde enero hasta mayo en el año 2017 y hasta junio en el 2018, por lo que se puede decir que la especie presenta una reproducción invernal y primaveral concentrada en la época seca del año. El pico de floración en el año 2017 fue en abril y en 2018 en marzo, coincidiendo con el porcentaje de humedad relativa mensual más bajo (35.36 % y 34.51%, respectivamente). La mayor cantidad de frutos se presentó durante abril y mayo (en 2017) y en marzo y abril (en 2018) (Fig. 18). Los frutos tardan de cuatro a seis semanas en madurar, presentan dehiscencia longitudinal y liberan las semillas en la parte apical de la planta.

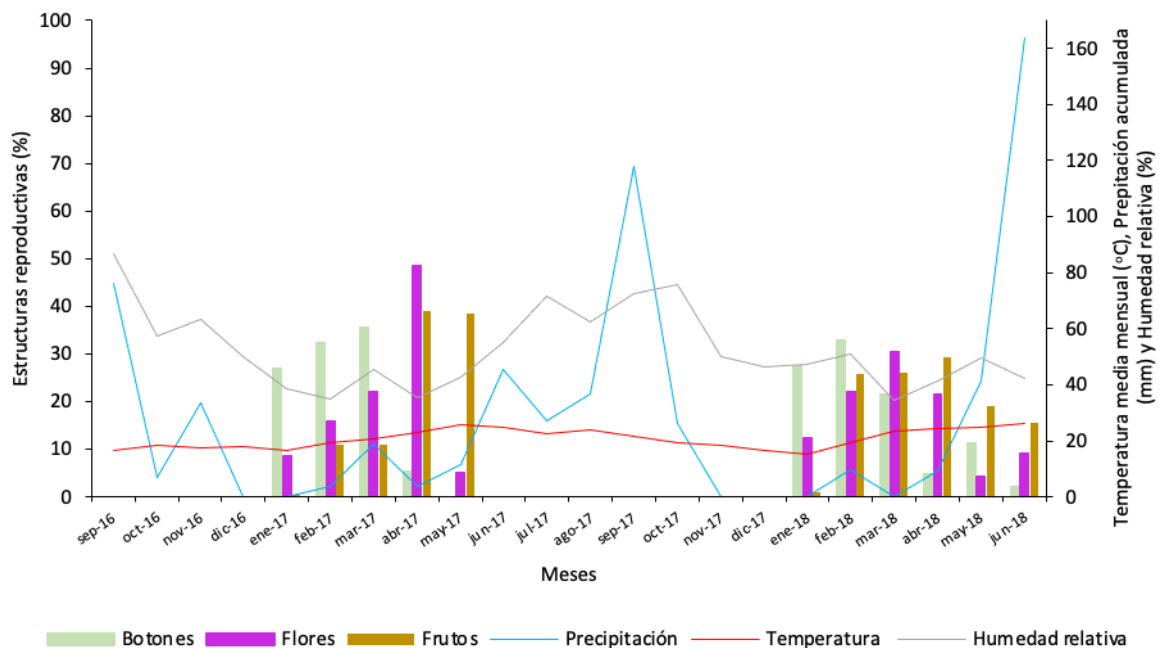


Figura 18. Fenología reproductiva de *S. obvallatus* en Tierra Blanca (Gto.) (N<sub>2017</sub>=425 y N<sub>2018</sub>=369 individuos): Producción de botones, flores y frutos (%). Se muestra la marcha de la temperatura media mensual, la precipitación mensual y la humedad relativa mensual (%) (Estación meteorológica Los Arquitos, Doctor Mora, Gto.).

La categoría A2 aportó la mayor cantidad de botones (267 y 401), de flores (209 y 363) y de frutos (109 y 302) tanto para el año 2017 como para el 2018. En 2018 la categoría de J1 presentó algunas estructuras reproductivas debido a la presencia de organismos que anteriormente pertenecían a categorías superiores (ver sección 5.2.2) (Fig. 19).

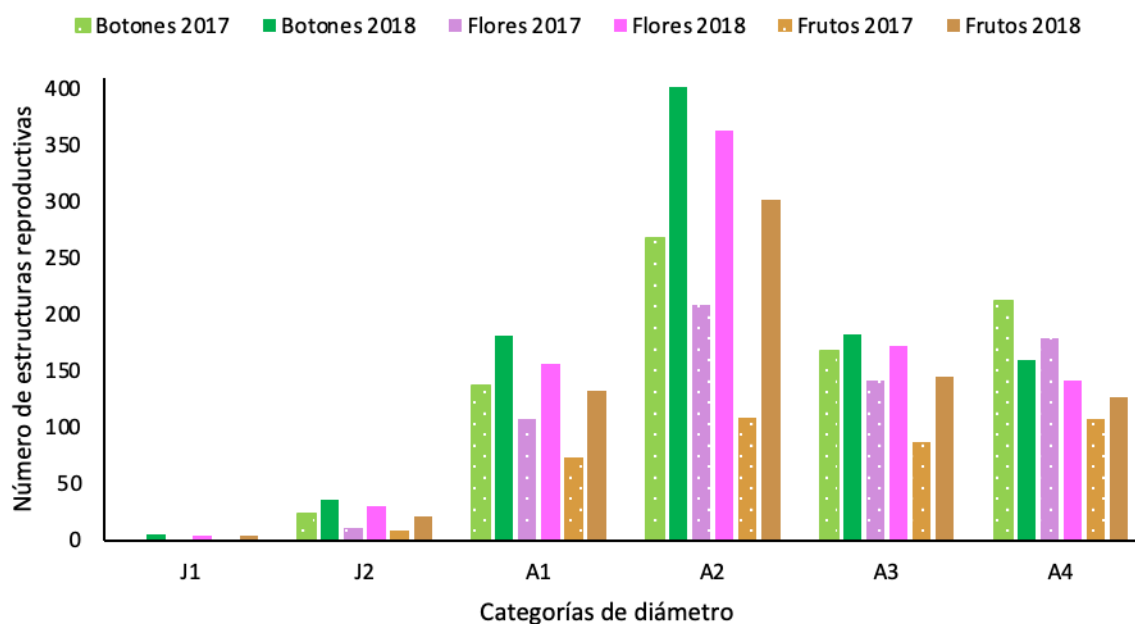


Figura 19. Número de estructuras reproductivas formadas en *S. obvallatus* por cada categoría de tamaño, en 2017 y 2018.

El porcentaje de individuos reproductivos aumenta por categoría. La categoría con el porcentaje más alto de individuos con estructuras reproductivas en ambos años de observación fue A4, con 70% y 68%, respectivamente (Fig. 20).

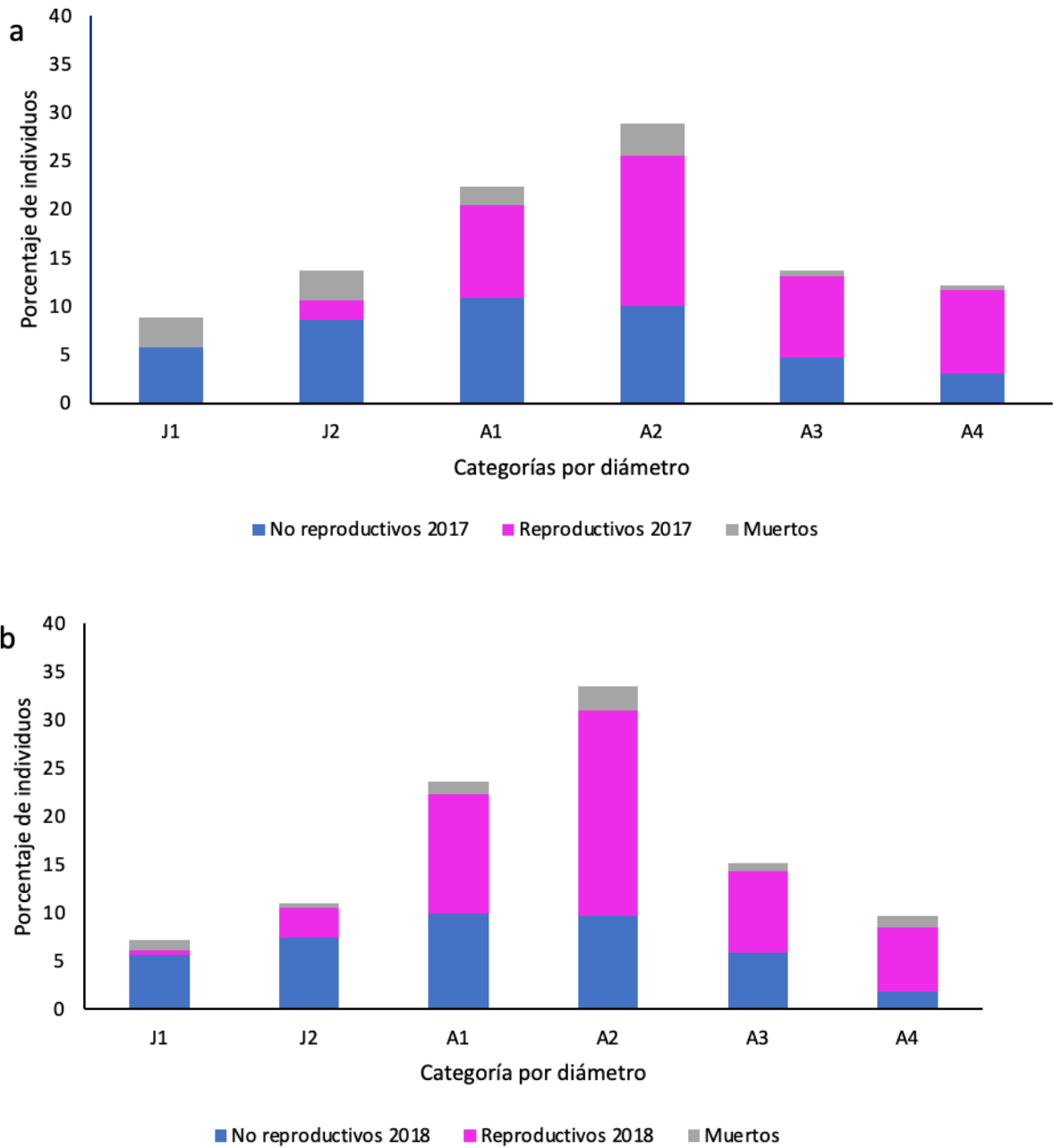


Figura 20. Porcentaje de individuos con estructuras reproductivas por categoría de tamaño durante el periodo de enero a junio: a) 2017 y b) 2018.

La probabilidad de paso de botón a flor en condiciones naturales fue de 0.78 y 0.77 para el primero y segundo año respectivamente y la probabilidad de paso de flor a fruto fue de 0.50 y 0.74 para el primero y segundo año respectivamente (Fig. 21).

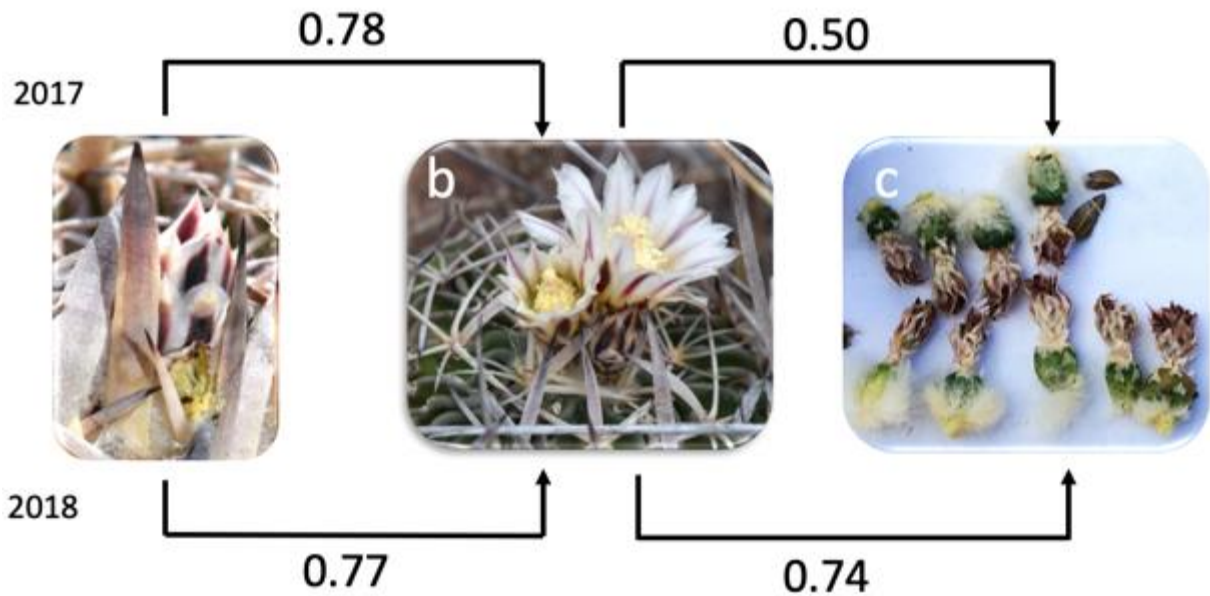


Figura 21. Estructuras reproductivas de *Stenocactus obvallatus* en Tierra Blanca, Gto: a) botón en la zona apical de la planta; b) flor en antesis; y c) frutos. Los números encima de las flechas indican las probabilidades de paso entre las fenofases. Flechas superiores = 2017 y flechas inferiores = 2018.

### 5.3.2 Morfometría floral

Las flores de *S. obvallatus* son hermafroditas, diurnas, protándricas y de simetría radial (actinomorfas). Los segmentos externos del perianto son lanceolados, con el margen blanco y con una línea media que va de color rosa pálido a púrpura; los segmentos internos del perianto tienen el margen blanco con línea media que varía de rosa claro a púrpura y a veces es imperceptible, el color es perceptible desde las primeras horas de antesis hasta el último día de apertura (Fig. 22a-f). El estilo es de color púrpura, amarillo-verdoso o blanco, y el estigma puede ser amarillo o con tonos púrpuras (Fig. 23a, c-d). En ocasiones algunas flores presentan los filamentos de los estambres de color blanco-amarillentos o con tonos rosados (Fig. 23b). Las flores miden alrededor de 1.2 cm de diámetro. Los parámetros considerados para la morfometría (Fig. 24) se presentan en la Tabla 8.



Figura 22. Flores de *S. obvallatus* con diferentes coloraciones en los segmentos internos y externos del perianto. a) coloración purpura de las líneas del perianto interno; b) coloración de las líneas del perianto externo muy marcadas; c) líneas internas y externas del perianto delgadas y de color purpura; d) líneas internas del perianto ligeramente visibles con una tonalidad rosada-purpurea; e) y f) líneas internas y externas del perianto no son visibles, en “e” el perianto es color blanco y en “f” la coloración del perianto es amarillenta.

