



Casa abierta al tiempo

UNIVERSIDAD AUTONOMA METROPOLITANA

Iztapalapa

**Características de la Historia de Vida de *Ariocarpus
kotschoubeyanus* (CACTACEAE) en el Estado de Querétaro.**

TESIS

Que para obtener el grado de
Maestra en Biología

PRESENTA

Biól. Erika Arroyo Pérez

Directora: Dra. Cecilia Leonor Jiménez Sierra

Asesores: Dr. Joel David Flores Rivas

Dr. Isaías H. Salgado Ugarte

México D.F. a 14 de Marzo de 2014
La Maestría en Biología de la
Universidad Autónoma Metropolitana
Pertenece al Padrón de
Postgrados de Calidad del CONACyT.

El jurado designado por la

División de Ciencias Biológicas y de la Salud

De la Unidad Iztapalapa aprobó la tesis que presentó

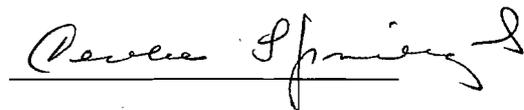
Biól. Erika Arroyo Pérez

El día 14 de marzo del año de 2014.

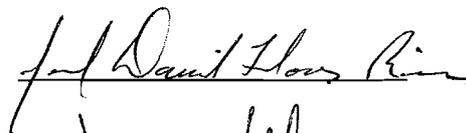
Comité Tutorial y Jurado.

Firmas

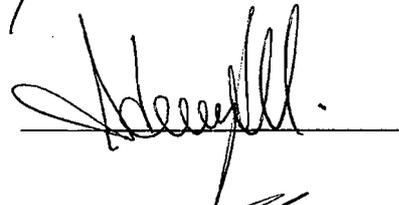
Tutor: Dra. Cecilia Jiménez Sierra



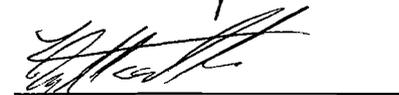
Asesor: Dr. Joel David Flores Rivas



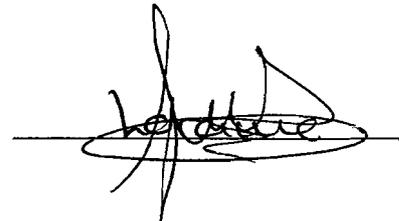
Asesor: Dr. Isaías H. Salgado Ugarte



Sinodal: Dr. Miguel Ángel Armella Villalpando



Sinodal: M. en C. M. Loraine Matías Palafox



DEDICATORIA

A Dios y todos mis Santos, que por medio de la fe me han acompañado y guiado a lo largo de mi carrera. Gracias por darme la fuerza y el coraje para cumplir una más de mis metas.

A mi mamá Sofía, por educarme, cuidarme y amarme como una hija y a mi mamá María, por darme la vida y sacrificarse para darme la posibilidad de llegar hasta donde estoy. Gracias por confiar en mí. ¡Les debo todo lo que soy!

A mi hermana Jannet, que siempre ha estado junto a mí brindándome su apoyo y poniéndose en el papel de madre. Gracias por enseñarme, cuidarme y amarme, pero sobre todo por ser mi amiga.

A mi hermano Yony, porque a pesar de la distancia siempre me apoyo incondicionalmente.

A mi sobrina Sofía que amo y adoro con toda mi alma. Gracias por hacerme feliz con tu presencia.

Al amor de mi vida Anuar, mil gracias por llegar a mi vida, acompañarme en este proyecto, por tu amor, comprensión, paciencia y fortaleza. Amo vivir y compartir cada uno de mis sueños contigo, y este es uno de todos los que nos falta por vivir. Te amo.

A mi hija que está en camino, porque aun antes de saber si podía ser mamá, todo lo que emprendía lo hacía pensando en un buen futuro para ti, es por eso que te dedico este trabajo y todo lo que he hecho, lo que soy y lo que seré. ¡Eres lo más grande y valioso que Dios me ha dado!

AGRADECIMIENTOS

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

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

A la Dra. Cecilia Jiménez Sierra, por dirigir este trabajo, por su confianza, sus enseñanzas, pero sobre todo por creer en mí y darme la oportunidad.

Al Dr. Joel David Flores Rivas, por aceptar ser mi asesor, las aportaciones y correcciones hechas a este trabajo.

Al Dr. Isaías Salgado Ugarte, por su disponibilidad para aceptar la asesoría de este trabajo y por su paciencia para enseñarme a usar el programa STATA.

A la M. en C. Loraine Matías Palafox, por la paciencia y disponibilidad para compartirme cada uno de sus conocimientos, por las correcciones y opiniones realizadas al trabajo y por guiarme en todo momento.

A la Dr. Claudia Salvatierra, por el apoyo brindado en campo, en el análisis de datos y por haberme recibido en su casa durante mi estancia en San Luís Potosí.

A Dr. Alejandro Zavala Hurtado, por el apoyo brindado durante el proceso de admisión de la maestría.

Al Dr. Abel Sentíes Granados por su apoyo constante e incondicional como coordinador de la Maestría en Biología.

Al Dr. Miguel Ángel Armella Villalpando por ser participe en las correcciones hechas a la tesis y por todo el apoyo y las facilidades brindadas para la culminación de mis estudios en la maestría.

A mis amigos y compañeros de laboratorio Loraine Matías, Omar Días, Erasmo Vázquez, Gabriel Arroyo, Isabel Castro, Kinberly Barrios, Leticia Camacho, Ángeles Gonzalez y Yazmín Uribe, por ser el mejor equipo que he tenido y hacer que el tiempo en campo y laboratorio fuera divertido.

A la Sra. Juanita Montoya y su hijo Jesús Miguel por su hospitalidad, amistad y colaboración en campo.

CONTENIDO

I.RESUMEN.....	16
II.ABSTRACT.....	17
III. INTRODUCCIÓN GENERAL.....	18
• Características de Historia de vida.....	18
• Características Generales de las cactáceas.....	18
• Características del género <i>Ariocarpus</i> (Scheidweiler).....	19
• <i>Ariocarpus kotschoubeyanus</i> (Lemaire) Schumann.....	20
IV.JUSTIFICACIÓN.....	22
V. ÁREA DE ESTUDIO.....	23
• Conservación de la población de estudio.....	24
VI.OBJETIVOS.....	25
VII. CAPITULO 1. DENSIDAD, DISTRIBUCIÓN ESPACIAL, NODRICISMO Y EFICIENCIA FOTOSINTÉTICA EN <i>Ariocarpus kotschoubeyanus</i>	26
1.1. INTRODUCCIÓN.....	26
1.2. OBJETIVOS.....	29
1.3.MÉTODO.....	30
1.3.1. Sitio de estudio.....	30
1.3.2. Densidad poblacional y distribución espacial de <i>A. kotschoubeyanus</i>	31
1.3.3. Preferencias por sitios abiertos o con vegetación.....	32
1.3.4. Asociaciones preferenciales por especies nodrizas.....	32
1.3.5. Orientación de <i>A. kotschoubeyanus</i> con relación a sus nodrizas.....	33
1.3.6. Eficiencia fotosintética de <i>A. kotschoubeyanus</i> en espacios abiertos y bajo nodrizas.....	34
1.4.RESULTADOS.....	36

1.4.1. Densidad de <i>A. kotschoubeyanus</i>	36
1.4.2. Patrón de distribución.....	36
1.4.3. Preferencias por sitios abiertos o con vegetación.....	37
1.4.4. Asociación preferencial por especies nodrizas.....	38
1.4.5. Orientación de <i>A. kotchoubeyanus</i> con relación a sus nodrizas.....	40
1.4.6. Eficiencia fotosintética y tasa de transporte de electrones en individuos de <i>A. kotschoubeyanus</i> en espacios abiertos y bajo nodriza.....	41
1.5. DISCUSIÓN.....	42
1.6. CONCLUSIONES.....	45
1.7. BIBLIOGRAFÍA.....	46
VIII. CAPITULO 2. DINÁMICA POBLACIONAL Y BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DE <i>Ariocarpus kotschoubeyanus</i>	50
2.1. INTRODUCCIÓN.....	50
2.1.1. Dinámica poblacional.....	50
2.1.2. Biología Reproductiva.....	53
2.2. OBJETIVOS.....	56
2.3. MÉTODO.....	57
2.3.1. Estructura y dinámica poblacional.....	57
2.3.2. Biología floral.....	59
• Fenología.....	59
• Comportamiento floral.....	60
• Morfometría floral.....	60
• Sistema de apareamiento.....	61
• Sistema de cruza	63
• Germinación.....	63