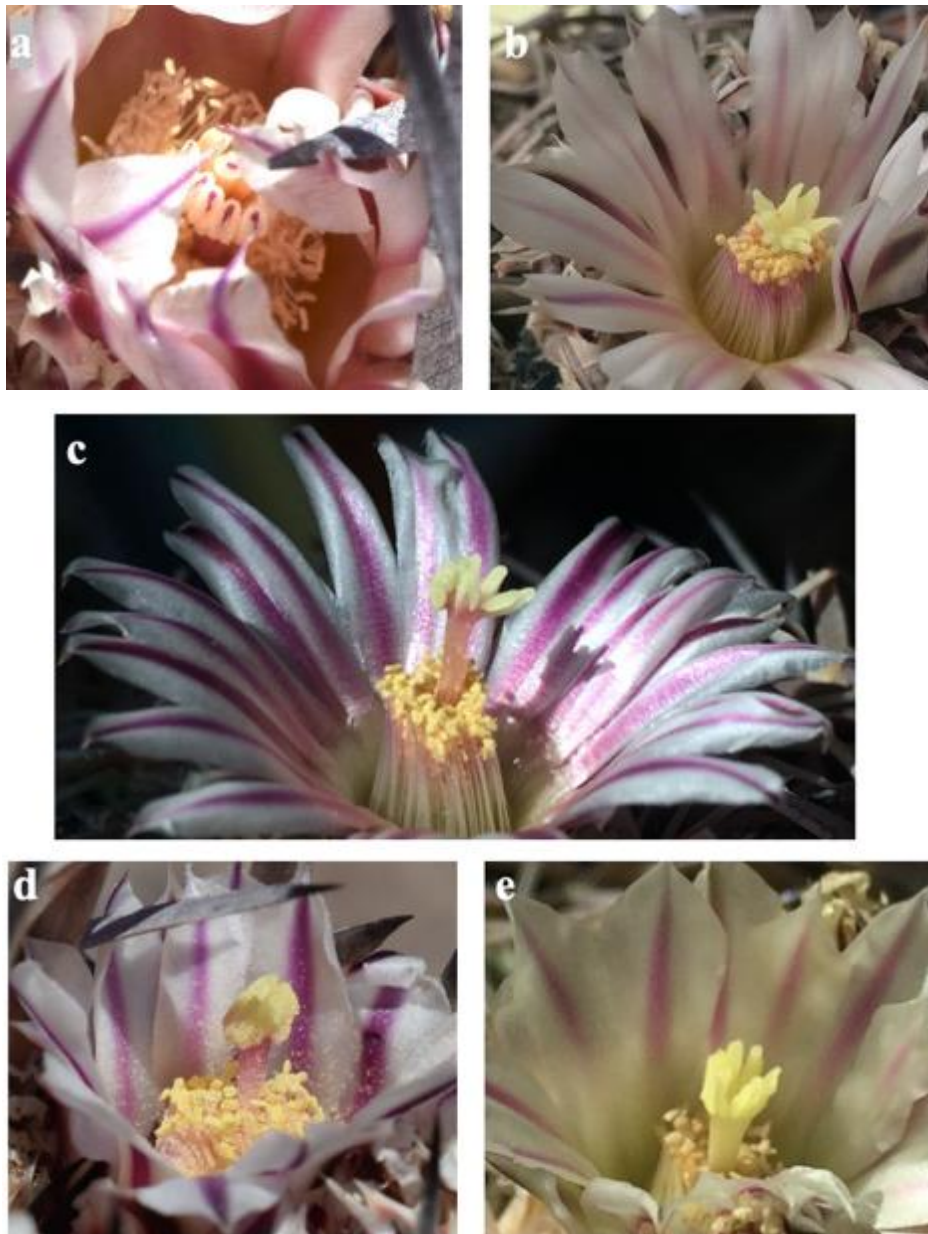


Figura 23. Acercamiento a las flores de *S. obvallatus* en las cuales se observan distintas tonalidades de color en sus estructuras reproductivas. a) lóbulos del estigma con puntos purpuras en los lóbulos; b) filamentos de color blanquecino en la base y purpura en la parte alta; c y d) estilo de color purpura en la parte alta y e) estilo, estigma y filamentos de color amarillento.



Figura 24. Corte longitudinal de una flor fresca en el que se muestran los parámetros morfométricos considerados: 1) altura de la flor; 2) diámetro del perianto; 3) diámetro del tubo floral; 4) longitud del estilo; 5) diámetro de la apertura de los lóbulos estigma; 6) longitud de los filamentos; 7) diámetro ecuatorial de la cámara ovárica; 8) diámetro polar de la cámara ovárica; 9) longitud de la cámara nectarial; y 10) separación entre estigma y anteras distales (hercogamia).

Tabla 8. Características de las flores de *S. obvallatus* (N=23). \*Se presenta el número promedio de estambres, óvulos granos de polen por flor  $\pm$  DE

<b>Atributos florales</b>		<b>Promedio (mm) <math>\pm</math> DE</b>
1	Altura de la flor	20.17 $\pm$ 3.76
2	Diámetro del perianto	12.82 $\pm$ 3.76
3	Diámetro del tubo floral	6 $\pm$ 1.38
4	Longitud del estilo	10.21 $\pm$ 2.13
5	Diámetro de la apertura de los lóbulos	2.86 $\pm$ 1.67
6	Longitud de los filamentos	4.52 $\pm$ 1.14
7	Diámetro ecuatorial de la cámara ovárica	4.04 $\pm$ 0.34
8	Diámetro polar de la cámara ovárica	2.86 $\pm$ 0.96
9	Longitud de la cámara nectarial	0.75 $\pm$ 0.63
10	Separación anteras-estigma	2.15 $\pm$ 0.24
11	Número de estambres	357.83 $\pm$ 124.91*
12	Número de granos de polen por flor	79,646 $\pm$ 27,803.78*
13	Número de lóbulos del estigma	7.40 $\pm$ 1.33*
14	Número de óvulos por flor	89 $\pm$ 16.10*



### 5.3.3 Marcha floral

Las flores de *S. obvallatus* son diurnas y permanecen abiertas durante dos días. La antesis comenzó entre las 10:00 y 11:00 h cuando la temperatura ambiental era de 15 °C y finalizó cerca de las 18:00 h cuando la temperatura ambiental era de 18 °C (Fig. 25). La máxima apertura del perianto se presentó entre las 13:30 y 14:00 h cuando la temperatura ambiental se encontraba entre los 25° y 28 °C. A partir de las 11:00 h los lóbulos del estigma comenzaron a separarse, logrando una apertura máxima a las 14:00 h y semi-cerrándose alrededor de las 18:30 h.

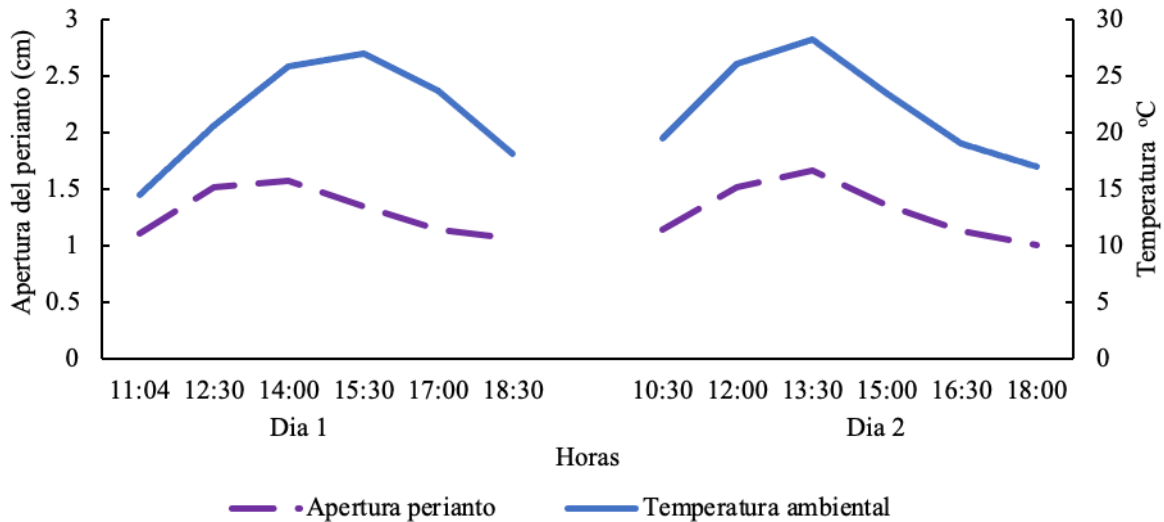


Figura 25. Marcha floral de *Stenocactus obvallatus* donde se observa el promedio de la apertura del perianto y la temperatura ambiental durante la antesis floral en dos días consecutivos del mes de enero del 2017 (N=17 flores).

Al principio de la antesis ocurre la liberación de los granos de polen de las anteras, cuando apenas comienza la apertura de los lóbulos del estigma. Se observó desprendimiento de granos de polen desde el inicio de la antesis alcanzando el máximo de las flores observadas a las 17:00 h (Fig. 26). El 60% de los estigmas observados se mostraron receptivos (con granos de polen y

turgentes) alrededor de las 17:00 h del primer día, coincidiendo con la apertura máxima de los lóbulos del estigma. Lo anterior señala que existe una protandria incompleta que dura alrededor de tres horas. No se obtuvieron resultados para conocer la receptividad de los estigmas a través de la prueba con peróxido de hidrógeno. A pesar de que la dehiscencia de las anteras es previa a la receptibilidad del estigma, ambos mecanismos se traslapan a las 15:30 h del primer día de antesis.

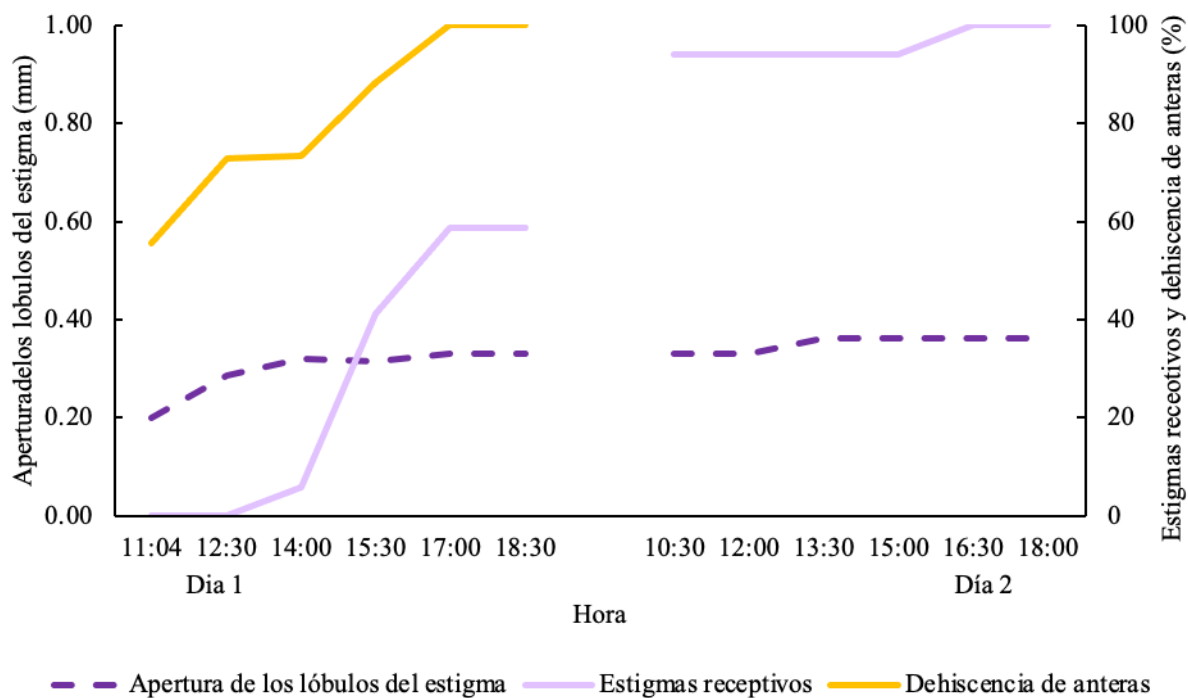


Figura 26. Comportamiento de las estructuras reproductivas masculina y femenina. Promedio de la apertura de los lóbulos del estigma y porcentaje de estigmas receptivos de *Stenocactus obvallatus* a lo largo de dos días consecutivos de observación (enero del 2017) (N=17).

### 5.3.4 Sistema de apareamiento

El sistema de apareamiento estimado por el índice de entrecruza de Cruden (OCI) (Tabla 2), indica que la especie presenta un sistema xenógamo obligado (valor total = 5), ya que al diámetro del perianto se le asignó un valor de 3, (diámetro > 6 mm). La prueba de *t* pareada en *S. obvallatus* indicó diferencias entre las longitudes de los estambres y del estilo del estigma ( $t = 14.807$ ,  $g.l. = 22$ ;  $P < 0.0001$ ) por lo que el valor asignado es de uno. Se detectó dicogamia de tipo protandria incompleta (valor de uno) ya que los estigmas son receptivos tres horas después de que se han liberados los granos de polen (Tabla 9).

Tabla 9. Índice de entrecruza (OCI) para *Stenocactus obvallatus*.

Parámetro	Evaluación mm (DE)	Valor asignado
Diámetro del perianto	12.82 ± 3.76	3
Hercogamia	2.15 ± 0.24	1
Dicogamia (protandria)		1
OIC = Xenógamo obligado		5

En lo que se refiere a la relación polen/ovulo por flor, se presentó un valor de 919.44:1, lo cual indica que la especie presenta un sistema xenógamo facultativo, en donde domina la polinización cruzada, aunque puede presentarse autopolinización (Tabla 10).

Tabla 10. Relación polen/óvulo en las flores de *Stenocactus obvallatus* (N= 8 flores).

Característica floral	Valor obtenido ± DE
Granos de polen por antera	205.65 ± 98.28
Granos de polen por flor	73,595.88 ± 25691.69
Óvulos por flor	89 ± 16.10
Relación Polen/Óvulo	919.44 ± 16.11
Sistema de apareamiento (P/O)	Xenógamo facultativo

### 5.3.5 Sistema de Cruza

En cuatro de los cinco tratamientos de polinización se produjeron frutos y semillas y solo en el tratamiento por geitonogamia no se formaron frutos (Tabla 11). Los resultados de GLM para el *fruit set* presentó diferencias significativas entre los diferentes tratamientos de polinización ( $\chi^2 = 87.3031$ , *g.l.* = 4,  $P < 0.001$ ). El valor más alto se observó en los tratamientos control y entrecruza artificial (0.83 y 0.85), los cuales difirieron del *fruit set* de los tratamientos de autopolinización artificial (0.11) y natural (0.03) (Tabla 11). No hubo diferencias significas en el *seed set* entre los tratamientos de control y entrecruza artificial ( $\chi^2 = 0.0012$ , *g.l.* = 1,  $P = 0.9705$ ). En el tratamiento de autopolinización artificial, aunque se obtuvieron dos frutos, sólo en uno se formaron semillas y en el tratamiento de autopolinización natural sólo se obtuvo un fruto, el cual presentó el mayor número de semillas (N=105) de todos los tratamientos (Tabla 11). Por a lo anterior, se sustenta que el sistema de cruza de esta especie es mixto, donde la entrecruza domina y se puede tener éxito reproductivo a través de autocruza.

Tabla 11. Resultados de los experimentos de polinización en las flores de *Stenocactus obvallatus*.

Tratamiento	Flores	Frutos	<i>fruit set</i>	Semillas/fruto ( $\pm$ DE)	<i>seed set</i>
Control	48	40	0.83 <sub>a</sub>	82 $\pm$ 43	0.94*
Entrecruza artificial	13	11	0.85 <sub>a</sub>	85 $\pm$ 48	0.96*
Autopolinización artificial	17	2	0.11 <sub>b</sub>	99	1
Autopolinización natural	29	1	0.03 <sub>b</sub>	105	1
Geitonogamia	11	-	-	-	-

GLM= <sup>a,b</sup>*fruit set*:  $\chi^2 = 87.3031$ , *g.l.* = 4,  $P < 0.001$ ; \**seed set*:  $\chi^2 = 0.0012$ , *g.l.* = 1,  $P = 0.9705$

### 5.3.6 Visitantes florales: interacciones planta-polinizador y planta-herbívoro

Se registraron 54 insectos visitando las flores de *Stenocactus obvallatus* (43 flores en antesis) durante cinco días de observación. Los insectos observados corresponden a las familias Melyridae (escarabajos); Formicidae (hormigas); Vespidae (avispa); Apidae (abeja); Acrididae (saltamontes y chapulines) y Curculionidae (gorgojo) (Fig. 27). Los visitantes florales comenzaron sus visitas a las 7:00 y disminuyeron las visitas alrededor de las 18:00. La mayor frecuencia de visitas a las flores de *S. obvallatus* se presentó a las 12:00 h (Fig. 28).