2.4.RESULTADOS.....	65
2.4.1 Estructura y dinámica poblacional.....	65
• Estructura de tamaños.....	65
• Ciclo de vida y matrices de transición.....	66
• Mortalidad.....	70
• Estructura estable de tamaños.....	71
• Valor reproductivo.....	72
• Análisis de elasticidad.....	73
• Proyección poblacional en el tiempo en el tiempo.....	77
2.4.2. Biología floral.....	77
• Fenología.....	77
• Comportamiento floral.....	78
• Visitantes florales.....	79
• Morfometría floral.....	81
• Sistema de apareamiento.....	82
• Sistema de cruza.....	83
• Germinación.....	84
2.5. DISCUSIÓN.....	85
2.5.1 Estructura y dinámica poblacional.....	85
2.5.2. Biología floral.....	87
2.6. CONCLUSIONES.....	90
2.7 .BIBLIOGRAFÍA.....	91
IX. CONCLUSIONES GENERALES.....	98
X. BIBLIOGRAFÍA DE INTRODUCCIÓN GENERAL.....	100

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1.1. Densidad de <i>A. kotschoubeyanus</i> por parcela en Barrio Don Lucas, San Miguel Tolimán, Querétaro.....	36
Tabla 1.2. Patrón de distribución espacial de <i>A. kotschoubeyanus</i> a partir de datos obtenidos de la población de Tolimán, Querétaro. χ^2 = Distancia de un punto aleatorio a su vecino más cercano, r^2 = Distancia de un individuo al azar a su vecino más cercano, h = Estadístico de prueba de Hopkins para aleatoriedad, g = Grados de libertad, F de dos colas y I_H =Índice de agregación.....	37
Tabla 1.3. Distribución de <i>A. kotschoubeyanos</i> en sitios abiertos y con vegetación. Prueba de χ^2 y su probabilidad. Análisis de residuales ajustados, donde valores mayores a 1.96 unidades son significativos ($P \leq 0.05$).....	38
Tabla 1.4. Especies perennes y su relación con el establecimiento de <i>A. kotschoubeyanus</i>	39
Tabla 1.5. Preferencias de orientación de <i>A. kotschoubeyanus</i> bajo el dosel de plantas nodrizas (n=64). Análisis de residuales ajustados, donde valores mayores a 1.96 unidades son significativos ($P \leq 0.05$).....	40
Tabla 2.1. Estructura de la población tomando en cuenta las áreas de los individuos de <i>A. kotschoubeyanus</i> en la población Barrio Don Lucas.....	58
Tabla 2.2. Sistemas de apareamiento de acuerdo al índice de entrecruza (OCI), (Cruden, 1977), y a la relación polen óvulo (P/O).....	62
Tabla 2.3. Matrices de proyección poblacional de <i>A. kotschoubeyanus</i> : a) Matriz 2011-2012 y b) Matriz 2012-2013. Etapas: Semillas (S), Plántula (P),	

Juveniles (J), Adultos 1 (A1), Adultos 2 (A2), Adultos 3 (A3) y Adultos 4 (A4). Lambda (λ), estructura estable (w), valor reproductivo (v), número de individuos en cada categoría (n_x) y probabilidad de muerte en cada categoría (q_x).....	68
Tabla 2.4. Matrices de elasticidad: a) Matriz 2011-2012 y b) Matriz 2012-2013. Etapas: Semillas (S), Plántula (P), Juveniles (J), Adultos 1 (A1), Adultos 2 (A2), Adultos 3 (A3) y Adultos 4 (A4). Procesos demográficos (PD).....	75
Tabla 2.5 Parámetros morfométricos de las flores de <i>A. kotschoubeyanus</i> en la población Barrio Don Lucas, San Miguel Tolimán.....	82
Tabla 2.6. Índice de entrecruza (OCI) para <i>A. kotschoubeyanus</i>	83
Tabla 2.7. Número de frutos producidos por tratamiento y promedio de semillas producidas por fruto.....	83

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Individuo de <i>A. kotschoubeyanus</i> en floración.....	21
Figura 2. Mapa de la República Mexicana y del Estado de Querétaro en el que se muestra el municipio de Tolimán, lugar donde se encuentra la población de estudio <i>A. kotschoubeyanus</i>	23
Figura 1.1. Parcela de observación de tres por tres metros cuadrados en la localidad de Barrio Don Lucas, San Miguel Tolimán, Querétaro.....	30
Figura 1.2. <i>A. kotschoubeyanus</i> en el área de estudio: a) Individuo parcialmente cubierto por sustrato y b) Individuo etiquetado para su seguimiento durante el estudio.....	31
Figura 1.3. Esquema de una planta nodriza <i>Parthenium incanum</i> , en el se muestran los cuadrantes considerados para determinar la posición de <i>A. kotschoubeyanus</i> con respecto al Norte geográfico.....	33
Figura 1.4. Comparación entre el número de individuos de <i>A. kotschoubeyanus</i> observados bajo el dosel de cada especie perenne de la comunidad y el número de individuos esperados proporcionalmente a su cobertura. Kh= <i>Karwinskia humboldtiana</i> , Pi= <i>Parthenium incanum</i> , Av= <i>Acacia vernicosa</i> , Jd= <i>Jatropha dioica</i> , Cl= <i>Cylindropuntia leptocaulis</i> . (* Diferencias significativas).....	39
Figura 1.5. Frecuencia de orientación de los individuos de <i>A. kotschoubeyanus</i> : a) bajo el dosel de otras especies arbustivas (n=4) y b) bajo el dosel de <i>Karwinskia humboldtiana</i>	40
Figura 2.1. Individuo de <i>A. kotschoubeyanus</i> y parámetros tomados en cuenta para la dinámica poblacional: 1) diámetro mayor y menor; 2) número de	

tubérculos o areolas, y 3) estructuras reproductivas (Fruto).....	57
Figura 2.2. Individuos de <i>A. kotschoubeyanus</i> : a) individuo monopódico; b) Individuo ramificado.....	58
Figura 2.3. Esquema de la flor de <i>A. kotschoubeyanus</i> con los parámetros considerados en la morfometría floral (Modificado de Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991b).....	61
Figura 2.4. Estructura poblacional de <i>A. kotschoubeyanus</i> en los dos años de observación: a) 2011-2012 y b) 2012-2013; P=plántula; J=juvenil; A1=Adultos 1; A2=adultos 2; A3=Adultos 3; A4=Adultos 4. *= diferencias significativas (χ^2 , $P < 0.001$).....	65
Figura 2.5. Ciclo de vida de <i>A. kotschoubeyanus</i> para el año 2012-2013. Cada círculo representa una categoría de tamaño. Las flechas que se desplazan hacia la derecha indican las probabilidades de crecimiento; las flechas hacia la izquierda indican regresiones; las flechas que caen en la misma categoría indican permanencias y las flechas discontinuas en la parte superior indican la contribución de semillas por clase (fecundidad).....	67
Figura 2.6. Mortalidad de <i>A. kotschoubeyanus</i> por categoría de tamaño y año. *= diferencias significativas (χ^2 , $P < 0.001$).....	70
Figura 2.7. Pérdida de individuos en la población de <i>A. kotschoubeyanus</i> por extracción ilegal y muerte natural: a) 2011-2012 y b) 2012-2013. * = diferencias significativas (χ^2 , $P < 0.001$).....	71
Figura 2.8. Estructura estable de edad (w) y estructura poblacional observada de <i>A. kotschoubeyanus</i> en el periodo 2011-2012. *= diferencias significativas	

(χ^2 , $P < 0.001$).....	71
Figura 2.9. Estructura estable de edad (w) y estructura poblacional observada de <i>A. kotschoubeyanus</i> en el periodo 2012-2013. *= diferencias significativas (χ^2 , $P < 0.001$).....	72
Figura 2.10. Valores reproductivos de <i>A. kotschoubeyanus</i> por categoría y año.....	72
Figura 2.11. Elasticidades por categoría de tamaño y año. *= diferencias significativas (χ^2 , $P < 0.001$).....	73
Figura 2.12. Importancia relativa de los procesos demográficos de <i>A. kotschoubeyanus</i> por año.....	74
Figura 2.13. Proyección a 100 años del tamaño poblacional de <i>A. kotschoubeyanus</i> en la localidad Barrio Don Lucas, San Miguel Tolimán.....	77
Figura 2.14. Fenología reproductiva de <i>A. kotschoubeyanus</i> durante un ciclo anual y precipitación y temperatura promedio en la población de Barrio Don Lucas, San Miguel Tolimán.....	78
Figura 2.15. Comportamiento de la temperatura y de la apertura del perianto de la flor de <i>A. kotschoubeyanus</i> durante la antesis floral.....	78
Figura 2.16. Actividad reproductiva de los órganos masculinos y femeninos de la flor de <i>A. kotschoubeyanus</i> durante la antesis floral.....	79
Figura 2.17. Frecuencia relativa de visitas a las flores de <i>A. kotschubeyanus</i> durante su antesis con respecto a la temperatura ambiental.....	79
Figura 2.18. Frecuencias relativa de visitas de potenciales polinizadores a las flores de <i>A. kotschoubeyanus</i> durante la antesis.....	80