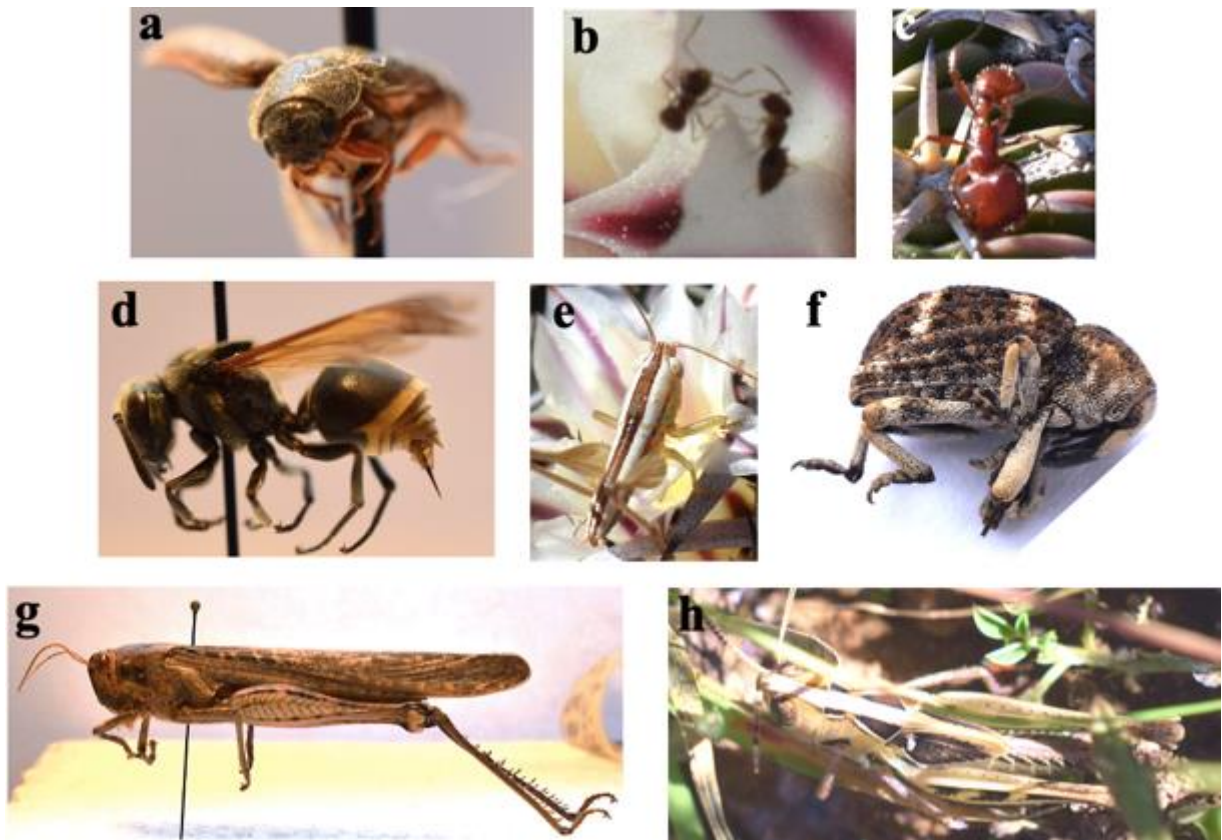


Figura 27 Visitantes florales de *Stenocactus obvallatus* que pertenecen a las familias: a) Melyridae; b y c) Formicidae; d) Vespidae; e, g y h) Acrididae (saltamontes) y f) Curculionidae.

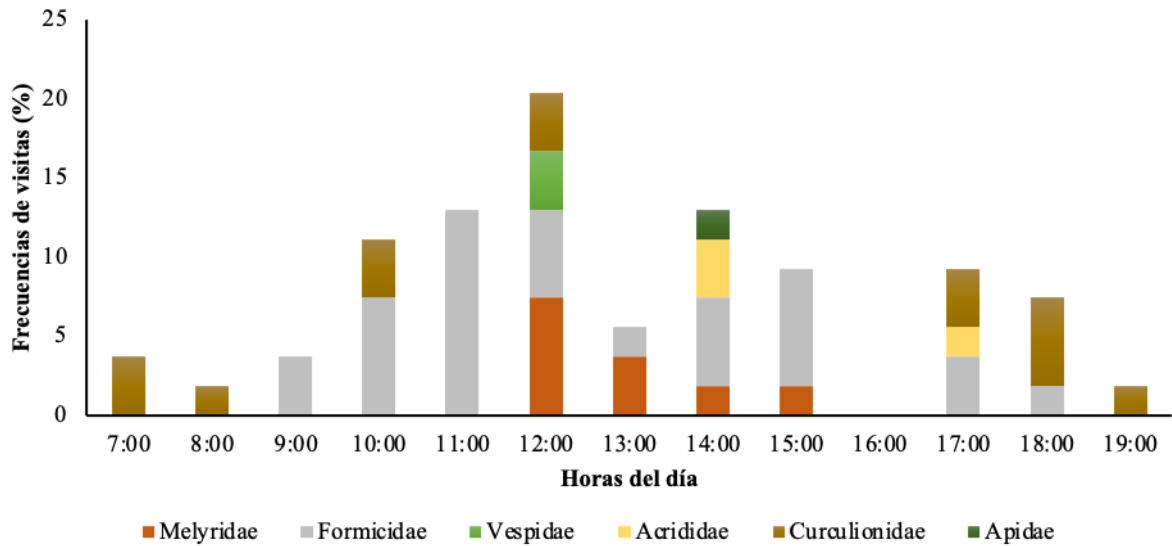


Figura 28. Frecuencia de visitas (%) de insectos a las flores de *Stenocactus obvallatus* por hora (N=54 individuos observados en 43 flores).

El único polinizador potencial observado fue *Apis mellifera*, solo se pudo observar un individuo de esta especie posándose en uno de los estigmas, por corto tiempo y esta no se volvió a ver cerca de las flores. Los demás visitantes actuaron como florívoros (familia Acrididae, Curculionidae (*Gerstaeckeria bifasciata*) y Formicidae). Las hormigas registraron las frecuencias más altas de visitas a las flores (50%) (Fig. 29). Las primeras visitas a las flores fueron de hormigas, las cuales aparecían desde la formación de los botones y permanecían tiempo después de que cerraran las flores, presentando una preferencia por las flores que estaban en su segundo día de antesis. Se observó que el 15% de los visitantes florales estuvo constituido por un morfo de la familia Melyridae, que solía encontrarse en grupos, entre los filamentos de los estambres, donde posiblemente obtienen alimento y refugio.

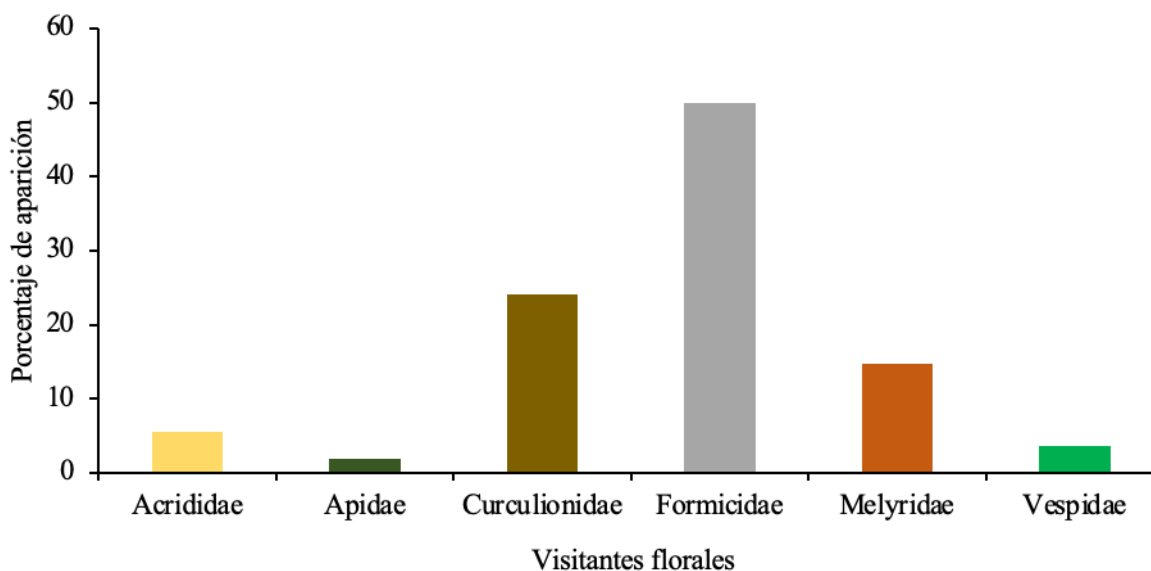


Figura 29. Visitantes florales observados durante la antesis de *S. obvallatus*.

La presencia de un coleóptero de la especie de *Gerstaeckeria bifasciata* Champion 1905 de aproximadamente 1 cm de longitud sobresale en este estudio, debido a que se observó tanto en época de floración, como en meses en los que no se encontraban flores. Durante 2017 se observaron diez individuos adultos de *G. bifasciata* sobre *S. obvallatus* y cuatro más en 2018. Su actividad fue crepuscular, ya que eran activos en la mañana entre las 7:00 y las 12:00 y en las tardes de las 17:00 a las 20:00 h. La mayor frecuencia de aparición de estos organismos coincidió con la presencia de flores y frutos en *S. obvallatus* (enero a junio).

Estos gorgojos (*G. bifasciata*) se encontraron sobre espinas y costillas. Se les observó alimentándose de las costillas de los tallos, así como de botones florales (parte basal del perianto) y flores en antesis (sección basal del perianto) (Fig. 30). Al advertir la presencia del observador, retraían sus apéndices permanecían estáticos y presentaban tanatosis. También, era común que se desplazaran hacia la parte inferior de la planta, donde no se presenta tejido fotosintético, ocultándose entre el suelo y la planta.

Llama la atención que la coloración y forma de estos organismos resulta camuflada por el color y forma de las espinas (Fig. 30c), por lo cual es difícil descubrirlos sobre la planta. Aunque se hicieron búsquedas de estos organismos sobre otras cactáceas de la zona, como *Coryphantha radians*, *Coryphantha erecta* y *Mammillaria muehlenpfordtii*, no se encontró ningún espécimen de este coleóptero, ni daños similares a los observados sobre *S. obvallatus*.



Figura 30. Individuos de *Gerstaeckeria bifasciata* sobre plantas de *S. obvallatus*: a) individuo alimentándose de las costillas; b) individuo sobre espinas apicales; c) individuo alimentándose de la parte basal de un botón floral; d) flores depredadas por gorgojo.



### 5.3.7 Germinación de semillas

Las semillas de *S. obvallatus* son fotoblasticas positivas porque no se presentó germinación en las semillas que permanecieron durante 30 días en oscuridad. Posterior a un mes, se retiró el aluminio y se expusieron las semillas a la luz obteniendo una germinación del 70% similar a la germinación del tratamiento control de 67%. Los resultados mostraron que el porcentaje de germinación a los treinta días fue superior para las semillas obtenidas tanto por autopolinización natural (99%), como artificial (96%) (Tabla 12), siendo estos valores significativamente diferentes ( $F = 10.913$ ,  $P = 0.000002$ ) de los obtenidos en la germinación del tratamiento control y entrecruza artificial (Fig. 31). Aunque los resultados de autopolinización pueden ser considerados como pseudoreplicas ya que las semillas de estos tratamientos proceden de un solo fruto respectivamente. En lo que se refiere a los resultados de los tratamientos por entrecruza natural y artificial no se encontraron diferencias significativas entre ellos ( $\chi^2 = 0.013$ ;  $g.l. = 1$ ,  $P = 0.9107$ ).

Tabla 12. Germinación de las semillas obtenidas en los diferentes tratamientos de polinización controlada.

Tratamiento de Polinización	N flores/ tratamiento	N frutos obtenidos	Total de semillas/fruto	Semillas sembradas	Germinación a los 30 días (%)
Control	48	40	3235	120	66 <sup>a</sup>
Entrecruza artificial	13	11	939	120	64 <sup>a</sup>
Autopolinización artificial	17	2	99	48*	96 <sup>b</sup>
Autopolinización natural	29	1	105	72*	99 <sup>b</sup>

Porcentajes de germinación con diferentes letras indican diferencias significativas según una prueba de ANOVA post hoc de Tukey;  $F = 10.913$ ,  $P = 0.000002$ ). (\*semillas procedentes de un solo fruto).

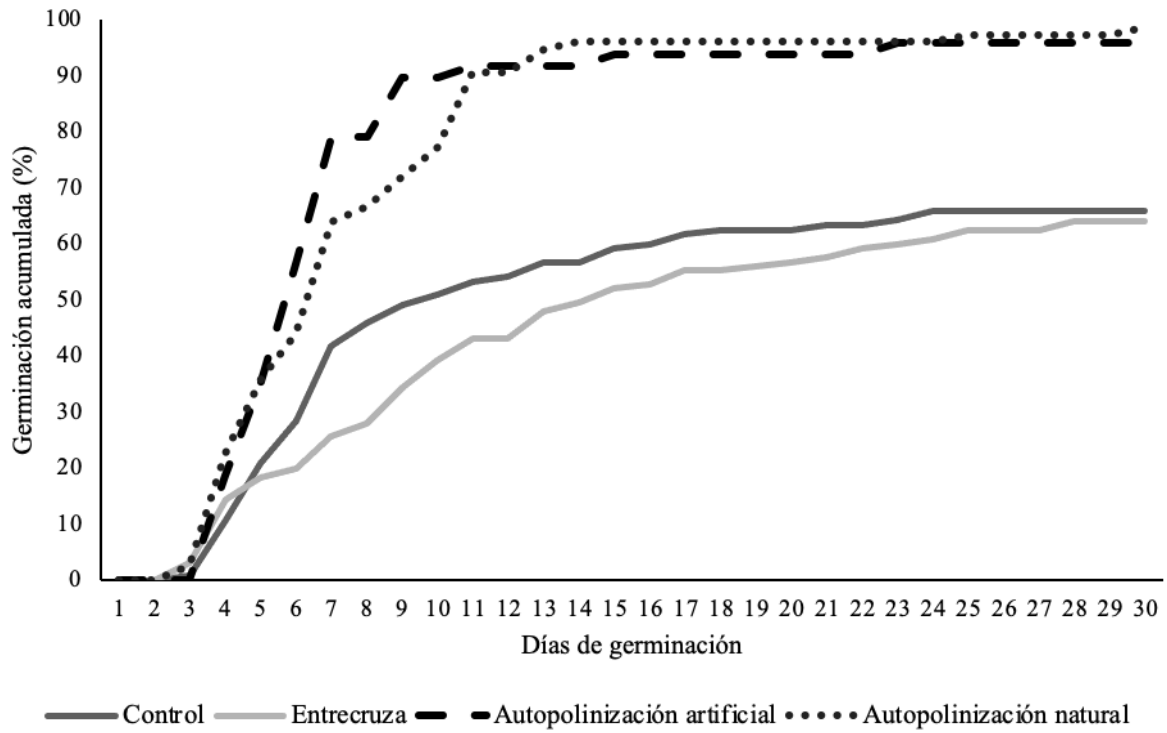


Figura 31. Curva de germinación acumulada de las semillas de *Stenocactus obvallatus* obtenidas de polinizaciones controladas.

## 6. Discusión

### *Demografía*

La densidad de la población de *Stenocactus obvallatus* estudiada fue de 0.50 ind/m<sup>2</sup> ( $\pm 0.3$  DE) el valor es muy elevado con lo que se ha encontrado en otras especies del género *Stenocactus*. En *S. obvallatus* var. *vioaciflorus* presentó una densidad estimada de 0.155 ind/m<sup>2</sup> (Huerta Martínez y Escobar Santos, 1998), *S. crispatus* de 0.296 ind/m<sup>2</sup> (López Flores y Navarro Carbajal, 2009), *S. anfractuosus* tuvo densidades que van de 0.0125 a 0.9150 ind/m<sup>2</sup> (Fuentes Mayo, 2012) y *S. multicostatus* presentó una densidad promedio de 0.032 ind/m<sup>2</sup> (Molina-Tovar, 2019).

Para la mayoría de las especies de cactáceas globosas se ha presentado una densidad baja, es decir, que tienen menos de un individuo por m<sup>2</sup>, por ejemplo: *Mammillaria magnimmama* con 0.06 ind/m<sup>2</sup> (Valverde et al., 2004), *Ariocarpus scaphirostris* con 0.25 ind/m<sup>2</sup> (Mandujano et al., 2007), *Lophophora diffusa* con 0.01-0.13 ind/m<sup>2</sup> (Díaz-Segura et al., 2012), *M. gaumeri*, con 0.29 ind/m<sup>2</sup> (Ferrer-Cervantes et al., 2012), *M. mystax* con 0.046 ind/m<sup>2</sup> (Saldivar Sánchez y Navarro Carbajal, 2012), *M. pectinifera*, con 0.223 ind/m<sup>2</sup> (Deméneghi Calatayud et al., 2013) y *Astrophytum capricorne* con 0.05 ind/m<sup>2</sup> (Mandujano et al., 2015). Por el contrario, pocas cactáceas globosas han presentado valores de densidad altos: *Coryphantha robbinsorum* tiene valores de 0.70 a 1.11 ind/m<sup>2</sup> (Schmalzel et al., 1995), *A. kotschoubeyanus* con 3.39 ind/m<sup>2</sup> (Arroyo-Pérez, 2014) y *M. humboldtii* con 0.71 ind/m<sup>2</sup> (Martínez-Ramos et al., 2016).

La mayoría de las especies de cactáceas mencionadas anteriormente, son endémicas de México y la densidad de sus poblaciones parece responder a las características intrínsecas de la especie, a partir de las cuales requieren un hábitat específico, por lo que su distribución está

restringida, convirtiéndolas en especies susceptibles a los disturbios antropogénicos, puesto que tienden a presentar valores bajos en sus tasas de crecimiento poblacional (Esparza-Olguín et al., 2002, 2005; Godínez-Álvarez et al., 2003).

La distribución espacial de *S. obvallatus* es agregada, respondiendo probablemente a las características microtopográfica del sitio, así como estar presente en los afloramientos de riolita en la zona de estudio. El patrón de distribución agregado que se presenta en poblaciones de cactáceas y algunas suculentas ha sido relacionado con el fenómeno de nodricismo (Godínez-Álvarez et al., 1999, 2003; Valiente-Banuet et al., 2006). En este trabajo no se llevaron a cabo estudios sobre el efecto del nodricismo en *S. obvallatus*. Sin embargo, los estudios en *Coryphantha robbinsorum* (Schmalzel et al., 1995), *Mammillaria dixanthocentron* (Ramos-López, 2007), *Echinocactus platyacanthus* (Jiménez-Sierra et al., 2007) y *Neobuxbaumia polylopha* (Arroyo-Cosultchi et al., 2016) han demostrado que la asociación con rocas y los factores físicos, como el relieve, generan microhábitats adecuados para la germinación, el establecimiento y protección de plántulas y juveniles (Godínez-Álvarez et al., 2003; Jiménez-Sierra et al., 2007; Ramos-López, 2007; Peters et al., 2008).

Por otro lado, para *S. obvallatus* se observó, que en la época de lluvia, algunas parcelas donde no se presentan afloramientos rocosos superficiales, los individuos presentes suelen cubrirse de agua, este fenómeno restringe el establecimiento y crecimiento de los organismos provocando que en algunas parcelas se encontraran pocos individuos (Arias-Medellín et al., 2016). Al mismo tiempo, las espinas de *S. obvallatus* cubren todo el tallo, generando una cubierta que puede reducir la temperatura del clorénquima hasta 10 °C en especial en individuos que se encuentran en lugares expuestos, incrementando la sobrevivencia y crecimiento, este comportamiento se ha encontrado en *Mammillaria elongata*, *M. pectinifera* y *Neolloydia*

*conoidea*, las cuales se están cubiertas por espinas y la mayoría de sus individuos no crece bajo nodrizas bióticas (Santini et al., 2007).

En el sitio donde se encuentra la población de *S. obvallatus*, se presenta un pastizal de *Melinis repens*, que es una especie invasora nativa de África, la cual se encuentra en todos los estados de la República Mexicana (Valladares et al., 2015). La interacción de este pasto con la población de *S. obvallatus* podría estar afectando negativamente el desarrollo de los individuos, por ejemplo, se ha reportado que esta gramínea ha causado disminución en la diversidad de especies de *Pinus* en el sur de Florida (Possley y Maschinski, 2006).

En México, el zacate invasivo buffel (*Cenchrus ciliaris* L.) (introducido por los ganaderos en el noroeste del país) ha afectado la regeneración de especies de plantas y la diversidad de comunidades vegetales y ha interferido en el ciclo de vida de la cactácea globosa *M. grahamii* (Bracamonte et al., 2017). De igual manera, la presencia del pasto *Megathyrsus maximus* en la Isla Mona, Puerto Rico, ha provocado efectos negativos en la supervivencia, crecimiento y reproducción del cactus *Harrisia portoricensis* (Rojas-Sandoval y Meléndez-Ackerman, 2012; Rojas-Sandoval et al., 2016). Contrariamente, se ha sugerido que la presencia del pastizal endémico de México y del suroeste de EUA de *Hilaria mutica* (Buckl.) en la reserva de Mapimí, favorece el establecimiento de algunas *Opuntias* y las densidades de cactáceas globosas no han sido afectadas por este pasto (Golubov et al., 2000).

En particular, se ha mencionado que las fluctuaciones temporales y espaciales en la disponibilidad de recursos (p. ej. agua) pueden modificar las interacciones en ecosistemas desérticos (Briones et al., 1998). Valladares et al. (2015) han mencionado que *M. repens* compete con los pastos nativos, de ahí que este afecte la función y composición de los ecosistemas mexicanos.

Por lo anterior, es de especial importancia realizar estudios de establecimiento y supervivencia de las plántulas de *S. obvallatus* en presencia y ausencia del pasto (Coates et al., 2006), así como profundizar en los aspectos de la dispersión de las semillas y de los requerimientos en el desarrollo de *M. repens* en presencia de las plantas nativas de Tierra Blanca, Gto.

Durante los tres años de observación, se determinó que la estructura poblacional cambia poco a través del tiempo. La categoría de A2 fue la que presentó el mayor porcentaje de individuos. La proporción relativamente baja de las categorías inferiores J1 y J2 nos muestra que la población de *S. obvallatus* se encuentra en un estado “estable”, puesto que presenta bajas densidades de plántulas y juveniles y más plantas de edad adulta que prevalecen y que son las que aportan mayor proporción de flores (Oostermeijer et al., 1994). Este patrón podría estar relacionado a que la germinación y el establecimiento solo son posibles en años específicos y en pocos micrositios adecuados (Steenbeargh y Lowe 1969, Jordan y Nobel 1981, Valiente-Banuet y Ezcurra 1991, Donají y Carbajal 2009, Molina-Tovar 2019).

#### *Dinámica poblacional*

Las estimaciones de la tasa finita de crecimiento poblacional de *S. obvallatus*, muestran valores por debajo de la unidad para ambos años, con  $\lambda_{2016-2017} = 0.8645$  (IC<sub>95%</sub> = 0.8469-0.9271) y  $\lambda_{2017-2018} = 0.8579$  (I.C.<sub>95%</sub> = 0.8267-0.9427), lo que indica que, si el comportamiento de la población se mantuviera, según lo que se muestra en la matriz, habría a la larga una tasa de disminución poblacional del 14% anual. En este estudio no se encontraron variaciones interanuales en los valores de lambda, como si se observaron en otros estudios (Contreras y Valverde, 2002; Matías-Palafox, 2007; Martínez-Flores et al., 2010; McIntosh et al., 2019). Se

ha demostrado que algunas especies de cactáceas globosas tienden a mostrar tasas de crecimiento estables o cercanas a la unidad, las cuales manifiestan densidad reducida, bajo reclutamiento, endemismos en regiones geográficas restringidas y consideradas especies raras (Silvertown et al., 1993; Esparza-Olguín et al., 2002; Godínez-Álvarez et al., 2003; Esparza-Olguín, 2005).

La mayor proporción de individuos muertos por categoría pertenecían a J1 (37%) y J2 (23%), para el primer año y para el segundo año fue en J1 (25%) y A4 (26%). Aunque se desconoce la causa de esta mortalidad, sí se observaron los restos de estos organismos, marchitos, pero aun en pie y no se encontraron restos de extracción ilegal. La mortalidad de los adultos reproductivos tiene efectos negativos sobre la tasa de reclutamiento de nuevos individuos, pues son ellos los que tienen un mayor valor reproductivo (Valverde et al., 2004; Esparza-Olguín et al., 2005; Díaz Segura, 2013; Fernández Muñiz, 2017). La mortalidad de individuos pertenecientes a las últimas categorías también se ha reportado en otras cactáceas, en la cual la causa de la mortalidad es asociada a la herbivoría por coleópteros, desecación, saqueo ilegal y el pisoteo por ganado local, provocando una disminución en el aporte de la fecundidad y un escaso reclutamiento (Godínez-Álvarez et al., 2003; Mandujano et al., 2015; Martínez-Ramos et al., 2016; McIntosh et al., 2019).

Los valores más altos de elasticidad correspondieron a los procesos demográficos de la estasis o permanencia, seguida del crecimiento, mientras que la fecundidad fue varios órdenes de magnitud inferior a los antes mencionados, este patrón es similar al documentado para la mayoría de poblaciones de cactáceas que se han estudiado (Contreras y Valverde, 2002; Godínez-Álvarez et al., 2003; Jiménez-Sierra et al., 2007; Matías-Palafox, 2007; López Flores y Navarro Carbajal, 2009; Martínez-Flores et al., 2010) las cuales presenta plantas con lento

crecimiento, madurez tardía, baja fecundidad y en ocasiones una alta supervivencia de adultos (Silvertown et al., 1993, 1996; Rae y Ebert, 2002; Salguero-Gómez y Plotkin, 2010; Takada et al., 2018). Se presentaron pequeñas diferencias interanuales en los valores relativos de la elasticidad de la permanencia. La contribución relativa de las categorías fue diferente en ambos años (A2 para el primer año y J2 para el segundo año, seguida de A1 para ambos años). Como se mencionó anteriormente, J2 y A1 son las primeras etapas de reproducción para *S. obvallatus* y son las que más muestran un mayor aporte a el valor de  $\lambda$ .

#### *Simulaciones numéricas*

El valor de matriz promedio fue de  $\lambda_p=0.8453$ , la cual representa dos años de estudio y dio como resultado un valor inferior a la tasa finita de crecimiento poblacional de cada año. En particular, para la construcción de una matriz promedio, se toman valores intermedios de cada matriz elaborada (Lemos Espiral et al., 2005; Arias-Medellín et al., 2016). Por lo anterior, la matriz promedio presentó valores inferiores debido a que en la entrada de fecundidad y las entradas de la permanencia (de la matriz 2016-2017) son mayores a las del promedio. De la misma manera, la matriz de segundo periodo (2017-2018) tiene valores mayores en las entradas de retrogresión que en la matriz promedio.

Las simulaciones realizadas con la matriz promedio de la población de *S. obvallatus* señalan que un incremento de 95% del valor del establecimiento de plántulas y la fecundidad produce un ligero aumento en  $\lambda$ . Varios investigadores han sugerido que al incrementar la germinación, asegurar la supervivencia de las plántulas (es decir, que las plántulas resistan el estrés ambiental) y la permanencia de los adultos podría lograrse una  $\lambda$  cercana a la unidad (Godínez-Álvarez et al., 2003; Valverde et al., 2004; Mandujano et al., 2007; Arias-Medellín et al., 2016;



Martínez-Ramos et al., 2016; Padilla Soto, 2017). Otros autores han demostrado un aumento en la tasa de crecimiento poblacional al llevar a cabo simulaciones con banco de semillas (Bowers, 2005; Mandujano et al., 2007; Flores-Martínez et al., 2008; Lindow-López et al., 2018). Aunque las simulaciones para *S. obvallatus* no hayan mostrado un incremento alto en el crecimiento poblacional, la información puede ser valiosa en ausencia de individuos reproductivos.

Ante los resultados mostrados en este estudio sobre la dinámica poblacional, es probable que, de continuar las tendencias observadas, la población de *S. obvallatus* en el sitio de estudio disminuya como se ha presentado en *Harrisia fragrans* (Rae y Ebert, 2002), *Sclerocactus mesae-verdae* (Coles et al., 2012), *Astrophytum ornatum* (Zepeda-Martínez et al., 2013) y *A. capricorne* (Mandujano et al., 2015). Por otro lado, para determinar si una población disminuye con el tiempo es importante considerar estudios poblaciones de larga duración, debido a que las características ambientales influyen notablemente en la mortalidad y en el desarrollo de las poblaciones (Mandujano et al., 2015), por ejemplo *M. gaumeri* presentó  $\lambda$  por debajo de la unidad durante seis años continuos y un evento único de reclutamiento, ocho años después del inicio de su estudio, hizo que  $\lambda$  fuera mayor a la unidad (Ferrer-Cervantes et al., 2012).

Para *S. obvallatus* en Tierra Blanca, no se observó extracción ilegal de esta planta y el lugar sólo sirve de camino para un pequeño grupo de ovejas que pasan diariamente, provocando que algunas plantas se desprendan de las rocas. Con respecto al establecimiento durante los dos años de estudio sólo se presentaron seis plántulas, las cuales no sobrevivieron más de seis meses. No obstante, entre las medidas sugeridas para incrementar el tamaño poblacional, es de gran importancia continuar asegurando el establecimiento y la supervivencia de las plántulas, así como la permanencia de los individuos adultos y proseguir con los estudios poblacionales de larga duración.

## *Biología reproductiva*

### *Fenología*

*Stenocactus obvallatus* es una especie que presenta una floración invernal y primaveral. Hunt (2006) agrupo a las especies *S. arrigens* y *S. dichrocanthus* como sinonimia para *S. obvallatus* lo que coincide con el comportamiento floral reportado por Huerta y Escobar (1998) para *S. dichroacanthus var. violaciflorus* en una población de Llanos de Ojuelos (Jalisco-Zacatecas) y para *Stenocactus arrigens* que habita en Cadereyta de los Montes, Querétaro (Reyes Tovar, 2016); mientras que, *Stenocactus crispatus*, que habita en Los Ángeles Tetela (Puebla), difiere de este patrón, produciendo flores de octubre a marzo y frutos de enero a junio (López Flores y Navarro Carbajal, 2009).

El inicio de la floración de *S. obvallatus* en Tierra Blanca, coincide con aumento de la temperatura en la cual la aparición de las flores aumenta conforme la temperatura ambiental se incrementa de los 15-24 °C. Se ha propuesto que el aumento de la temperatura ambiental y el fotoperiodo promueven la maduración de los verticilos florales, al mismo tiempo que la disponibilidad de agua en el suelo está relacionado con la capacidad de las plantas para formar estructuras reproductivas (Bowers y Dimmitt, 1994; Martínez-Ramos et al., 2015; Morellato et al., 2016; Reyes Tovar, 2019).

El porcentaje total de estructuras reproductivas fue diferente en cada año de manera que se presentó 44% para 2017 y 53% para 2018. En este punto, es importante señalar que las lluvias previas a la floración ayuda a la producción de estructuras reproductivas durante la temporada de secas (Pimienta-Barrios y del Castillo, 2002; Bustamante y Burquez, 2005; Martínez-Ramos et al., 2015), lo que explica que la mayor cantidad de estructuras reproductivas en 2018

corresponde a la precipitación previa acumulada de 117.8 mm (septiembre 2017) que fue mucho mayor a la registrada en 2016.

El porcentaje de individuos reproductivos en *S. obvallatus* aumenta con el tamaño. En general, las cactáceas presentan condiciones similares, por lo que la estructura de la población afecta la fenología floral (McIntosh, 2002; Arroyo-Cosultchi et al., 2016; Bustamante y Búrquez, 2008). En general, A4 resultó ser la categoría en la cual los individuos asignan más recurso a la producción de estructuras reproductivas. La importancia de conocer las estructuras poblacionales ayuda a entender los procesos históricos y probablemente actuales que determinan la dinámica poblacional de una especie (Mandujano et al., 2001; Zepeda et al., 2017).