Figura 2.19. Visitantes florales de <i>A. kotschoubeyanus</i> ; Orden Hymenoptera: a) morfo 1, b) morfo 2 y c) morfo 3 y Orden Diptera d) morfo 1 y e) morfo 2.....	80
Figura 2.20. Porcentaje de daño en cada estructura de las flores de <i>A. kotschoubeyanus</i>	81
Figura 2.21. Estructuras florales depredadas de <i>A. kotschoubeyanus</i> ; a) botones; b) perianto; c) estambres, d) estigma y e) ortóptero causante del daño.....	81
Figura 2.22. Germinación de las semillas a temperatura constante (25°C), de <i>A. kotschoubeyanus</i> de la población de Barrio Don Lucas.....	84
Figura 2.23. Triángulo demográfico de Silvertown <i>et al.</i> (1992) para <i>A. kotschoubeyanus</i> y otras cactáceas (Godínez-Álvarez <i>et al.</i> , 1999; Silva, 1999; Contreras y Valverde, 2002; Godínez-Álvarez <i>et al.</i> , 2003; Valverde <i>et al.</i> , 2004; Valverde y Zavala-Hurtado, 2006; Avendaño-Calvo, 2007; Mandujano <i>et al.</i> , 2007; Matias-Palafox, 2007; Díaz-Segura, 2013).....	86

I. RESUMEN

Ariocarpus kotschoubeyanus (Lem.) K. Schum., es una especie amenazada y endémica de México. En este trabajo se presentan las características de Historia de vida de *Ariocarpus kotschoubeyanus* desde un punto de vista demográfico y reproductivo. En la población Barrio Don Lucas, la densidad poblacional fue de 0.03 ind/m², mientras que la densidad en las parcelas de estudio fue de 3.41 ind/m². Los individuos presentaron una distribución espacial agregada y la mayoría fueron encontrados en los espacios abiertos. Sin embargo, los individuos que se encuentran establecidos bajo la fronda de algún arbusto, presentaron una asociación positiva con *Karwinskia humboldtiana*, mostrando una preferencia por la ubicación hacia el Norte de esta planta. La eficiencia fotosintética y la tasa de transporte de electrones indican que las plantas no se encuentran estresadas en espacios abiertos. La población (N=305 individuos) estructurada por coberturas muestra escasez de Plántulas y Adultos 4. Las tasas finitas de crecimiento poblacional λ fueron de 0.91 (\pm 0.24) y 0.92 (\pm 0.15) para el primer y segundo año, respectivamente. La permanencia fue el proceso demográfico más importante y la categoría de Juveniles fue la que tuvo especial relevancia en la dinámica poblacional. La proyección de la especie en el tiempo sugiere que esta desaparecerá en menos de 30 años. La Historia de vida de *A. kotschoubeyanus* de acuerdo a su ubicación en el triángulo demográfico de Silvertown es similar al de otras cactáceas globosas. En cuanto a su biología reproductiva; la floración es otoñal y sincrónica, las flores presentan antesis diurna, viven de uno a tres días y sus principales visitantes florales fueron himenópteros y su sistema de cruce es entrecruza a través de un sistema de apareamiento xenógamo obligado. Las semillas son fotoblásticas positivas con un porcentaje de germinación del 64%.

II. ABSTRACT

Ariocarpus kotschoubeyanus (Lem.) K. Schum., is a threatened and endemic species of Mexico. Features life story of *Ariocarpus kotschoubeyanus* are presented from a demographic and reproductive view this work. In the population Barrio Don Lucas, the population density was 0.03 ind/m², while the density in the study plots was 3.41 ind/m². Individuals have an aggregated spatial distribution and most were found in open spaces. However, individuals who are established under some bush frond, showed a positive association with *Karwinskia humboldtiana*, showing a preference for the location to the north of this plant. Photosynthetic efficiency and the rate of electron transport indicate that plants are not stressed in open spaces. The structured (N= 305 individuals) hedging sample population and scarcity of seedlings Adults 4. Finite population growth rates λ were 0.91 (\pm 0.24) and 0.92 (\pm 0.15) for the first and second year, respectively. The stasis was the most important demographic process and Youth category was the one that had special significance in population dynamics. The population projection of the species over time suggests that this will disappear within 30 years. The life history of *A. kotschoubeyanus* according to its location in the demographic triangle Silvertown is similar to other globular cactus. Regarding reproductive biology; autumnal flowering and synchronous, flowers have diurnal anthesis, live from one to three days and its main floral visitors were Hymenoptera and your mating system is outcrossing through a xenogamy breeding system. The seeds are positive photoblastic with a germination rate of 64%.

III. INTRODUCCIÓN

Características de Historia de vida

La historia de vida de un organismo está determinada por su asignación de recursos (energía, tiempo, nutrientes) a diversos procesos vitales (crecimiento, defensa y reproducción) que les permite incrementar su adecuación (sobrevivencia y reproducción) en relación con el ambiente en el cual se desarrollan (Stearns, 1992). Algunas características de la historia de vida de los organismos son la edad y el tamaño al que alcanzan la maduración reproductiva, cuántas veces se reproducen, cómo reparten la energía, cómo distribuyen recursos entre su prole, el tamaño que alcanzan, etc. (Stearns, 1992). El conocimiento de estas características puede ser utilizado en la construcción de modelos, para predecir qué tipos de rasgos serán favorecidos en diferentes ambientes. Las historias de vida se pueden estudiar a través de aspectos demográficos, genética de poblaciones, genética cuantitativa, fisiología y sistemática molecular (Stearns, 1980). Los aspectos demográficos constituyen la base para el estudio comparativo de historias de vida, lo que permite hacer inferencias sobre su evolución y ayuda a determinar la viabilidad de las poblaciones y a diseñar estrategias para su conservación.

Características generales de las cactáceas.

Las cactáceas son plantas xerófitas, generalmente provistas de espinas, adaptadas a vivir en condiciones de extrema aridez. Pertenecen al grupo de las angiospermas, a la clase de las dicotiledóneas y al orden Caryophyllales. Son originarias del continente Americano distribuidas desde Canadá hasta la

Patagonia, siendo México el principal centro de diversificación y endemismo con 55 géneros y 850 especies, con aproximadamente 18 géneros (35%) y 715 especies (84%) endémicas (Bravo-Hollis y Scheinvar 1999; Mandujano *et al.*, 2002; Becerra, 2000).

Estas plantas cuentan con adaptaciones morfofisiológicas útiles para sobrevivir en dichos ambientes, entre estas adaptaciones se encuentran la presencia de espinas, la succulencia, las raíces con alta capacidad de absorción y su vía metabólica fotosintética ácido crasulácea (CAM) (Gibson y Nobel 1986). La característica principal de este grupo de plantas es la presencia de areolas, las cuales son estructuras especializadas que se encuentran distribuidas en el tallo y en ocasiones en los frutos.

Las cactáceas constituyen elementos vegetales importantes para México, debido a que son parte fundamental de la fisonomía del paisaje de las zonas áridas, además de que constituyen recursos alimenticios y económicos importantes para los habitantes de estas regiones, razón por la cual los individuos de las poblaciones silvestres son sujetos a extracciones (Anderson, 2001).

Características del género *Ariocarpus* (Scheidweiler)

El género *Ariocarpus* pertenece a la familia Cactaceae, subfamilia cactoideae. El nombre del género viene del término *Ario*: “Aria” (un tipo de roble) y *carpus*: fruto (fruto similar al de Aria). Los nombres vulgares con los que se conocen a las especies de este género son: “Chautes”, “Peyote cimarrón”, “Pezuña de venado o “rocas vivientes” (living rocks). Las plantas son pequeñas, globoso-aplanadas, con tubérculos triangulares dispuestos en espiral, raíces gruesas y fibrosas. Las

areolas espinosas y florales, pueden ser conectadas a veces, con el surco central lanoso. Las espinas se encuentran ausentes en todas las plantas. Las flores se desarrollan en el surco central de la planta en forma de campana. Son de color blanco, amarillo, rosa o magenta. El fruto es carnoso y seco después de la madurez, redondos u ovalados, glabros, de color blanquecino, verde y ligeramente rojo. Las semillas son negras y esféricas a ovaladas con un hilo grande basal. Las plántulas son gruesamente ovoides.