La floración en la población de *S. obvallatus* estudiada fue continua desde enero hasta junio y la cantidad de flores fue incrementándose a lo largo del tiempo. Durante el mes de enero para ambos años estudiados, la cantidad de flores representó tan solo el 8.7% y 9.5% del total de la producción anual, mientras que en abril de 2017 se produjo 48.6% y en marzo de 2018 se registró 30.5% de la producción anual. Este patrón se asemeja al patrón “steady state”, *sensu* Gentry (1974,) el cual se ha asociado a plantas que producen pocas flores por día y extienden su período de floración por más de un mes. Es probable que el patrón de floración afecte directamente a la reproducción sexual y tenga un efecto en la dinámica poblacional debido a que la disponibilidad de flores puede limitar o promover la entrecruza (Janzen, 1971; Karron et al., 1995; Matías-Palafox et al., 2017).

La antesis floral de *S. obvallatus* puede presentar una duración de dos días, de igual manera este patrón se registró en *S. arrigens* (Reyes Tovar, 2016) y es similar al reportado para mayoría de las cactáceas globosas estudiadas (Osborn et al., 1988; Martínez-Peralta y Mandujano, 2012; Piña y Flores-Martínez, 2012; Briseño Sánchez, 2016; Matías-Palafox et al., 2017; Arroyo-

Pérez et al., 2021). En plantas de *S. obvallatus* que se mantuvieron en condiciones de laboratorio, se presentó una longevidad floral de hasta 6 días (Obs. pers.), este patrón podría estar presente en la población de *S. obvallatus* ya que para *S. anfractuosus* se ha reportado una longevidad de 4-13 días en condiciones naturales (Fuentes Mayo, 2012). La longevidad floral ha sido asociado, principalmente a la falta o escasez de polinizadores, por tal motivo la planta entiende el tiempo de vida para facilitar la polinización y ser fecundada, de tal manera que estas acciones pueden influir directa o indirectamente en el éxito reproductivo (Janzen, 1971; Ashman y Schoen, 1994; Castro, 2009; Flores-Martínez et al., 2013; Briseño Sánchez, 2016; Córdova-Acosta et al., 2017).

Las flores de *S. obvallatus* responden a la disponibilidad de luz, ya que si el día está nublado o lluvioso las flores no abren y aumentan la longevidad floral. De modo similar, para las flores de *S. multicostatus*, *Strombocactus*, *Ariocarpus trigonnis* y *Lophophora difussa*, (por mencionar algunos) (Ramírez et al., 2010; Martínez-Peralta y Mandujano, 2012; Briseño Sánchez, 2016; Camacho-Velázquez, 2020), la longevidad floral se encuentra influenciada por las condiciones ambientales, por ejemplo, en condiciones de nubosidad y a falta de radiación la anthesis es más corta durante el día, provocando que las flores pueden abrir por más de dos días (Martínez-Peralta y Mandujano, 2012; Briseño Sánchez, 2016; Camacho-Velázquez, 2020). Aunado a lo anterior, las probabilidades de que suceda la autopolinización aumentan, debido al movimiento del perianto y rose entre las estructuras reproductivas durante la apertura y cierre de la flor a lo largo de los días (Camacho-Velázquez et al., 2016).

### *Sistema de apareamiento*

El índice de entrecruza (OCI) que se obtuvo para *S. obvallatus* sugiere un sistema de apareamiento xenógamo obligado. Sin embargo, al considerar la proporción polen/óvulos, se sugiere que el sistema tendería a ser xenógamo facultativo, lo que coincide con los resultados de la polinización controlada.

La existencia de hercogamia, en los primeros dos días de antesis en *S. obvallatus* disminuye las probabilidades de autopolinización. Sin embargo, en las flores que permanecen por más de dos días en antesis, la distancia entre anteras y estigma se reduce, lo cual propicia la autopolinización, esto, si aún quedaran óvulos sin fecundar, como ha sido reportado para *Ferocactus recurvus* (Córdova-Acosta et al., 2017), *S. arrigens* (Reyes Tovar, 2016) y *M. huitzilopochtli* (Flores-Martínez et al., 2013).

Elle (2004) señala que la pérdida de hercogamia y la presencia de autofecundación se encuentra relacionada con el tamaño pequeño de las flores (Martínez-Ramos et al., 2015). En este sentido, algunas flores de *S. obvallatus* tuvieron limitaciones en la apertura del perianto, debido a las largas espinas apicales que se encuentran en el ápice de la planta, la apertura y cierre del perianto de un día a otro provoca, en estos casos, que los granos de polen liberados tengan contacto con el estigma y promueve la autofecundación (Webb y Lloyd, 1986; Nassar y Ramírez, 2004). Como resultado para *S. obvallatus* se le atribuye una hercogamia dinámica, en la cual la separación entre anteras y estigma disminuye con el tiempo (Nassar y Ramírez, 2004).

Las flores de *S. obvallatus* presentaron primero la dehiscencia de las anteras, con una duración de tres horas, posteriormente, esta función se traslapo con la receptividad del estigma, por lo cual, a este mecanismo se le conoce como dicogamia de tipo protandria incompleta (Lloyd y Webb, 1986). La liberación del polen antes de la receptibilidad del estigma facilita el

movimiento del polen a otras flores, siendo el mecanismo que disminuye o evita la autopolinización, sin embargo no impide la endogamia por geitonogamia (Lloyd y Webb, 1986; Webb y Lloyd, 1986; del Castillo, 1994). Es conveniente, llevar a cabo experimentos de polinización en *S. obvallatus*, a diferentes horas del día para corroborar si la especie es protándrica y más precisamente, la hora en la que el estigma es receptivo.

#### *Sistema de cruza*

El sistema de cruza detectado a través de los experimentos de polinización señala que la especie presenta un sistema mixto, donde domina la entrecruza y si hay un éxito marginal por la autofecundación. El sistema de cruza mixto ha sido reportado también para otras globosas, como *Sclerocactus mesae-verdae* (Coles et al., 2012), *M. hutzilopochtli* (Flores-Martínez et al., 2013), *M. humboldtii* (Martínez-Ramos et al., 2015) y *M. pectinifera* (Valverde et al., 2015), aunque en otras cactáceas globosas no se ha reportado éxito a través de autopolinización (Mandujano et al., 2010; Matías-Palafox et al., 2017; Arroyo-Pérez et al., 2021). La presencia de un sistema de cruza mixto asegura la fecundación en condiciones adversas, es de bajo costo energético y se presenta en ausencia o escasez de polinizadores efectivos. Sin embargo, podría ser (aunque no necesariamente) a costa de depresión endogámica y causa la pérdida de la diversidad genética (Kephart et al., 1999; Mandujano et al., 2010; Camacho-Velázquez et al., 2016).

Mediante los experimentos autopolinización (artificial y natural), se obtuvieron solo tres frutos y sólo uno de ellos no formó semillas por lo que el porcentaje de éxito de la autogamia es marginal. Sin embargo, las semillas obtenidas de los frutos de autopolinización son viables, como consecuencia, es probable que algunas semillas generadas en condiciones naturales sean producto de autofecundación. En efecto, se ha señalado que la escasa formación de frutos y

semillas por autopolinización es indicativo de un sistema de incompatibilidad total o parcial, que evita la formación de semillas o apunta a ser el resultado de la depresión por endogamia, que puede manifestarse a nivel del desarrollo del embrión, germinación o supervivencia de plántulas (Ornduff, 1969; Boyle y Idnurm, 2001; Mandujano et al., 2010).

La evolución desde la xenogamia hacia la autogamia se ha presentado en muchos grupos taxonómicos (Ornduff, 1969; Nassar y Ramírez, 2004; Busch, 2005; Iqbal et al., 2008; Mandujano et al., 2010). Nassar y Ramírez (2004) mencionan que las cactáceas globosas han evolucionado de la xenogamia hacia la autogamia. De igual forma la autocompatibilidad es una tendencia reportada en especies raras, las cuales pueden presentar baja densidad poblacional, reproducción asexual, un ambiente específico y distribución geográfica restringida (Ornduff, 1969; Nassar y Ramírez, 2004) de modo que, la disponibilidad de parejas reproductivas y/o polinizadores podrían ser recurso limitante en esas poblaciones, como se ha reportado en *S. arrigens* y *Mammillaria huitzilopochtli* (Flores-Martínez et al., 2013; Reyes Tovar, 2016).

#### *Visitantes florales*

El principal sistema de cruce que se presenta en las cactáceas es la entrecruza, con lo cual se propicia el mantenimiento de la diversidad genética. El transporte del polen de una flor a otra en esta familia se lleva a cabo por vectores animales. En el caso de las cactáceas globosas con flores pequeñas, actinomorfas y diurnas, es probable que los polinizadores más frecuentes sean insectos voladores pequeños, como abejas y avispas (Matías-Palafox, 2007; Mandujano et al., 2010; Lemaitre et al., 2014; Arroyo-Pérez et al., 2021). Tal es el caso de *Stenocactus arrigens* en la cual se registraron a abejas de las familias Halictidae y Andrenidae como polinizadoras (Reyes Tovar, 2016). Sin embargo, para *S. obvallatus* fue difícil la observación y captura de

insectos que claramente estaban haciendo la función de polinizar las flores. Considerando que, el diámetro de la flor de *S. obvallatus* es  $> 10$  mm, esta presume ser adecuada para permitir la entrada de abejas a las flores, como se ha reportado en otras cactáceas globosas (Fuentes Mayo, 2012; Argueta-Guzmán et al., 2013; Reyes Tovar, 2016; Matías-Palafox et al., 2017).

Los escasos registros obtenidos sobre los visitantes florales de *S. obvallatus* puede deberse a las fuertes ráfagas de viento o presencia de lluvias que se presentaron en algunos días de observación. Córdova-Acosta et al. (2017) reportan para *Ferocactus recurvus* tasas bajas de visitas y escasez de polinizadores durante el descenso de la temperatura, debido a que los insectos son animales exotérmicos y por consecuencia son susceptibles a los cambios ambientales (Tauber y Tauber, 1981; Arroyo-Pérez et al., 2021). Simultáneamente, se ha sugerido que las especies raras, con densidades poblacionales bajas y autocompatibles desarrollan una adaptación hacia flores de larga vida, con el objetivo de facilitar la polinización, así mismo se ha propuesto que en estas flores predominan las visitas de polinizadores generalistas (Karron, 1987; Negrón-Ortiz, 1998; Johnson y Steiner, 2000; Esparza-Olguín et al., 2005; Flores-Martínez et al., 2013).

Se desconocen los polinizadores de *S. obvallatus*. Tal vez, la presencia de *Apis mellifera* afecte la polinización de *S. obvallatus*. Probablemente esta abeja, al no ser un polinizador efectivo, tiene un forrajeo limitado y es posible que promueva la endogamia, al mismo tiempo esta puede competir o desplazar a las abejas nativas (Butz Huryn, 1997). De acuerdo con Mandujano y colaboradores (2010) las abejas solitarias, nativas de las regiones desérticas de Norteamérica son las que polinizan a las cactáceas. Sin embargo, dada la actual crisis de polinizadores, es posible que *A. mellifera* se encuentre participando activamente en estos



sistemas y compense la falta de polinizadores nativos (Kearns et al., 1998; Johnson y Steiner, 2000; Martínez-Peralta y Mandujano, 2011, 2012; Cano Rodríguez, 2017).

*S. obvallatus* presentó diferentes tonalidades en el color del perianto, estigma, estilo y filamentos del estambre. El color es uno de los rasgos florales que funciona como un mecanismo adaptativo el cual permite a los polinizadores reconocer y localizar las flores (Menzel y Shmida, 1993; Reverté et al., 2016). En este trabajo solo se registraron las diferentes coloraciones que presentan las flores de esta población y es de gran importancia realizar estudios que ayuden a conocer la interacción entre los visitantes florales y el polimorfismo del color de las flores, así como su éxito reproductivo. Se ha reportado polimorfismo floral para especies de cactáceas como *Coryphantha cornifera* (Fuentes Mayo, 2012) y *Lophophora diffusa* (Briseño Sánchez, 2019). Por ejemplo, en este último estudio se encontraron diferencias en la proporción de frutos formados por las flores menos comunes (flor color rosa) y las comunes (flor blanca), concluyendo que el éxito reproductivo en el morfo menos común puede aumentar o disminuir entre temporadas reproductivas.

Dentro de las flores de *S. obvallatus* se encontró un morfo de la familia Melyridae, este se presentaba entre los estilos y posiblemente alimentándose del néctar y polen. Para otras de cactáceas se ha registrado que algunas especies de esta familia permanecen en la base del tubo floral, alimentándose de néctar, polen y segmentos del perianto (McFarland et al., 1989; Ramírez et al., 2010; Lemaitre et al., 2014; Reyes Tovar, 2016; Cárdenas-Ramos y Mandujano, 2018; Delgado Ramírez, 2020).

Se registraron visitantes florales de las familias Acrididae, Curculionidae y Formicidae y la actividad más frecuentemente fue consumiendo el perianto de las flores. Se menciona que, el efecto que ejerce el herbívoro sobre el comportamiento de los polinizadores puede alterar el

éxito reproductivo de las plantas (Krupnick y Weis, 1999) y la presencia de hormigas en las flores pueden reducir la visita de los polinizadores y por consecuencia la reducción de las semillas (Córdova-Acosta et al., 2017).

En este trabajo se registra por primera vez al curculiónido *Gerstaeckeria bifasciata* sobre *S. obvallatus*. El género es poco conocido, pero se considera que las especies de *Gerstaeckeria* se reproducen en nopales y presentan actividad crepuscular sobre diversas cactáceas como: *Opuntia engelmani*, *O. leptocaulis*, *O. fragilis* y *Coryphantha pycnanantha*, *Echinocactus setispinus*, *Mammillaria wilcoxii*, *Carneagiea gigantea* así como en otras suculentas *Agave sp.* (O'Brien, 1969, 1970; Turner et al., 1969; Woodruff, 2006). Para *S. obvallatus* solo se observaron individuos adultos y no larvas, por ejemplo, las larvas de *G. hubbardi* se alimentan de los cladodios de opuntias (*Opuntia dillenii*, *O. keyensis* y *O. stricta*) donde producen cicatrices sin dañar la epidermis (Woodruff, 2006).

Se sabe que los curculiónidos pueden causar un daño considerable en el tejido caulinar de diversas cactáceas (Maya et al. 2011, Ramírez-Delgadillo et al. 2011, Bravo-Aviles et al. 2014), por ejemplo, para el sahuaro la presencia de *G. turbida*, ha sido sugerida como un posible factor que afecta la dinámica poblacional de estas plantas. Sin embargo, *G. bifasciata* mantuvo una frecuencia baja sobre *S. obvallatus*, es probable que este gorgojo interactúe con la planta durante todo su ciclo de vida, alimentándose del tallo y las flores. Además, se podría considerar que la herbivoría que ejerce a *S. obvallatus* no necesariamente pudiera afectarle negativamente, debido a que al alimentarse de la planta puede beneficiarse por la producción específica de compuestos volátiles que pueden tener diferentes efectos, como repelentes de herbívoros o la atracción de depredadores de otros insectos (Camarena Gutiérrez, 2009; del Val y Boege, 2012;

Fürstenberg-Hägg et al., 2013). Debido a esto, se necesitan mayores esfuerzos para llevar a cabo estudios específicos sobre esta interacción.

### *Germinación*

Las semillas de *S. obvallatus* son fotoblásticas positivas. De igual manera el fotoblástismo se ha reportado para *S. anfractuosus* y *S. arrigens* (Fuentes Mayo, 2012; Reyes Tovar, 2016). Diversos estudios han demostrado que la luz es muy importante en la germinación de las cactáceas y se ha reportado que existe una alta variabilidad en la respuesta germinativa de las semillas hacia la luz (Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000; Flores-Martínez et al., 2008; Flores et al., 2011; Meiado et al., 2016).

Es común que de las semillas que caen al suelo, sólo una fracción germine, mientras que la restante suele permanecer en forma de bancos de semillas (Rojas-Aréchiga y Batis, 2001; Bowers, 2005; Nascimento y Meiado, 2017; Ordoñez-Salanueva et al., 2017; Lindow-López et al., 2018). Esto abre la posibilidad de que *S. obvallatus* presente un banco de semillas por las características ecológicas y morfológicas que presentan las semillas, aunque son necesarios más estudios que involucren experimentos sobre los periodos de posmaduración para germinar, así como conocer la longevidad ecológica.

El porcentaje de germinación obtenido por la entrecruza natural (control) fue de 66% y por la entrecruza artificial un 64%. Estos resultados son similares a los reportados para especies del mismo género: *S. multcostatus* (González Cortés, 2015) y *S. arrigens* (Reyes-Tovar, 2016). La germinación y el establecimiento de plántulas son fases de vital importancia en la dinámica y permanencia de las poblaciones de cactáceas (Ruedas et al., 2000; Mandujano et al., 2010; Márquez-Guzmán et al., 2013). Se ha demostrado que en las zonas áridas la germinación está

limitada por diversos factores ambientales como son las fluctuaciones en la temperatura, las altas tasas de evapotranspiración, y las deficiencias de humedad y nutrientes en suelo (Ortega-Baes y Rojas-Aréchiga, 2007; Arroyo-Cosultchi et al., 2016; Arroyo-Pérez et al., 2017).

Para los dos años de estudio la floración de *S. obvallatus* tuvo un periodo largo con un patrón *steady state* que podría proporcionar recursos florales a los polinizadores durante un largo periodo de tiempo, a pesar de que se observaron escasos polinizadores en las visitas realizadas. El *fruit set* promedio fue moderadamente alto (0.77), al igual que el *seed set* (0.62) y la germinación en condiciones de laboratorio (66%). No obstante, el valor de la lambda promedio fue bajo ( $\lambda_p = 0.84533$ ), lo que señala una disminución constante de la población en el tiempo de estudio. La dinámica de la población y las simulaciones efectuadas, señalan que la permanencia es el proceso demográfico más importante (0.65) con especial relevancia en los individuos de las categorías intermedias. Sin embargo, llama la atención la cantidad de regresiones observadas cuyo valor es similar al crecimiento (0.14 y 0.16 respectivamente). Estos aspectos aunados a la mortalidad media anual (15.5%) son factores importantes para considerar. En efecto, tanto las muertes como las regresiones obedecen a condiciones naturales, ya que la población no sufre de daños antropogénicos, por lo cual resulta importante investigar los factores, entre los cuales podría estar el cambio climático, que están determinando la dinámica poblacional observada.

## 7. Conclusiones

- La densidad de la población de *S. obvallatus* en el predio “Cactáceas Gigantes”, Tierra Blanca, Guanajuato, fue de 0.50 ind/m<sup>2</sup>, con una distribución espacial agregada.
- Las tasas finitas de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) anuales y promedio fueron significativamente inferior a la unidad, por lo que la población muestra una tendencia a disminuir si las condiciones ambientales permanecen.
- Las elasticidades muestran que el proceso demográfico que más contribuye a lambda es la permanencia (0.68%), seguida del crecimiento (0.32%) y finalmente por la fecundidad ( $5.6 \times 10^{-07}$ ), esta última con valores extremadamente bajos.
- Las simulaciones numéricas mostraron que al aumentar el 95% el valor de fecundidad y establecimiento de plántulas simultáneamente, la tasa finita de crecimiento poblacional puede incrementarse de  $\lambda_p = 0.8453$  a 0.8484.
- El periodo reproductivo es invernal-primaveral, con una duración de seis meses (enero-junio), con un patrón de reproducción “*steady state*” (Gentry, 1974).
- *S. obvallatus* es una especie xenógama, con un sistema de cruce mixto. Aunque es probable que, en condiciones de escasos polinizadores, algunas semillas se generen por autopolinización.
- Entre los visitantes florales se presenta el primer reporte de *G. bifasciata* alimentándose de *S. obvallatus*.

## 8. Literatura citada

- Almaraz-Abarca, N., M. D. G. Campos, A. Delgado-Alvarado, J. A. Ávila-Reyes, N. Naranjo-Jiménez, J. Herrera-Corral, A. F. Tomatas, et al. 2007. Fenoles del polen de *Stenocactus*, *Echinocereus* y *Mammillaria* (Cactaceae). *Polibotánica* 23: 37–55.
- Alvim, P. D. T. 1960. Moisture stress as a requirement for flowering of coffee. *Science, New Series* 132: 354.
- Anderson, E. F. 2001. *The cactus family*. Timber Press, Portland, Oregon.
- Argueta-Guzmán, M. P., D. A. Barrales-Alcalá, A. Galicia-Pérez, J. Golubov, y M. C. Mandujano. 2013. Sistema reproductivo y visitantes florales de *Zephyranthes carinata* Herb (Asparagales: Amaryllidaceae). *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 58: 100–117.
- Arias-Medellín, L. A., C. Bonfil, y T. Valverde. 2016. Demographic analysis of *Agave angustifolia* (Agavaceae) with an emphasis on ecological restoration. *Botanical Sciences* 94: 513–530.
- Arias, S. 1993. Cactáceas: Conservación y diversidad en México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 44:109-115
- Arias, S., U. Guzmán, M. C. Mandujano, M. Soto-Galván, y J. Golubov. 2005. Las especies mexicanas de cactáceas en riesgo de extinción. I. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 50: 100–125.
- Arroyo-Cosultchi, G., J. Golubov, y M. C. Mandujano. 2016. Pulse seedling recruitment on the population dynamics of a columnar cactus: effect of an extreme rainfall event. *Acta Oecologica* 71: 52–60.

- Arroyo-Pérez, E. 2014. *Características de la historia de vida de Ariocarpus kotschoubeyanus (Cactaceae) en el estado de Querétaro*. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma Metropolitana.
- Arroyo-Pérez, E., J. Flores, C. González-Salvatierra, M. L. Matías-Palafox, y C. Jiménez-Sierra. 2017. High tolerance to high-light conditions for the protected species *Ariocarpus kotschoubeyanus* (Cactaceae). *Conservation Physiology* 5: 1–7.
- Arroyo-Pérez, E., C. L. Jiménez-Sierra, J. A. Zavala-Hurtado, J. Flores-Rivas, y I. H. Salgado-Ugarte. 2019. Fenología, sincronía floral y éxito reproductivo de *Neolloydia conoidea* (Cactaceae). *Botanical Sciences* 97: 579–587.
- Arroyo-Pérez, E., C. L. Jiménez-Sierra, J. A. Zavala Hurtado, y J. Flores. 2021. Shared pollinators and sequential flowering phenologies in two sympatric cactus species. *Plant Ecology and Evolution* 154: 28–38.
- Ashman, T.L., y D. J. Schoen. 1994. How long should flowers live? *Nature* 371: 788–791.
- Bailey, W., y T. J. Ridsdill-Smith. 1991. *Reproductive behavior of insects: individual and populations*. Springer Netherlands.
- Begon, M., J. L. Harper, y C. R. Townsend. 1999. *Ecología: individuos, poblaciones, comunidades*. 3<sup>ra</sup> edición. Omega, Barcelona, España.
- Begon, M., M. Mortimer, y D. Thompson. 1996. *Population ecology: a unified study of animals and plants*. Black-well, Oxford.
- Bell, G. 1982. *The masterpiece of Nature: The evolution and genetics of sexuality*. Croom Helm. University of California Press, Berkely.
- Bishop, J. G., y D. W. Schemske. 1998. Variation in flowering phenology and its consequences for lupines colonizing Mount St. Helens. *Ecology* 79: 534–546.

- Bowers, J. E. 1996. More flowers or new cladodes? Environmental correlates and biological consequences of sexual reproduction in a Sonoran Desert prickly pear cactus, *Opuntia engelmannii*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 123: 34–40.
- Bowers, J. E. 2005. New evidence for persistent or transient seed banks in three Sonoran Desert cacti. *The Southwestern Naturalist* 50: 482–487.
- Bowers, J. E., y M. A. Dimmitt. 1994. Flowering phenology of six woody plants in the northern Sonoran Desert. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 121: 215–229.
- Boyle, T. H., y A. Idnurm. 2001. Physiology and genetics of self-incompatibility in *Echinopsis chamaecereus* (Cactaceae). *Sexual Plant Reproduction* 13: 323–327.
- Bracamonte, J. A., C. Tinoco-Ojanguren, M. E. Sánchez Coronado, y F. Molina-Freaner. 2017. Germination requirements and the influence of buffelgrass invasion on a population of *Mammillaria grahamii* in the Sonoran Desert. *Journal of Arid Environments* 137: 50–59.
- Bravo-Hollis, H., y H. Sánchez-Mejorada. 1991. *Las cactáceas de México*. Vol. II. Universidad Nacional Autónoma de México, D. F.
- Briones, O., C. Montaña, y E. Ezcurra. 1998. Competition intensity as a function of resource availability in a semiarid ecosystem. *Oecologia* 116: 365–372.
- Briseño Sánchez, M. I. 2016. *Estructura poblacional y biología de la reproducción de Lophophora diffusa (Croizat) Bravo (Cactaceae) en Querétaro, México*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores, Iztacala. UNAM.
- Busch, J. W. 2005. *The evolution of self-compatibility and its genetic consequences in Leavenworthia alabamica (Brassicaceae)*. Thesis of Doctor of Philosophy. Indiana University.



- Bustamante, E., y A. Búrquez. 2005. Fenología y biología reproductiva de las cactáceas columnares. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 50: 68–88.
- Bustamante, E., y A. Búrquez. 2008. Effects of plant size and weather on the flowering phenology of the organ pipe cactus (*Stenocereus thurberi*). *Annals of Botany* 102: 1019–1030.
- Butz Huryn, V. M. 1997. Ecological impacts of introduced honey bees. *The quarterly review of biology* 72: 275–297.
- Camacho-Velázquez, A. 2020. *Biología reproductiva de Strombocactus (Cactaceae)*. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias. UNAM.
- Camacho-Velázquez, A., S. Ríos-Carrasco, y S. Vázquez-Santana. 2016. Biología reproductiva de la subfamilia Cactoideae (Cactaceae). *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 61: 100–127.
- Camarena Gutiérrez, G. 2009. Señales en la interacción planta-insecto. *Revista Chapingo. Serie ciencias forestales y del ambiente* 15: 81–85.
- Cano Rodríguez, M. 2017. *Biología floral y uso de Myrtillocactus geometrizans (Mart. ex Pfeiff.) Console (Cactaceae) en Cadereyta de Montes Querétaro, México*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Cárdenas-Ramos, D., y M. C. Mandujano. 2018. Florivory effects on pollinator preference and the reproductive output of a threatened living rock cactus, *Ariocarpus retusus* (Cactaceae). *Haseltonia*: 133.
- Carranza-González, E. 2005. *Conocimiento actual de la flora y la diversidad vegetal del estado de Guanajuato, México*. Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes. Fascículo Complementario XXI. 17 pp.

- del Castillo, R. 1994. Polinización y otros aspectos de *Ferocactus histrix*. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 39: 36–42.
- Castro, S. 2009. Biología reproductiva y conservación del endemismo *Polygala vayredae*. *Ecosistemas* 18: 78–84.
- Caswell, H. 1989. *Matrix population models: construction, analysis, and interpretation*. Sinauer Associates, Massachusetts, EUA.
- Caswell, H. 2000. Prospective and retrospective perturbation analyses: their roles in conservation biology. *Ecology* 81: 619–627.
- Coates, F., I. D. Lunt, y R. L. Tremblay. 2006. Effects of disturbance on population dynamics of the threatened orchid *Prasophyllum correctum* D.L. Jones and implications for grassland management in south-eastern Australia. *Biological Conservation* 129: 59–69.
- Coles, J. J., K. L. Decker, y T. S. Naumann. 2012. Ecology and population dynamics of *Sclerocactus mesae-verdae* (Boissev. & Davidson) L. D. Benson. *Western North American Naturalist* 72: 311–322.
- CONABIO, C. N. para el C. y U. de la B. 2012. *La Biodiversidad en Guanajuato: estudio de estado*.
- Contreras, C., y T. Valverde. 2002. Evaluation of the conservation status of a rare cactus (*Mammillaria crucigera*) through the analysis of its population dynamics. *Journal of Arid Environments* 51: 89–102.
- Córdova-Acosta, E., J. A. Zavala-Hurtado, J. Golubov, y A. Casas. 2017. Reproductive biology of *Ferocactus recurvus* (Mill.) Borg subsp. *recurvus* (Cactaceae) in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *Plant Biology* 19: 798–805.

- Cruden, R. W. 1977. Pollen-Ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* 31: 32–46.
- Cruden, R. W. 2000. Pollen grains: Why so many? *Plant Systematics and Evolution* 222: 143–165.
- Cruden, R. W., y S. Miller-Ward. 1981. Pollen-ovule ratio, pollen size, and the ratio of stigmatic area to the pollen-bearing area of the pollinator: a hypothesis. *Evolution* 35: 964–974.
- Dafni, A. 1992. *Pollination Ecology: A practical Approach*. Oxford: Oxford University Press.
- Delgado Ramírez, V. 2020. *Biología reproductiva de Thelocactus leucacanthus ssp. schmollii (Cactaceae)*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM.
- Deméneghi Calatayud, A. P., M. del C. Navarro Carbajal, y S. Saldívar Sánchez. 2013. Dinámica poblacional de *Mammillaria pectinifera*, en el municipio de Santa Clara Huitziltepec, Puebla, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 59: 68–81.
- Díaz-Segura, O., C. L. Jiménez-Sierra, M. L. Matías-Palafox, y E. Vázquez-Díaz. 2012. Evaluación del estado de conservación del peyote queretano *Lophophora diffusa* Croizat (Bravo), cactácea endémica del desierto Querétaro-Hidalguense, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 57: 68–85.
- Díaz Segura, O. 2013. *Dinámica poblacional de Lophophora diffusa “Peyote” (Cactaceae) en una localidad del estado de Querétaro*. Tesis de Maestría. UAM, Unidad Iztapalapa.
- Doak, D. F., E. Waddle, R. E. Langendorf, A. M. Louthan, N. Isabelle Chardon, R. R. Dibner, D. A. Keinath, et al. 2021. A critical comparison of integral projection and matrix projection models for demographic analysis. *Ecological Monographs* 91: 1–30.
- Donají, L. F., y N. Carbajal. 2009. Estudio demográfico de *Stenocactus crispatus* (Cactaceae) en Los Ángeles Tetela, Puebla, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 54.

- Easterling, M. R., S. P. Ellner, P. M. Dixon, y N. Mar. 2000. Size-specific sensitivity: applying a new structured population model. *Ecology* 81: 694–708.
- Eguiarte, E. L., J. Núñez-Farfán, C. Domínguez, y C. Cordero. 1992. Biología evolutiva de la reproducción en plantas. *Ciencias* 6: 69–86.
- Ellner, S. P., y M. Rees. 2006. Integral projection models for species with complex demography. *The American Naturalist* 167: 410–428.
- Esparza-Olguín, L. G. 2005. *Estudio comparativo de tres especies de cactáceas columnares del género Neobuxbaumia que difieren en su nivel de rareza: un enfoque genético - demográfico*. Tesis de Doctorado. Facultad de ciencias, UNAM.
- Esparza-Olguín, L., T. Valverde, y M. C. Mandujano. 2005. Comparative demographic analysis of three *Neobuxbaumia* species (Cactaceae) with differing degree of rarity. *Population Ecology* 47: 229–245.
- Esparza-Olguín, L., T. Valverde, y E. Vilchis-Anaya. 2002. Demographic analysis of a rare columnar cactus (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, Mexico. *Biological Conservation* 103: 349–359.
- Fenner, M. 1998. The phenology of growth and reproduction in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 1: 78–91.
- Fernández Muñiz, T. Y. 2017. *Dinámica poblacional y evaluación del estado de conservación de un cactus endémico del desierto Chihuahuense*. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología, UNAM.
- Ferrer-Cervantes, M. E., M. E. Méndez-González, P. F. Quintana-Ascencio, A. Dorantes, G. Dzib, y R. Durán. 2012. Population dynamics of the cactus *Mammillaria gaumeri*: An integral projection model approach. *Population Ecology* 54: 321–334.