Se distribuye en un rango geográfico que va desde el suroeste de Texas (EE.UU.) hasta el centro de México en los estados de Coahuila, Chihuahua, Durango, Zacatecas, San Luís Potosí, Nuevo León, Tamaulipas y Querétaro en la región denominada desierto Chihuahuense. Crece básicamente en formaciones vegetales naturales de tipo semidesértico, especialmente matorral xerófilo rosetófilo. Su rango altitudinal va desde los 200 a los 2400msnm, en su mayoría prefieren altitudes centrales alrededor de 1000msnm.

Todas las especies de este género se encuentran en una categoría de riesgo.

***Ariocarpus kotschoubeyanus* (Lemaire) Schumann**

Es una planta simple que presenta un tallo napiforme casi completamente enterrado y cuya porción aérea, de alrededor de 7 cm de diámetro, emerge apenas de la superficie del suelo. El tallo está constituido por tubérculos surcados, de color verde grisáceo en la época de lluvia y rojizos en la época de secas. Las areolas floríferas están situadas la base de los tubérculos. Las flores brotan de las areolas floríferas de los tubérculos jóvenes. Las flores son de 2.5 a 3 cm de longitud, con pericarpelo y receptáculos desnudos, los segmentos exteriores son

verdosos con tinte castaño; los interiores son de color rosa claro o carmín, con una franja media más oscura. El fruto es claviforme de 5 a 18 mm de longitud de color rojizo hasta rosado (Figura 1) (Bravo-Hollis y Sánchez–Mejorada, 1991b).



Figura 1. Individuo de *A. kotschoubeyanus* en floración.

Es una especie endémica de México, sus poblaciones se encuentran en los estados de Querétaro, San Luís Potosí, Tamaulipas, Nuevo León, Chihuahua y Zacatecas. (Guzmán *et al.*, 2004; Hernández, 1994; Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991b).

El gobierno Mexicano la ha declarado como una especie sujeta a protección especial (Pr) (Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010), sin embargo, no existen estudios que describan el estado actual de las poblaciones y tampoco existen programas que garanticen su conservación y su aprovechamiento sustentable. La Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN), la considera como especie “casi amenazada” (NT) y la Convención sobre el Comercio Internacional (CITES), la incluye en el Apéndice I (Guzmán *et al.*, 2003). A pesar de ser una especie protegida, es cultivada en invernaderos nacionales y extranjeros, y los ejemplares alcanzan un precio de

hasta \$400.00 (Cuatrocientos pesos 00/100 M.N)

(Internet:http://articulo.mercadolibre.com.mx/MLM-63246127-cactus-ariocarpus-kotschoubeyanus-_JM).

A. kotschoubeyanus habita en suelos con baja cobertura vegetal (menor al 25%), es decir la mayoría de los individuos se encuentran en suelos desprovistos de vegetación, expuestos a la radiación solar directa, así como a las altas temperaturas del ambiente y del sustrato rocoso donde viven. Sólo algunos individuos se encuentran protegidos bajo la sombra de alguna planta nodriza (Aguilar-Morales *et al.*, 2011; García *et al.*, 2012). No existen estudios que nos ayuden a entender cuáles son las adaptaciones anatómicas o fisiológicas que presenta la especie para sobrevivir con éxito en los ambientes donde se desarrolla.

IV. JUSTIFICACIÓN

En la revisión bibliográfica realizada, solo se encontraron tres estudios sobre la especie. El primero de ellos se refiere a la evidencia de compuestos antibacterianos y antifúngicos (Rodríguez *et al.*, 2010); el segundo se refiere a estudios de cultivo de tejidos y a la embriogénesis somática de la planta (Mata, 2009) y el tercero describe la biología reproductiva (Martínez-Peralta y Mandujano, 2012). Prácticamente para esta especie no existen estudios relacionados con aspectos ecofisiológicos, demográficos y de interacciones de la especie.

De aquí surge la inquietud de conocer algunas características de la historia de vida de la especie que sirvan de base para brindar recomendaciones para su aprovechamiento y conservación.

Este estudio es de especial importancia, pues describe los aspectos más importantes de la historia de vida de una especie endémica de nuestro país en categoría de protección especial, de la cual prácticamente no se tienen estudios.

V. ÁREA DE ESTUDIO

El estudio poblacional se llevó a cabo en la localidad Barrio Don Lucas, San Miguel Tolimán, la cual se localiza dentro del municipio de Tolimán, Querétaro, México (Figura 2). Esta zona es la que presenta mayor condición de aridez, con temperaturas medias anuales de 18° a 22°C y precipitaciones que oscilan de 380 a 470 mm en promedio anual. El tipo de vegetación es el Matorral Xerófilo Micrófilo donde la “gobernadora” (*Larrea tridentata*) se asocia con el mezquite (*Prosopis laevigata*), el “granjeno” (*Celtis pallida*), la “tullidora” (*Karwinskia humboldtiana*), el “ocotillo” (*Fouquieria splendens*), el “chaparro prieto” (*Acacia vernicosa*) y algunas cactáceas como *Ariocarpus kotschoubeyanus*, *Echinocactus platyacanthus*, *Mammillaria parkinsonii*, *Myrtillocactus geometrizans*, *Neolloydia conoidea*, *Stenocereus dumortieri*, *Opuntia imbricata* entre otras (Scheinvar, 2004; González- Medrano, 2012).

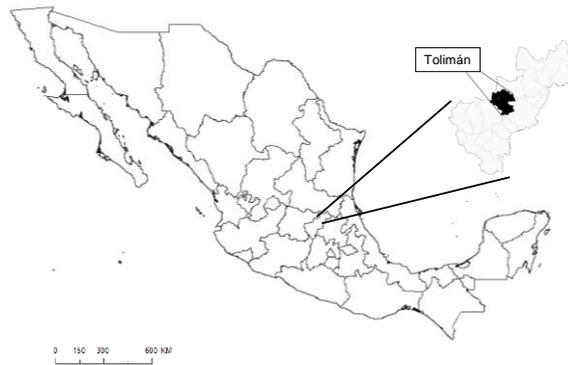


Figura 2. Mapa de la República Mexicana y del Estado de Querétaro en el que se muestra el municipio de Tolimán, lugar donde se encuentra la población de estudio *A. kotschoubeyanus*.

Conservación de la población de estudio

La población de *A. kotchoubeyanus* situada en Barrio Don Lucas, en Tolimán, Qro., se encuentra aislada del resto de las poblaciones de la especie. La más cercana se localiza en el Municipio de Cadereyta ($\approx 25\text{km}$). Esto representa un problema para la sobrevivencia de la población a través del tiempo, ya que se sabe que las probabilidades de preservación de las poblaciones silvestres están relacionadas con el grado de aislamiento en relación a otras poblaciones, de tal manera que mientras más pequeñas sean las poblaciones, menor sea el número de individuos reproductores y más aisladas se encuentren, tendrán menores probabilidades de perdurar a través del tiempo debido a que pequeñas perturbaciones ambientales pueden causar un gran desequilibrio demográfico y el aislamiento puede llevarlas a pérdida de la variabilidad genética lo cual pone en peligro su futura adecuación frente a cambios ambientales (Allendorf, 2008). Sin embargo, existen otras características intrínsecas de los individuos y de su ciclo de vida que influyen en la preservación de las poblaciones, estas son: el número de individuos que las conforman, su distribución espacial y la estructura de edades o tamaños de los individuos.

VI. OBJETIVOS

Objetivo general

Determinar algunas de las características de la historia de vida de *A. kotschoubeyanus* en una de las poblaciones más sureñas del Estado de Querétaro.

Objetivos particulares

- Conocer la densidad y la distribución intrapoblacional de *A. kotschoubeyanus* y determinar si requiere de nodrizas y en caso afirmativo conocer la orientación de establecimiento de los individuos e inferir sus implicaciones sobre la eficiencia fotosintética.
- Determinar la dinámica poblacional y algunas de sus características reproductivas.

VII. CAPITULO 1. DENSIDAD, DISTRIBUCIÓN ESPACIAL, NODRICISMO Y EFICIENCIA FOTOSINTÉTICA EN *Ariocarpus kotschoubeyanus*.

1.1. INTRODUCCIÓN

Las cactáceas se encuentran distribuidas fundamentalmente en hábitats áridos y semiáridos del continente Americano. Al igual que la mayoría de los desiertos del mundo estas zonas están conformadas por dos tipos de unidades; parches discretos de vegetación y parches desprovistos de vegetación. Los parches con vegetación, denominados “islas de fertilidad” proporcionan microhábitats protegidos, los cuales favorecen el reclutamiento y establecimiento de otras especies, mientras que los parches desnudos proporcionan condiciones ambientales extremas con relación a los parches con vegetación (Aguilar y Sala, 1999; Rodríguez-Ortega y Ezcurra, 2000; Jiménez-Sierra y Jiménez-González, 2003).

La diferencia de condiciones, la distribución de recursos en el ambiente y la capacidad que poseen los individuos para establecerse y sobrevivir en uno u otro sitio, es en general lo que determina la distribución de los individuos de una población (Franco y Nobel, 1989; Flores y Jurado, 2003).

Se distinguen tres patrones generales de distribución espacial intrapoblacional: azar, uniforme, y agregada. La disposición al azar considera que todos los puntos en un espacio tienen la misma probabilidad de poder ser ocupados por un organismo; la distribución uniforme se presenta cuando los organismos están distribuidos de manera homogénea en el espacio y la distribución agregada se presenta cuando se observan agrupaciones o núcleos más densos de individuos

dentro del área donde se distribuye la población, siendo este último el patrón más común en la naturaleza (Odum, 1985; Franco *et al.*, 1982; Begon *et al.*, 1999).

El fenómeno de reclutamiento no azaroso de los individuos de una especie bajo el dosel de otra especie perenne, se le conoce como nodricismo. Este fenómeno es fundamental en las zonas áridas, pues el dosel de las plantas arbustivas perennes disminuye la radiación solar, la temperatura del suelo, evita escorrentía del agua superficial, aumenta la cantidad de nutrientes como materia orgánica en el suelo, reduce la desecación, evita el daño por congelamiento y protege contra herbívoros y depredadores mayores (Cody, 1993; Cázares, 1993; Golubov *et al.*, 2000; Flores y Jurado, 2003). El nodricismo también puede presentarse entre una planta y elementos abióticos (rocas, huecos, grietas) (Munguía-Rosas y Sosa, 2008; Peters *et al.*, 2008).

En algunos casos la interacción nodriza-planta protegida podría resultar desventajosa para la planta nodriza ya que a medida que la planta protegida alcanza un mayor tamaño, comienza la competencia por recursos y la planta nodriza es desplazada (McAuliffe, 1984; Jiménez-Sierra y Jiménez-González, 2003). Sin embargo, aunque los microambientes bajo el dosel son favorables en muchos aspectos, también pueden ser limitantes para el crecimiento y desarrollo de la planta protegida, ya que se presenta una competencia por recursos tales como la luz y el agua, lo cual, puede provocar bajas tasas de crecimiento (Franco y Nobel, 1989) y bajos valores de eficiencia fotosintética.

También existen casos de cactáceas que se encuentran con igual frecuencia bajo nodrizas que en espacios abiertos, e incluso algunas que se encuentran más a menudo que lo esperado en áreas abiertas (Jurado *et al.*, 2013). Por lo tanto, es

de esperarse que estas especies que no requieren de nodrizas para establecerse tengan adaptaciones para tolerar las altas temperaturas en verano y bajas temperaturas en invierno, así como para tolerar la sequía.

La fluorescencia de la clorofila es una herramienta que puede ser utilizada para evaluar la eficiencia fotosintética de las plantas y conocer así el estado de salud que presentan bajo diferentes condiciones (Maxwell y Johnson, 2000; Cavender-Bares y Bazzaz, 2004) y puede ser estimada bajo condiciones de campo durante la fase III del proceso conocido como metabolismo ácido de las crasuláceas, cuando los estomas están cerrados (Hernández-González & Briones-Villarreal, 2007).

La radiación alta presente en los espacios abiertos puede afectar las reacciones fotoquímicas de la fotosíntesis en las especies que crecen en las áreas abiertas, lo que disminuye su eficiencia fotosintética potencial y real (Osmond, 1994). Sin embargo, aumenta la tasa de transporte de electrones (Cavender-Bares y Bazzaz, 2004). Por lo tanto, al crecer bajo el dosel de plantas nodrizas, como es el caso de algunas cactáceas, estas podrían mostrar mayor eficiencia fotosintética que en los espacios abiertos, aunque su tasa de transporte de electrones sería menor (Romo-Campos *et al.*, 2013).

Además, dada la variación estacional en la fenología de las especies nodriza bajo las cuales crecen muchas cactáceas, la densidad de flujo de fotones fotosintéticos (DFFF) que las plantas protegidas reciben puede cambiar considerablemente a través del año. Así, las plantas crecerían entre la luz necesaria para realizar fotosíntesis y la luz excesiva, la cual podría causarles daño. Debido a que las cactáceas presentan metabolismo ácido de las crasuláceas, para aclimatarse a

ambientes con alta luz éstas deben ser capaces de optimizar su eficiencia fotosintética para descarboxilar malato y mitigar la fotoinhibición, evitando así la sobre-energización del fotosistema II (Hernández-González & Briones-Villarreal, 2007).

1.2. OBJETIVOS

Objetivo General.

Conocer la densidad y la distribución intrapoblacional de *A. kotschoubeyanus* en una de las localidades de distribución más sureña de la especie (San Miguel Tolimán, Querétaro) y determinar si *A. kotschoubeyanus* requiere de nodrizas y en caso afirmativo conocer la orientación del establecimiento de los individuos con respecto a las especies arbustivas e inferir sus implicaciones sobre la eficiencia fotosintética.

Objetivos Particulares.

- Conocer la densidad de la población.
- Determinar el patrón de distribución de los individuos
- Evaluar la preferencia de *A. kotschoubeyanus* para crecer en espacios abiertos o parches con vegetación.
- Determinar si existe asociación positiva de *A. kotschoubeyanus* con alguna especie vegetal.
- Determinar la orientación de los individuos de *A. kotschoubeyanus* con relación a las especies arbustivas.
- Determinar la respuesta en la eficiencia fotosintética y la tasa de transporte de electrones mediante curvas de luz de los individuos de *A. kotschoubeyanus* en espacios abiertos y bajo plantas nodriza.

1.3 MÉTODO

1.3.1. Sitio de estudio.

La población de estudio se localiza en la comunidad de Barrio Don Lucas, San Miguel Tolimán, municipio de Tolimán (Querétaro): Latitud 20° 52' 54.1"N; Longitud 99° 57' 05.4' W; 1,200 msnm. La población de *A. kotschoubeyanus* en esta localidad es pequeña, encontrándose presente solo en algunas parcelas, las cuales se extienden en un área de aproximadamente una hectárea.

En esta área se establecieron diez cuadrantes de observación permanente de nueve metros cuadrados cada uno, en los sitios donde *A. kotschoubeyanus* se encontraba presente.

Cada cuadrante fue dividido en subcuadrantes de 1m² (Figura 1.1). Donde se realizó una búsqueda exhaustiva de los individuos de *A. kotschoubeyanus*, con la ayuda de brochas de 3", removiendo los primeros mm de sustrato. Cada individuo fue ubicado en un mapa (con coordenadas X, Y) y etiquetado con una laminilla (2cm de largo por 1cm de ancho). Las etiquetas se colocaron con la ayuda de un clavo a 1cm de distancia de cada individuo, para evitar dañar su raíz. Estas etiquetas se cubrieron parcialmente con sustrato para evitar la visualización de estas por los habitantes y así evitar el saqueo clandestino de las plantas (Figura 1.2).



Figura 1.1. Parcela de observación de tres por tres metros cuadrados en la localidad de Barrio Don Lucas, San Miguel Tolimán, Querétaro.



Figura 1.2. *A. kotschoubeyanus* en el área de estudio: a) Individuo parcialmente cubierto por sustrato y b) Individuo etiquetado para su seguimiento durante el estudio.

1.3.2. Densidad poblacional y distribución espacial de *A. kotschoubeyanus*.

La densidad de la población se obtuvo a partir del número de individuos de *A. kotschoubeyanus* y el total de metros del área muestreada.

La distribución espacial de los individuos se calculó a través de la prueba de Hopkins (1954) (Krebs, 1999). Esta prueba nos permite determinar el tipo de distribución que presentan los individuos de una población basándose en la comparación de las distancias medias encontradas entre puntos al azar y los organismos más cercanos y las distancias encontradas entre los organismos y sus vecinos más cercanos.

La fórmula para la prueba de Hopkins es:

$$h = \sum(X_i^2) / \sum(r_i^2)$$

Donde:

h = estadístico de la prueba de Hopkins para aleatoriedad.