- Flores-Martínez, A., G. I. Manzanero, M. Rojas-Aréchiga, M. C. Mandujano, y J. Golubov. 2008. Seed age germination responses and seedling survival of an endangered cactus that inhabits cliffs. *Natural Areas Journal* 28: 51–57.
- Flores-Martínez, A., G. I. Manzanero M., J. Golubov, y M. C. Mandujano. 2013. Biología floral de *Mammillaria huitzilopochtli*, una especie rara que habita acantilados. *Botanical Sciences* 91: 349–356.
- Flores, J., E. Jurado, L. Chapa-Vargas, A. Ceroni-Stuva, P. Dávila-Aranda, G. Galíndez, D. Gurvich, et al. 2011. Seeds photoblastism and its relationship with some plant traits in 136 cacti taxa. *Environmental and Experimental Botany* 71: 79–88.
- Franco, A. C., y P. S. Nobel. 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology* 77: 870–886.
- Franco, M. 1990. Ecología de poblaciones. *Ciencias* 4: 4–9.
- Fuentes Mayo, V. 2012. *Atributos demográficos y biología reproductiva de Coryphantha cornifera y Stenocactus anfractuosus con fines de conservación*. Tesis de Doctorado. Colegio de Postgraduados.
- Fürstenberg-Hägg, J., M. Zagrobelny, y S. Bak. 2013. Plant defense against insect herbivores. *International Journal of Molecular Sciences* 14: 10242–10297.
- Gentry, A. H. 1974. Flowering Phenology and Diversity in Tropical Bignoniaceae. *Biotropica* 6: 64.
- Gibson, A. C., y P. S. Nobel. 1986. *The cactus Primer*. University.
- Godínez-Álvarez, H., A. Valiente-Banuet, y L. Valiente-Banuet. 1999. Biotic interactions and the population dynamics of the long-lived columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo* in the Tehuacán Valley, Mexico. *Canadian Journal of Botany* 77: 203–208.

- Godínez-Álvarez, H., T. Valverde, y P. Ortega-Báez. 2003. Demographic trends in the Cactaceae. *The Botanical Review* 69: 173–203.
- Golubov, J., M. C. Mandujano, y C. Montaña. 2000. Cactáceas asociadas a pastizales de *Hilaria mutica* (Buckl.) Benth. en la Reserva de la Biosfera de Mapimi, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 155: 84–89.
- González Cortés, A. 2015. *Germinación in vitro de dieciocho especies de cactáceas endémicas del desierto Chihuahuense*. Reporte de especialidad. Universidad Autónoma Agraria.
- Gotelli, N. J. 2008. *A primer of ecology*. Fourth Edi. I. Sinauer Associates.
- Gurevitch, J., S. M. Scheiner, y G. A. Fox. 2006. *The ecology of plants*. 2<sup>nd</sup> edition. Sinauer Associates, Oxford University Press.
- Guzmán Hernández, D. A. 2018. *Variabilidad genética y viabilidad de semillas de *Escontria chiotilla* y *Stenocereus pruinosus* (Cactaceae) conservadas ex situ y enterradas in situ en un matorral xerófilo en el Valle de Tehuacán*. Tesis de Maestría. Unidad Iztapalapa, UAM.
- Guzmán, U., S. Arias, y P. Dávila. 2003. *Catálogo de cactáceas mexicanas*. Universidad Nacional Autónoma de México y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, D. F., México.
- Haddock, R. C., y S. J. Chaplin. 1982. Pollination and seed production in two phenologically divergent Prairie Legumes (*Baptisia leucophaea* and *B. leucantha*). *The American Midland Naturalist* 108: 175–186.
- Harper, J. L., y J. White. 1974. The demography of plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5: 419–463.

- Hernández Cerda, M. E., M. de J. Ordoñez Díaz, y J. Giménez de Azcarate. 2018. Análisis comparativo de dos sistemas de clasificación bioclimática aplicados en México. *Investigaciones Geográficas*: 1–14.
- Holsinger, K. E. 2000. Reproductive systems and evolution in vascular plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 97: 7037–42.
- Huerta Martínez, F. M., y V. E. Escobar Santos. 1998. Notas sobre la ecología de *Stenocactus dichroacanthus* var. *violaciflorus* en los llanos de Ojuelos. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 43: 40–43.
- Hunt, D., N. Taylor, y G. Charles. 2006. *The new cactus lexicon*. Vol. I and II: Descriptions and illustrations of the cactus family. dh Books. Malborne Port England
- Igic, B., R. Lande, y J. R. Kohn. 2008. Loss of self-incompatibility and its evolutionary consequences. *International Journal of Plant Sciences* 169: 93–104.
- Janzen, D. H. 1976. Why bamboos wait so long to flower. *Annual Review of Ecology and Systematics* 7: 347–391.
- Janzen, D.H. 1971. Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2: 465-492.
- Jensen, A. I. 1974. 365: Leslie matrix models for fisheries studies. *Biometrics* 30: 547–551.
- Jiménez-Sierra, C. L., D. Segura-Venegas, B. Rendón-Aguilar, T. Valverde Valdés, y C. Ballesteros-Barrera. 2019. Fenología floral de *Stenocactus obvallatus* (DC) Hil (Cactaceae) en Guanajuato (México). *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 64: 47–57.
- Jiménez-Sierra, C., M. C. Mandujano, y L. E. Eguiarte. 2007. Are populations of the candy barrel cactus (*Echinocactus platyacanthus*) in the desert of Tehuacán, Mexico at risk?

- Population projection matrix and life table response analysis. *Biological Conservation* 135: 278–292.
- Jiménez Sierra, C. L. 2011. Las cactáceas mexicanas y los riesgos que enfrentan. *Revista Digital Universitaria* 12: 1–23.
- Johnson, S. D., y K. E. Steiner. 2000. Generalization versus specialization in plant pollination systems. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 140–143.
- Jordan, P. W., y P. S. Nobel. 1981. Seedling establishment of *Ferocactus acanthodes* in relation to drought. *Ecology* 62: 901–906.
- Karron, J. D. 1987. The pollination ecology of co-occurring geographically restricted and widespread species of *Astragalus* (Fabaceae). *Biological Conservation* 39: 179–193.
- Karron, J. D., N. N. Thumser, R. Tucker, y A. J. Hessenauer. 1995. The influence of population density on outcrossing rates in *Mimulus ringens*. *Heredity* 75: 175–180.
- Kearns, C. A., D. W. Inouye, y N. M. Waser. 1998. Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29: 83–112.
- Kephart, S. R., E. Brown, y J. Hall. 1999. Inbreeding depression and partial selfing: evolutionary implications of mixed-mating in a coastal endemic, *Silene douglasii* var. *oraria* (Caryophyllaceae). *Heredity* 82: 543–554.
- Krebs, C. J. 1985. *Ecología: Estudio de la distribución y abundancia*. Segunda edición. Oxford University Press, México. D.F. 753 p.
- Krebs, C. J. 1999. *Ecological Methodology*. Second ed. Addison-Welsey; Menlo Park.
- de Kroon, H., J. van Groenendael, y J. Ehrlén. 2000. Elasticities: a review of methods and model limitations. *Ecology* 81: 607–618.



- de Kroon, H., A. Plaisier, J. van Groenendael, y H. Caswell. 1986. Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecological society of America* 67: 1427–1431.
- Krupnick, G. A., y A. E. Weis. 1999. The effect of floral herbivory on male and female reproductive success in *Isomeris arborea*. *Ecology* 80: 135–149.
- Larios-Ulloa, M., S. Loza-Cornejo, B. Y. Ramos Gómez, H. J. Arreola-Nava, A. M. de G. Espinosa Rojas, y L. M. Hernández Paz. 2015. Biología reproductiva de tres especies de *Mammillaria* Haw. (Cactaceae) endémicas del cerro “La mesa Redonda”, Jalisco, México. *Gaia Scienta* 9: 147–154.
- Lefkovich, L. P. 1965. The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics* 21: 1–18.
- Lemaitre, A. B., C. F. Pinto, y H. M. Niemeyer. 2014. Generalized pollination system: are floral traits adapted to different pollinators? *Arthropod-Plant Interactions* 8: 261–272.
- Lemos Espiral, J. A., R. I. Rojas González, y J. J. Zúñiga Vega. 2005. *Técnicas para el estudio de poblaciones de fauna silvestre*. UNAM.
- Lindow-López, L., G. Galíndez, S. Sühling, V. Pastrana-Ignes, P. Gorostiague, A. Gutiérrez, y P. Ortega-Baes. 2018. Do cacti form soil seed banks? an evaluation using species from the Southern Central Andes. *Plant Biology* 20: 1053–1058.
- Lloyd, D. G., y C. J. Webb. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms I. dichogamy. *New Zealand Journal of Botany* 24: 135–162.

- López Flores, D., y M. del C. Navarro Carbajal. 2009. Estudio demográfico de *Stenocactus crispatus* (Cactaceae) en Los Ángeles Tetela, Puebla, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 54: 113–122.
- Ludwing, J. A., y J. F. Reynolds. 1988. *Statistical ecology: a primer of methods and computing*. John Wiley.
- Lumbreras, A. J. S., A. G. Salvador, y J. A. Delgado. 2008. *Introducción práctica a la ecología*. Pearson Educación, S.A., Madrid.
- Mandujano, M. C., Y. Bravo, J. Verhulst, I. Carrillo-Angeles, y J. Golubov. 2015. The population dynamics of an endemic collectible cactus. *Acta Oecologica* 63: 1–7.
- Mandujano, M. C., J. A. M. Verhulst, I. G. Carrillo-Angeles, y J. Golubov. 2007. Population dynamics of *Ariocarpus scaphirostris* Bödeker (Cactaceae): evaluating the status of a threatened species. *International Journal of Plant Sciences*. 168: 1035–1044.
- Mandujano, M. D. C., I. Carrillo-Angeles, C. Martínez-Peralta, y J. Golubov. 2010. *Reproductive biology of Cactaceae*. En K. G. Ramawat [ed.], *Desert Plants: Biology and biotechnology*, 197–230. Berlin, Germany.
- Mandujano, M. C., C. Montaña, M. Franco, J. Golubov, y A. Flores-Martínez. 2001. Integration of demographic annual variability. *Ecology* 82: 344–359.
- Mandujano Sánchez, M. C. 2007. *La clonalidad y sus efectos en la biología de poblaciones*. Ecología molecular, 217–250. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales–Instituto de Ecología–Universidad Nacional Autónoma de México–Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, D. F., México.

- Márquez-Guzmán, J., M. Collazo-Ortega, M. Martínez-Gordillo, A. Orozco-Segovia, y S. Vázquez-Santana. 2013. *Biología de angiospermas*. UNAM, Facultad de ciencias. México.
- Martínez-Flores, A., G. I. Medina-Manzanero, J. Golubov, C. Montaña, y M. C. Mandujano. 2010. Demography of an endangered endemic rupicolous cactus. *Plant Ecology* 210: 53–66.
- Martínez-Peralta, C., y M. C. Mandujano. 2012. Biología de la polinización y fenología reproductiva del género *Ariocarpus Scheidweler* (Cactaceae). *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 57: 114–127.
- Martínez-Peralta, C., y M. C. Mandujano. 2011. Reproductive ecology of the endangered living rock cactus, *Ariocarpus fissuratus* (Cactaceae). *The Journal of the Torrey Botanical Society* 138: 145–155.
- Martínez-Peralta, C., F. Molina-Freaner, J. Golubov, A. Vázquez-Lobo, y M. C. Mandujano. 2014. A comparative study of the reproductive traits and floral morphology of a genus of geophytic Cacti. *International Journal of Plant Sciences* 175: 663–680.
- Martínez-Ramos, M., G. Arroyo-Cosultchi, J. Golubov, y M. C. Mandujano. 2015. Fenología y sistema de apareamiento de *Mammillaria humboldtii*: una especie en peligro de extinción. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 60: 80–90.
- Martínez-Ramos, M., G. Arroyo-Cosultchi, M. C. Mandujano, y J. Golubov. 2016. Dinámica poblacional de *Mammillaria humboldtii* una cactácea endémica de Hidalgo, México. *Botanical Sciences* 91: 199–208.

- Matías-Palafox, M. L. 2007. *Estructura poblacional y biología reproductiva de Turbinicarpus horripilus (Lem.) Vác. John & Riha (Cactaceae)*. Tesis de Maestría. Unidad Iztapalapa, UAM.
- Matías-Palafox, M. L., C. L. Jiménez-Sierra, J. Golubov, y M. del C. Mandujano. 2017. Reproductive ecology of the threatened “star cactus” *Astrophytum ornatum* (Cactaceae): A strategy of continuous reproduction with low success. *Botanical Sciences* 95: 245–258.
- McFarland, J. D., P. G. Kevan, y M. A. Lane. 1989. Pollination biology of *Opuntia imbricata* (Cactaceae) in southern Colorado. *Canadian Journal of Botany* 67: 24–28.
- McIntosh, M. E. 2002. Plant size, breeding system, and limits to reproductive success in two sister species of *Ferocactus* (Cactaceae). *Plant Ecology* 162: 273–288.
- McIntosh, M. E., A. E. Boyd, A. E. Arnold, R. J. Steidl, y L. A. McDade. 2019. Growth and demography of a declining, endangered cactus in the Sonoran Desert. *Plant Species Biology* 35: 6–15.
- Meiado, M. V., M. Rojas-Aréchiga, J. A. de Siqueira-Filho, y I. R. Leal. 2016. Effects of light and temperature on seed germination of cacti of Brazilian ecosystems. *Plant Species Biology* 31: 87–97.
- Melgoza Castillo, A., M. I. Balandrán Valladares, R. Mata-González, y C. Pinedo Álvarez. 2014. Biología del pasto rosado *Melinis repens* (Willd.) e implicaciones para su aprovechamiento o control. *Revista Mexicana de Ciencias Pecuarias* 5: 429–442.
- Menzel, R., y A. Shmida. 1993. The ecology of flower colours and the natural colour vision of insect pollinators: the Israeli flora as a study case. *Biol. Re.* 68: 81–120.

- Meyrán, G. J. 2004. *Stenocactus albatrus* (Dietrich) Knuth. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 49: 61–63.
- Meyrán García, J. 2003. Clave de identificación de las especies de *Stenocactus*. Consideraciones sobre sus características. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 4: 90–95.
- Mitchell, R. J., R. E. Irwin, R. J. Flanagan, y J. D. Karron. 2009. Ecology and evolution of plant-pollinator interactions. *Annals of Botany* 103: 1355–1363.
- Molina-Tovar, J. L. 2019. *Demografía de Stenocactus multicostatus en La Cruz del Pastor, Guanajuato*. Tesis de Licenciatura. FES Iztacala. UNAM.
- Molles, M. C. 2015. *Ecology: concepts & applications*. 17th ed. Mc Graw Hill.
- Morellato, L. P. C., B. Alberton, S. T. Alvarado, B. Borges, E. Buisson, M. G. G. Camargo, L. F. Cancian, et al. 2016. Linking plant phenology to conservation biology. *Biological Conservation* 195: 60–72.
- Nascimento, J. P. B., y M. V. Meiado. 2017. In situ or ex situ seed conservation: which is the more effective way to maintain seed longevity of an endangered cactus? *Plant Species Biology* 32: 115-120.
- Nassar, J. M., y N. Ramírez. 2004. Reproductive biology of the melon cactus, *Melocactus curvispinus* (Cactaceae). *Plant Systematics and Evolution* 248: 31–44.
- Nassar, J. M., N. Ramírez, M. Lampo, J. A. González, R. Casado, y F. Nava. 2007. Reproductive biology and mating system estimates of two Andean melocacti, *Melocactus schatzlii* and *M. andinus* (Cactaceae). *Annals of Botany* 99: 29–38.
- Neal, P. R., y G. J. Anderson. 2005. Are “mating systems” “breeding systems” of inconsistent and confusing terminology in plant reproductive biology? or is it the other way around? *Plant Systematics and Evolution* 250: 173–185.