X_i = distancia de un punto aleatorio i al individuo más cercano.

r_i = distancia de un organismo aleatorio i a su vecino más cercano.

Hopkins demostró que h presenta una distribución F de dos colas, con $2n$ grados de libertad para el numerador y el denominador.

Esta prueba fue diseñada bajo el supuesto de que si los individuos de una población se encuentran agrupados, la distancia de un punto al azar a un organismo, será grande con respecto a las distancia de un organismo a otro, lo contrario se produce si la distribución es uniforme.

El índice de patrón de agregación con un rango de 0 a 1 puede ser estimado por:

$$I_H = h/1+h = ((X_i^2) / ((X_i^2)+(r^2))$$

Donde uno indica la presencia de agrupaciones y cero indica una distribución uniforme y valores cercanos a 0.5 indican una distribución al azar (Krebs, 1999).

1.3.3. Preferencias por sitios abiertos o con vegetación.

Se registraron todas las especies perennes presentes en las parcelas de estudio. Un ejemplar de cada especie fue colectado para su identificación en el laboratorio con la ayuda de claves taxonómicas. Para cada individuo se determinó la altura y los diámetros de su fronda (mayor y menor) y a partir del diámetro medio, se calculó la cobertura de cada individuo. Se calculó la cobertura total presente en la parcela y por especie. Para determinar si *A. kotschoubeyanus* presenta una distribución preferencial por ambientes protegidos por vegetación se realizó una prueba de Chi Cuadrada (χ^2) y una prueba de residuos ajustados (Zar, 2010; Prueba de Haberman en Greig-Smith, 1983).

1.3.4. Asociaciones preferenciales por especies nodrizas.

Para conocer si existen preferencias de *A. kotschoubeyanus* por alguna especie nodriza (n=5) se utilizó una prueba de Chi cuadrada (χ^2) (Zar, 2010) y una prueba de residuos ajustados (Prueba de Haberman en Greig-Smith, 1983),

tomando en cuenta las áreas totales de las frondas de cada especie y el número de individuos de *A. kotschoubeyanus* observados bajo el dosel de cada una de ellas.

1.3.5. Orientación de *A. kotschoubeyanus* con relación a sus nodrizas.

Para determinar si existen preferencias de orientación de *A. kotschoubeyanus* bajo el dosel de las especies perennes, se dividió imaginariamente el dosel de cada especie nodriza en cuadrantes (N = 315° a 45°; E = 45° a 135°, S = 135° a 225° y O = 225 a 315°) y con la ayuda de una brújula azimutal se determinó la orientación de cada individuo de *A. kotschoubeyanus* (Figura 1.3). Los datos se analizaron mediante la prueba de Chi cuadrada (Zar, 2010) y residuos ajustados (Prueba de Haberman en Greig-Smith, 1983) bajo el supuesto de observar igual número de individuos establecidos hacia cualquier punto cardinal. La obtención del gráfico de la frecuencia de orientación de los individuos de *A. kotschoubeyanus* se realizó mediante el uso de estadística circular por medio de estimadores de densidad por Kernel de von Mises con un ancho de banda del óptimo de Fisher elevado a la quinta potencia (Salgado-Ugarte y Pérez-Hernández, en proceso).

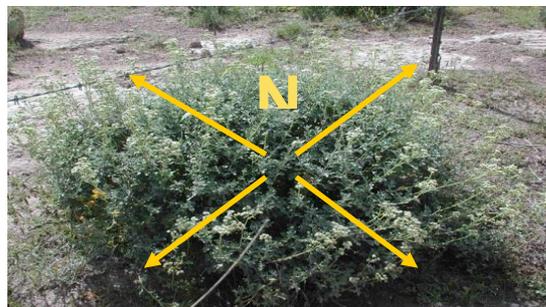


Figura 1.3. Esquema de una planta nodriza *Parthenium incanum*, en el se muestran los cuadrantes considerados para determinar la posición de *A. kostchoubeyanus* con respecto al Norte geográfico

1.3.6. Eficiencia fotosintética de *A. kotschoubeyanus* en espacios abiertos y bajo nodrizas.

Para evaluar la eficiencia fotosintética de *A. kotschoubeyanus* en espacios abiertos y bajo la fronda de *Karwinskia humboldtiana*, la cual fue la nodriza más frecuente, se realizaron mediciones de la tolerancia de los individuos a la luz (fotoinhibición) después de su aclimatación a la oscuridad durante 20 minutos. La aclimatación se obtuvo cubriendo cada individuo con una tela de gabardina de color negro y posteriormente sometiéndolas a nueve pulsos de luz (0, 255, 399, 590, 807, 1184, 1587, 2372 y 3426 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Las mediciones se realizaron con la ayuda de un fluorómetro portátil (Modelo-PAM; H. Walz, Effeltrich, Alemania) y se utilizó una muestra de seis individuos bajo dosel y seis individuos en ambientes abiertos. Los individuos seleccionados fueron individuos plantas adultas de 3 a 6 cm de diámetro y que no presentaran daños en sus tubérculos. Al mismo tiempo se registraron las condiciones microambientales (luz y temperatura) de la periferia de cada individuo. Con la finalidad de cubrir las variaciones ambientales que se presentan a lo largo del año en el sitio de estudio, las mediciones antes señaladas se realizaron durante cada una de las estaciones del año (Otoño 2011; Invierno, Primavera y Verano del 2012).

La tasa de transporte de electrones (ETR, por sus siglas en inglés), se calculó cómo $\text{ETR} = \Phi_{\text{PSII}} * \text{PPFD} * 0.5 * 0.84$, donde PPFD (por las siglas en inglés de densidad de flujo de fotones fotosintéticos) es el valor registrado por el sensor en el clip de la hoja, 0.05 es un factor de distribución de energía entre el fotosistema I (Φ_{PSI}) y el fotosistema II (Φ_{PSII}), y 0.84 es un factor estándar de la fracción de luz absorbida por el tejido fotosintético (Romo-Campos *et al.*, 2013).

La disipación no fotoquímica (NPQ, por sus siglas en inglés) fue calculada como $NPQ = (F_m/F_{m'}) / F_{m'}$, en donde F_m es la fluorescencia antes del amanecer y $F_{m'}$ es la fluorescencia durante el día (Maxwell y Johnson, 2000). También se determinaron los puntos cardinales (ETR_{max} y PFD_{sat}) siguiendo el método de Rascher *et al.* (2000) por medio del ajuste de una función exponencial utilizando el programa Sigma Plot.

Se esperaba que, si los individuos de *A. kotschoubeyanus* se encontraran con mayor frecuencia bajo plantas nodriza que en espacios abiertos, entonces presentarían mayor eficiencia fotosintética bajo plantas nodriza, especialmente en la primavera que es la época del año en que se presenta mayor estrés abiótico (bajas temperaturas y menor precipitación). También se esperaba que la ETR_{max} se saturara más rápido en las plantas protegidas que en las presentes en espacios abiertos, dado que las últimas pueden estar saturadas de luz.

1.4. RESULTADOS

1.4.1. Densidad de *A. kotschoubeyanus*.

La densidad mínima por parcela fue de 1.89 ind/m² y la máxima fue de 5.33 ind/m², con una densidad promedio de 3.41 ± 0.17 EE individuos/m². Es decir que por cada metro cuadrado hay 3 individuos de *A. kotschoubeyanus* (Tabla 1.1). Sin embargo, si tomamos en cuenta que el área donde se encuentra la especie es de solo una hectárea, la densidad es de 0.03 ind/m².

Tabla 1.1. Densidad de *A. kotschoubeyanus* por parcela en Barrio Don Lucas, San Miguel Tolimán, Querétaro.

Cuadrantes	Número. de individuos	Densidad (Ind/m ²)
A	28	3.11
B	25	2.78
C	27	3
D	17	1.89
E	48	5.33
F	47	5.22
G	24	2.67
H	26	2.89
I	21	2.33
J	42	4.67
Total	305	3.39±0.17 E.E

1.4.2. Patrón de distribución.

Bajo el supuesto del índice de Hopkins, valores cercanos a cero señalan una distribución uniforme; valores cercanos a 0.5 señalan distribución al azar y valores

>0.5 indican una distribución agregada. El valor del índice de agregación obtenido para la población de *Ariocarpus kotschoubeyanus* fue de 0.99, por lo tanto el patrón de distribución tiende a la agregación.

Tabla 1.2. Patrón de distribución espacial de *A. kotschoubeyanus* a partir de datos obtenidos de la población de Tolimán, Querétaro. x_i^2 = Distancia de un punto aleatorio a su vecino más cercano, r_i^2 = Distancia de un individuo al azar a su vecino más cercano, h = Estadístico de prueba de Hopkins para aleatoriedad, gl = Grados de libertad, F de dos colas y I_H =Índice de agregación.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Total
$\Sigma(X_i^2)$	4.46	5.27	4.24	4.24	6.50	35.32	9.51	5.48	7.87	4.62	92.52
$\Sigma(r_i^2)$	2.14	2.54	2.04	2.04	2.95	0.79	1.95	1.73	3.93	0.53	19.58
h	2.09	2.07	2.08	2.08	2.20	44.71	4.88	3.17	2.00	8.78	81.42
gl	40,40	40,40	40,40	40,40	40,40	40,40	40,40	40,40	40,40	40,40	400,400
$F_{0,05(2)2N,2N}$	1.88	1.88	1,88	1.88	1.88	1.88	1.88	1.88	1.88	1.88	1.16
I_H	0.68	0.67	0.68	0.69	0.90	0.98	0.83	0.76	0.67	0.90	0.99
P	<0.02	<0.02	<0.02	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.02	<0.001	<0.001

1.4.3. Preferencias por sitios abiertos o con vegetación.

Del total del área muestreada (90m²), el 47.44% (42.69m²), está cubierta por vegetación.

De los 305 individuos de *A. kotschoubeyanus* registrados en el área muestreada, solo el 20.98% (64 ind.) se encontraron bajo el dosel de especies perennes, mientras que el 79.01% (241 ind.) se encuentra en espacios abiertos. La prueba de Chi cuadrada y el análisis de residuos ajustados indica que *A. kotschoubeyanus* mostró una preferencia por establecerse en lugares abiertos ($X^2= 40.60$; $P<0.0001$) (Tabla 1.3).

Tabla 1.3. Distribución de *A. kotschoubeyanos* en sitios abiertos y con vegetación. Prueba de χ^2 y su probabilidad. Análisis de residuales ajustados, donde valores mayores a 1.96 unidades son significativos ($P \leq 0.05$).

Condición	Área(m ²)	Área (%)	A.k. Observados	A.k. Esperados	χ^2	P	Residuales ajustados
Con Vegetación	42.69	47.44	64	145	44.99	<0.0001	-6.71
Sin vegetación	47.31	52.56	241	160	40.60	<0.0001	6.37
Total	90	100	305	305			

1.4.4. Asociación preferencial por especies nodrizas.

Tomando en cuenta la cobertura total de las especies perennes encontramos que *Karwinskia humboldtiana* presenta la mayor cobertura (52.71%), seguida por *Parthenium incanum* (36.73%), *Acacia vernicosa* (6.80%), *Jatropha dioica* (3.61%) y *Cylindropuntia leptocaulis* (0.15%) (Tabla 1.4).

Aunque la mayor parte de los individuos de *A. kotschoubeyanus* se encuentran establecidos en zonas abiertas, al analizar la asociación entre los individuos de *A. kotschoubeyanus* establecidos bajo la fronda de los arbustos se encontró una asociación positiva y significativa con *Karwinskia humboldtiana* ($X^2=4.46$; $P<0.05$). En contraste, se encontró una disociación espacial con *Parthenium incanum* ($X^2 = 11.59$, $P= <0.0001$) y una carencia de relación con *Acacia vernicosa* ($X^2 = 1.61$, $P>0.10$), *Jatropha dioica* ($X^2 = 1.24$, $P>0.25$) y *Cylindropuntia leptocaulis* ($X^2 = 0.09$, $P>0.75$) (Tabla 1.4; Figura 1.4.).

Tabla 1.4. Especies perennes y su relación con el establecimiento de *A. kotschoubeyanus*.

Especie	Cobertura Total (m ²)	Cobertura relativa (%)	Núm. de A.k. Observados	Núm. de A.k. Esperados	χ^2	P	Residuales ajustados
<i>Karwinskia humboldtiana</i>	22.51	52.71	46	34	4.46	<0.05	2.11
<i>Parthenium incanum</i>	15.68	36.73	7	23	11.59	<0.0001	-3.40
<i>Acacia vernicosa</i>	2.90	6.80	7	4	1.61	>0.10	1.26
<i>Jatropha dioica</i>	1.54	3.61	4	2	1.24	>0.25	1.11
<i>Cylindropuntia leptocaulis</i>	0.06	0.15	0	1	0.09	>0.75	-0,30
Total	42.69	100	64	64			

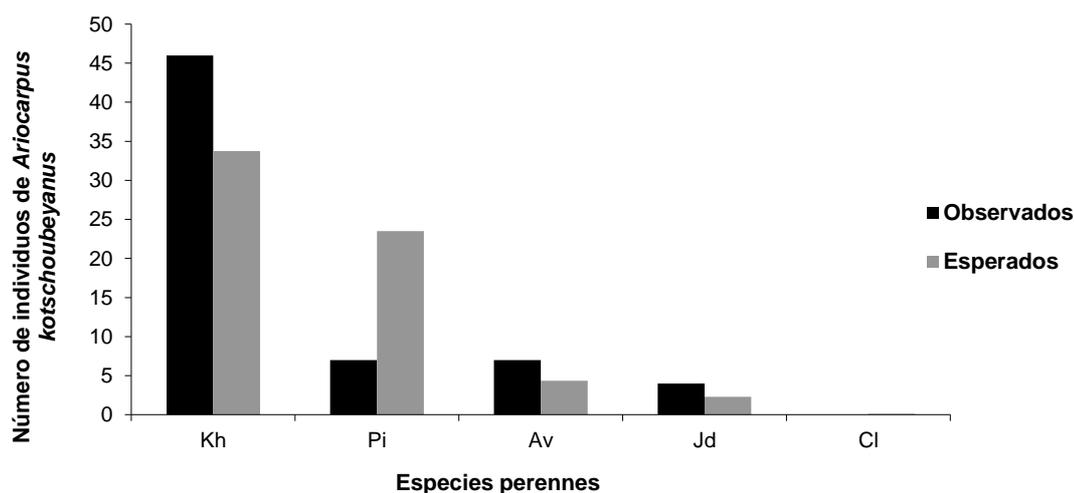


Figura 1.4. Comparación entre el número de individuos de *A. kotschoubeyanus* observados bajo el dosel de cada especie perenne de la comunidad y el número de individuos esperados proporcionalmente a su cobertura. Kh= *Karwinskia humboldtiana*, Pi= *Parthenium incanum*, Av= *Acacia vernicosa*, Jd= *Jatropha dioica*, Cl= *Cylindropuntia leptocaulis*. (* Diferencias significativas).

1.4.5. Orientación de *A. kotschoubeyanus* con relación a sus nodrizas.

A. kotschoubeyanus presenta una mayor frecuencia de aparición en el lado norte de las especies perennes ($\chi^2= 6.25$; $P < 0.01$) y una menor frecuencia hacia el lado sur de los arbustos ($\chi^2= 7.56$, $P < 0.005$) (Tabla 1.5).

Tabla 1.5. Preferencias de orientación de *A. kotschoubeyanus* bajo el dosel de plantas nodrizas (n=64). Análisis de residuales ajustados, donde valores mayores a 1.96 unidades son significativos ($P \leq 0.05$).

Orientación	observados	Esperados	χ^2	P	Residuales ajustados
Norte	26	16	6.25	<0.001	2.5
Sur	5	16	7.56	<0.005	-2.75
Este	11	16	1.56	>0.50	-1.25
Oeste	22	16	2.25	>0.10	1.5
Total	64	64			

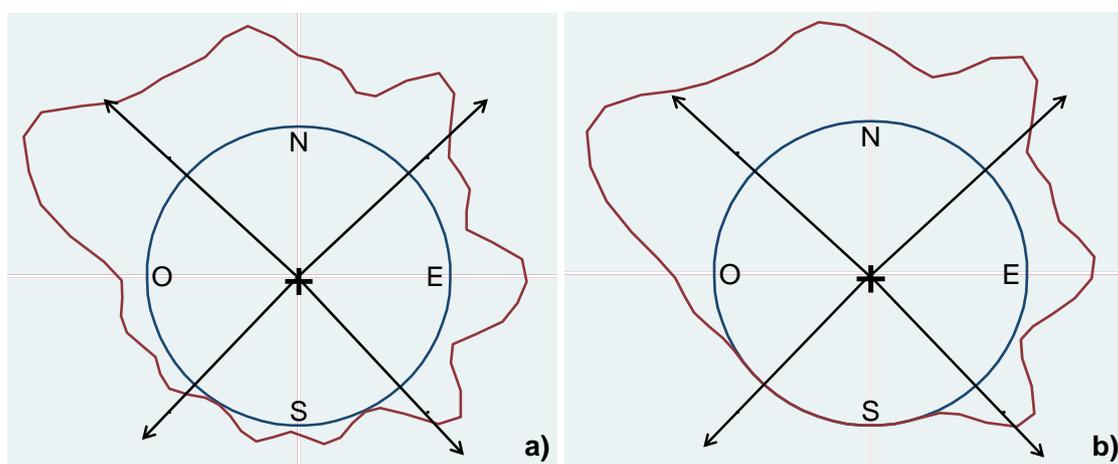


Figura 1.5 Frecuencia de la orientación de los individuos de *A. kotschoubeyanus*: a) bajo el dosel de otras especies arbustivas (n=4) y b) bajo el dosel de *Karwinskia humboldtiana*.