- Negrón-Ortiz, V. 1998. Reproductive biology of a rare cactus, *Opuntia spinosissima* (Cactaceae), in the Florida Keys: Why is seed set very low? *Sexual Plant Reproduction* 11: 208–212.
- O'Brien, C. W. 1969. A new species of *Gerstaeckeria* in Peru, first record for South America (Coleoptera, Curculionidae). *The Coleopterists Society* 23: 73–76.
- O'Brien, C. W. 1970. A taxonomic revision of the genus *Gerstaeckeria* north of Mexico (Coleoptera: Curculionidae). *Annals of the Entomological Society of America* 63:255-272.
- Ollerton, J., y A. Lack. 1998. Relationships between flowering phenology plant size and reproductive success in *Lotus corniculatus* (Fabaceae). *Plant Biology* 139: 35–47.
- Olvera Martínez, J. R. 2018. *Evaluación a mediano plazo del comportamiento demográfico de una población de Neobuxbaumia macrocephala (Cactaceae) en Zapotitlán Salinas, Puebla, México*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Oostermeijer, J. G. B., R. V. Veer, y J. C. M. den Nijs. 1994. Population structure of the rare, long-lived perennial *Gentiana pneumonanthe* in relation to vegetation and management in the Netherlands. *Journal of Applied Ecology* 31: 428–438.
- Ordoñez-Salanueva, C. A., A. Orozco-Segovia, M. Canales-Martínez, C. E. Seal, H. W. Pritchard, y C. M. Flores-Ortiz. 2017. Ecological longevity of *Polaskia chende* (Cactaceae) seeds in the soil seed bank, seedling emergence and survival. *Plant Biology* 19: 973–982.
- Ornduff, R. 1969. Reproductive biology in relation to systematics. *Taxon* 18: 121–133.

- Ortega-Baes, P., y M. Rojas-Aréchiga. 2007. Seed germination of *Trichocereus terscheckii* (Cactaceae): light, temperature, and gibberellic acid effects. *Journal of Arid Environments* 69: 169–176.
- Osborn, M. M., P. G. Kevan, y M. A. Lane. 1988. Pollination biology of *Opuntia polyacantha* and *Opuntia phaeacantha* (Cactaceae) in southern Colorado. *Plant Systematics and Evolution* 159: 85–94.
- Padilla Soto, Q. G. 2017. *Estrategias reproductivas para el establecimiento de Cyllindropuntia imbricata en el Jardín Botánico Regional de Cadereyta de Montes, Querétaro, México*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM.
- Palomo Morales, M. 2018. *Análisis de la estructura vegetal y la avifauna de dos comunidades semiáridas del estado de Guanajuato*. Tesis de Maestría. UAM, Unidad Iztapalapa.
- Peters, E. M., C. Martorell, y E. Ezcurra. 2008. Nurse rocks are more important than nurse plants in determining the distribution and establishment of globose cacti (*Mammillaria*) in the Tehuacan Valley, Mexico. *Journal of Arid Environments* 72: 593–601.
- Picó, X. F. 2002. Desarrollo, análisis e interpretación de los modelos demográficos matriciales para la Biología de la Conservación. *Ecosistemas: Revista científica y técnica de ecología y medio ambiente* 11: 1.
- Pimienta-Barrios, E., y R. del Castillo. 2002. *Reproductive biology*. En P. S. Nobel [ed.], *Cacti: biology and uses*, University of California Press, Berkeley and Los Angeles, California.
- Piña, H., y A. Flores-Martínez. 2012. Demografía floral de *Ferocactus robustus*. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 57: 36–46.

- Portilla-Alonso, R. M., y C. Martorell. 2011. Demographic consequences of chronic anthropogenic disturbance on three populations of the endangered globose cactus *Coryphantha werdermannii*. *Journal of Arid Environments* 75: 509–515.
- Possley, J., y J. Maschinski. 2006. Competitive effects of the Invasive grass *Rhynchelytrum repens* (Willd.) C.E. Hubb. on pine rockland vegetation. *Natural Areas Journal* 26: 391–395.
- Rabinowitz, D. 1981. *Seven forms of rarity. The biological aspects of rare plant conservation*. New York: John Wiley & Sons.
- Rae, G. J., y A. T. Ebert. 2002. Demography of the endangered fragrant prickly apple cactus, *Harrisia fragrans*. *International Journal of Plant Sciences* 163: 631–640.
- Ramírez, L., G. Alanís, M. Alvarado, H. Quiroz, y C. Velazco. 2010. Polinización de *Stenocactus multicosatus* (Hildmann ex K. Schumann) A. Berger en el municipio de García, N.L. *Ciencia UANL* 13: 184–190.
- Ramos-López, A. L. 2007. *Estudio poblacional de Mammillaria dixanthocentron Backeb. ex Mottram en el valle de Cuscatlán, Oaxaca*. Tesis de Maestría. CIIDIR, IPN.
- Reverté, S., J. Retana, J. M. Gómez, y J. Bosch. 2016. Pollinators show flower colour preferences but flowers with similar colours do not attract similar pollinators. *Annals of Botany* 118: 249–257.
- Reyes-Agüero, J. A., J. R. Aguirre R., y A. Valiente-Banuet. 2006. Reproductive biology of *Opuntia*: a review. *Journal of Arid Environments* 64: 549–585.
- Reyes Tovar, J. M. 2016. *Biología floral y síndrome de polinización en Stenocactus arrigens (Link) A. Berger ex A. W. Hill*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM.



- Reyes Tovar, J. M. 2019. *Efecto de la biología reproductiva sobre la dinámica poblacional de Echinocereus pentalophus en el estado de Querétaro, México*. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología. UNAM.
- Richards, A. J. 1986. *Plant breeding systems*. George Allen and Unwin, London.
- Rojas-Aréchiga, M., y A. I. Batis. 2001. Las semillas de cactáceas... ¿forman bancos en el suelo? *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 44: 76–81.
- Rojas-Aréchiga, M., y C. Vázquez-Yanes. 2000. Cactus seed germination: a review. *Journal of Arid Environments* 44: 85–104.
- Rojas-Sandoval, J., y E. Meléndez-Ackerman. 2012. Effects of an invasive grass on the demography of the Caribbean cactus *Harrisia portoricensis*: Implications for cacti conservation. *Acta Oecologica* 41: 30–38.
- Rojas-Sandoval, J., E. J. Meléndez-Ackerman, y D. Anglés-Alcázar. 2016. Assessing the impact of grass invasion on the population dynamics of a threatened Caribbean dry forest cactus. *Biological Conservation* 196: 156–164.
- Ruedas, M., T. Valverde, y S. Castillo Argüero. 2000. Respuesta germinativa y crecimiento de plántulas de *Mammillaria magnimamma* (Cactaceae) bajo diferentes condiciones ambientales. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 66: 25–35.
- Rzedowski, J. 1981. Capítulo 6. *Provincias florísticas de México*. Vegetación de México, 104–121.
- Saldívar Sánchez, S., y M. del C. Navarro Carbajal. 2012. Estudio demográfico de *Mammillaria mystax* en Cañada Morelos, Puebla, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 57: 47–63.

- Salguero-Gómez, R., y J. B. Plotkin. 2010. Matrix dimensions bias demographic inferences: implications for comparative plant demography. *The American Naturalist* 176: 710–722.
- Salomé Díaz, A. J. 2014. *Patrón de floración y su relación con el éxito reproductivo en *Ariocarpus kotschoubeyanus* en Tula, Tamaulipas, México*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Sánchez Martínez, E., y S. G. Galindo. 1990. *Stenocactus heterocanthus*, un nuevo registro para el Edo. de Querétaro. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 35: 91–95.
- Santini, N., H. Flores-Moreno, M. E. Ávila Muñoz, M. Díaz Coránguez, F. Gasteazoro Piñero, y C. Martorell. 2007. La cobertura de espinas de los cactus determina que éstos se establezcan bajo nodrizas con distinta fenología. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 52: 36–45.
- Schmalzel, R., F. Reichenbacher, y S. Rutman. 1995. Demographic study of the rare *Coryphantha robbinsorum* (Cactaceae) in southeastern Arizona. *Madroño* 42: 332–348.
- Silvertown, J., M. Franco, y E. Menges. 1996. Interpretation of elasticity matrices as an aid to the management of plant populations for conservation. *Conservation Biology* 10: 591–597.
- Silvertown, J., M. Franco, I. Pisantyt, y A. Mendoza. 1993. Comparative plant demography - relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology* 81: 465–476.
- Silvertown, J. W., y J. Lovett Doust. 1995. *Introduction to plant population biology*. Third edit.
- Steenbergh, W. F., y C. H. Lowe. 1969. Critical factors during the first years of life of the saguaro (*Cereus Giganteus*) at Saguaro National Monument, Arizona. *Ecology* 50: 825–834.

- Stubben, C., y B. Milligan. 2007. Estimating and analyzing demographic models. *Journal Of Statistical Software* 22: 1–23.
- Takada, T., Y. Kawai, y R. Salguero-Gómez. 2018. A cautionary note on elasticity analyses in a ternary plot using randomly generated population matrices. *Population Ecology* 60: 37–47.
- Tauber, C. A., y M. J. Tauber. 1981. Insect seasonal cycles: genetics and evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12: 281–308.
- Thompson, J. N., y M. F. Willson. 1979. Evolution of temperate fruit/bird interactions: phenological strategies. *Evolution* 33: 973–982.
- Turner, R. M., S. M. Alcorn, y G. Olin. 1969. Mortality of transplanted saguaro seedlings. *Ecology* 50: 835–844.
- Uribe Salazar, R. Y. 2016. *Efecto del tamaño de las semillas en la germinación y supervivencia de las plántulas de dos especies de cactáceas*. Tesis de Licenciatura. Unidad Iztapalapa. UAM
- del Val, E., y K. Boege. 2012. *Herbivoría. Ecología y evolución de las interacciones bióticas*, 275. Fondo de Cultura Económica, CIECO, UNAM, México, D.F, México, D.F.
- Valiente-Banuet, A., A. Bolongaro-Crevenna, O. Briones, E. Ezcurra, M. Rosas, H. Núñez, G. Barnard, y E. Vázquez. 2006. Spatial relationships between cacti and nurse shrubs in a semi-arid environment in central Mexico. *Journal of Vegetation Science* 2: 15–20.
- Valiente-Banuet, A., y E. Ezcurra. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacan Valley, Mexico. *The Journal of Ecology* 79: 961–971.

- Valladares, M. B., D. L. Ojeda Barrios, A. Melgoza Castillo, y R. Mata González. 2015. Emergencia y sobrevivencia del zacate rosado en diferentes suelos y patrones de humedad-sequía. *Terra Latinoamericana* 33: 169–178.
- Valverde, P. L., C. Jiménez-Sierra, G. López-Ortega, J. A. Zavala-Hurtado, S. Rivas-Arancibia, B. Rendón-Aguilar, M. A. Pérez-Hernández, et al. 2015. Floral morphometry, anthesis, and pollination success of *Mammillaria pectinifera* (Cactaceae), a rare and threatened endemic species of Central Mexico. *Journal of Arid Environments* 116: 29–32.
- Valverde, T., S. Quijas, M. Lopez-Villavicencio, y S. Castillo. 2004. Population dynamics of *Mammillaria magnimamma* Haworth. (Cactaceae) in a lava-field in central Mexico. *Plant Ecology* 170: 167–184.
- Waser, N. M. 1986. Flower constancy: definition, cause, and measurement. *The American Naturalist* 127: 593–603.
- Waser, N. M. 1978. Interspecific pollen transfer and competition between co-occurring plant species. *Oecologia* 36: 223–236.
- Webb, C. J., y D. G. Lloyd. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms II. herkogamy. *New Zealand Journal of Botany* 24: 163–178.
- Woodruff, R. E. 2006. Cactus weevils, *Gerstaeckeria hubbardi* (LeConte) and *Gerstaeckeria fasciata* Pierce (Insecta: Coleoptera: Curculionidae). *Florida Dept. Agric., Div. Plant Ind., Ent. Circ.* 82:1-4.
- Wyatt, R. 1983. *Pollinator-plant interactions and the evolution of breeding systems*. En L. Real [ed.], *Pollination biology*, Academic Press, Orlando, Florida.
- Zar, J. H. 2010. *Biostatistical analysis*. Prentice-H.

Zepeda-Martínez, V., M. C. Mandujano, F. J. Mandujano, y J. K. Golubov. 2013. What can the demography of *Astrophytum ornatum* tell us of its endangered status? *Journal of Arid Environments* 88: 244–249.

Zepeda, V., J. Golubov, y M. C. Mandujano. 2017. Distribución espacial, estructura de tamaños y reproducción de *Astrophytum ornatum* (Cactaceae). *Acta Botánica Mexicana* 119: 35–49.

## 9. Anexo

1. Matriz de proyección poblacional promedio para la población de *S. obvallatus*. En negritas se resalta los valores de permanencia. Se presentan también la estructura estable de tamaños ( $w$ ), el vector de los valores reproductivos específicos por categoría ( $v$ ), y la tasa finita de crecimiento poblacional  $\lambda$ .

a) 2016-2018										$\lambda_{\text{promedio}} = \mathbf{0.8453}$	
	PL	J1	J2	A1	A2	A3	A4	$w$	$v$		
PL	0.000026	0.00017	0.00065	0.00088	0.00118	0.00169		0.0007	1.00		
J1	0.543	0.059	0.016	0.016	0.026			0.0636	845.33		
J2	0.102	0.603	0.153	0.184	0.067			0.2456	1624.64		
A1	0.031	0.139	0.538	0.598	0.315	0.067		0.3051	2025.58		
A2	0.013	0.020	0.134	0.054	0.402	0.336	0.067	0.2881	2246.12		
A3		0.008	0.025	0.012	0.082	0.439		0.0738	2435.41		
A4								0.0230	2378.31a		



Aspectos demográficos y biología reproductiva de *Stenocactus obvallatus* (DC) Hill

Con base en la Legislación de la Universidad Autónoma Metropolitana, en la Ciudad de México se presentaron a las 15:00 horas del día 23 del mes de septiembre del año 2021 POR VIA REMOTA ELECTRÓNICA, los suscritos miembros del jurado designado por la Comisión del Posgrado:

DRA. BEATRIZ RENDON AGUILAR  
DR. JOSE ALBERTO BURQUEZ MONTIJO  
DR. JORDAN KYRIL GOLUBOV FIGUEROA  
DRA. MARIA LORRAINE MATIAS PALAFOX

Bajo la Presidencia de la primera y con carácter de Secretaria la última, se reunieron para proceder al Examen de Grado cuya denominación aparece al margen, para la obtención del grado de:

MAESTRA EN BIOLOGIA  
DE: DALIA SEGURA VENEGAS

y de acuerdo con el artículo 78 fracción III del Reglamento de Estudios Superiores de la Universidad Autónoma Metropolitana, los miembros del jurado resolvieron:

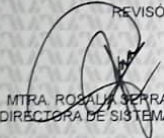
APROBAR

Acto continuo, la presidenta del jurado comunicó a la interesada el resultado de la evaluación y, en caso aprobatorio, le fue tomada la protesta.



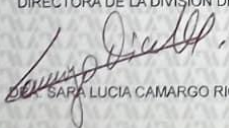

DALIA SEGURA VENEGAS  
ALUMNA

REVISÓ



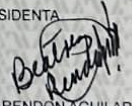
MTRA. ROSALVA FERRANO DE LA PAZ  
DIRECTORA DE SISTEMAS ESCOLARES

DIRECTORA DE LA DIVISION DE CBS



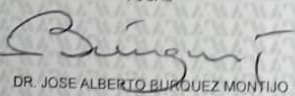
DRA. SARA LUCIA CAMARGO RICALDE

PRESIDENTA



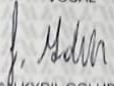
DRA. BEATRIZ RENDON AGUILAR

VOCAL



DR. JOSE ALBERTO BURQUEZ MONTIJO

VOCAL



DR. JORDAN KYRIL GOLUBOV FIGUEROA

SECRETARIA



DRA. MARIA LORRAINE MATIAS PALAFOX