1.4.6. Eficiencia fotosintética y tasa de transporte de electrones en individuos de *A. kotschoubeyanus* en espacios abiertos y bajo nodriza.

Se realizaron análisis de varianza de medidas repetidas para evaluar la eficiencia fotosintética, la tasa de electrones máxima (ETRmax) y el flujo de fotones fotosintéticos (DFFF). La eficiencia fotosintética fue mayor bajo nodrizas que en espacios abiertos en la época primaveral ($F = 8.74$; $P < 0.001$), pero no en las demás estaciones del año ($P > 0.05$). En cuanto a la tasa de electrones máxima (ETRmax), no se encontraron diferencias significativas entre microambientes (bajo nodrizas y en espacios abiertos) entre las estaciones del año ($P > 0.05$). Con respecto a La DFFF, esta fue mayor bajo nodrizas que en espacios abiertos en el otoño ($F = 45.0$; $P < 0.00001$), la primavera ($F = 402.98$; $P < 0.00001$) y el verano ($F = 437.54$; $P < 0.00001$).

Para el invierno, los datos registrados de DFFF fueron muy bajos, esto debido a que fueron días nublados, por esta razón no se incluyeron en los análisis estadísticos.

1.5. DISCUSIÓN

La densidad poblacional observada en *A. kotschoubeyanus* es alta (3.39 ind/m²) comparada con la reportada por López *et al.* (2004) de 0.68 ind/m² en el estado de Coahuila. También resulta ser mayor a la reportada para otras especies del mismo género: *A. fissuratus* con 0.64 ind/m², *A. retusus* con 0.75 ind/m² (López *et al.* 2004) y *A. scaphirostris* con 0.25 ind/m² (Mandujano *et al.* 2007). Sin embargo, el área donde se distribuye esta población es de tan solo una hectárea aproximadamente, por lo que estos valores de densidad altos, podrían haber sido el resultado del establecimiento de las parcelas en parches con alta densidad de *A. kotschoubeyanus*. Si se considera a la hectárea completa, la densidad es de 0.03 ind/m², esta resulta ser inferior a las densidades reportadas.

El patrón de distribución espacial intrapoblacional observado para *A. kotschoubeyanus* es de tipo agregado, tal como se ha reportado para otras especies de cactáceas, tales como *Neobuxbaumia macrocephala* y *Trichocereus pasacana* de crecimiento arborescente (de Viana *et al.*, 1990; Esparza-Olguín *et al.*, 2002); *Echinocactus platyacanthus* de crecimiento toneliforme (Jiménez-Sierra *et al.*, 2007) y para especies globosas tales como *Mammillaria mathildae* y *Lophophora diffusa* (Hernández-Oria *et al.*, 2003; Díaz-Segura, 2013). La agregación de la especie puede ser explicada por la heterogeneidad del ambiente y el tipo de dispersión barócora, ya que se observó que algunas semillas al ser liberadas del fruto germinan sobre la planta o en su periferia.

Los individuos de *A. kotschoubeyanus* no presentaron preferencias por establecerse en sitios protegidos por plantas arbustivas, probablemente esto se deba a que la especie es geófito (Aguilar-Morales *et al.*, 2011), por lo que en las épocas desfavorables permanece enterrada en el sustrato y protegida por las rocas. La característica de enterrarse se da por la contracción de sus raíces (Garret *et al.*, 2010). Es probable que el fenómeno de enterramiento de las raíces le ayude a la planta a protegerse de la radiación solar, lo cual apoya los resultados de similar eficiencia fotosintética bajo nodrizas y en espacios abiertos la mayor parte del año, con excepción de la primavera, donde la eficiencia fotosintética fue mayor bajo nodriza que en espacios abiertos, ya que en esta época ha ocurrido un período largo sin lluvias y han estado expuestas a altas temperaturas. Esta particularidad, le permite establecerse y sobrevivir en sitios abiertos donde la mayoría de otras cactáceas no sobrevivirían. Además, la ETR_{máx} no difirió estadísticamente entre plantas bajo sombra de nodrizas y plantas en espacios abiertos, lo que confirma los resultados de que *A. kotschoubeyanus* no requiere de la protección de plantas nodrizas.

El sustrato donde se encuentra establecida esta población está conformado por una afloración de lutitas, las cuales podrían estar actuando como nodrizas, ya que tienen la capacidad de acumular el rocío de aire y de reducir la temperatura ambiental (Nobel y Cui1992). Además las fisuras proyectan sombras densas, generando un micromedio favorable para la germinación y el establecimiento de los individuos de *A. kotschoubeyanus* en parches desprovistos de vegetación.

Los individuos de *A. kostchoubeyanus* no presentaron preferencias por establecerse en sitios provistos de vegetación, al igual que ha sido reportado para

A. fissuratus (Rodríguez-Ortega y Ezcurra, 2000) y otras cactáceas como *Astrophytum asterias*, *Cylindropuntia leptocaulis* y *Mammillaria heyderi* (Jurado et al., 2013).

Los individuos que se encuentran bajo dosel, en su mayoría presentan una asociación positiva con *Karwinskia humboldtiana*, un caso similar de preferencia por una nodriza ha sido reportado para otra especie del mismo género, *A. bravoanus*, la cual es muy común encontrarla asociada a *Jatropha spathulata* y *Agave striata* (García et al. 2012).

Karwinskia humboldtiana “tullidora” es una especie que se encuentra abundantemente en el hábitat donde se distribuye la población de *A. kotschoubeyanus*. Además este arbusto presenta compuestos tóxicos que evitan su consumo por el ganado, con lo cual se asegura su permanencia y el mantenimiento de su fronda garantizando su estabilidad como planta nodriza (Monroy-Ata et al., 2007). Estas condiciones facilitan los procesos de germinación y establecimiento de los propágulos de las plantas protegidas, que llegan por diferentes medios (dispersión eólica, hídrica o traslado por animales) a las zonas de protección de la planta perenne.

En cuanto a la orientación de los individuos de *A. kotschoubeyanus* con respecto a las plantas perennes de la comunidad, se encontró que estas muestran una preferencia por la zona Norte y una baja frecuencia de aparición hacia la zona Sur de los arbustos. Esta observación es diferente a lo encontrado en otras cactáceas como es el caso de *Lophophora diffusa*, la cual evita establecerse en la zona Norte de su nodriza principal (*Larrea tridentata*) (Díaz-Segura, 2013). También es diferente a la encontrada para *Sclerocactus scheeri*, la cual tuvo preferencia por la

zona Este de las nodrizas, implicando una protección de la radiación solar por las tardes (Jurado *et al.*, 2013).

La ubicación de *A. kotschoubeyanus* en la zona Norte de las nodrizas, no parece coincidir con la afinidad que esta especie presenta por las zonas abiertas, sin embargo, fenómenos de erosión y arrastre de las semillas siguiendo la pendiente de la ladera favorecería el establecimiento en la zona Norte.

1.6. CONCLUSIONES

- 1.- La densidad de *A. kotschoubeyanus* en la población de Barrio Don Lucas, San Miguel Tolimán Querétaro fue de 0.03 ind/m², con una distribución espacial agregada.
- 2.- La mayor cantidad de individuos se ubican en sitios abiertos. Los individuos bajo algún arbusto se presentan encuentran preferentemente en la zona norte del mismo, esto tal vez por efectos de la pendiente.
- 3.- De entre las especies arbustivas presentes en la zona, *A. kotschoubeyanus* presenta una asociación positiva con *Karwinskia humboldtiana*.
- 4.- La eficiencia fotosintética y la tasa de transporte de electrones indica que las plantas no se ven estresadas al estar en espacios abiertos (con excepción de la primavera).

1.7. BIBLIOGRAFÍA.

- Aguilar-Morales G., C. Martínez-Peralta, Feria-Arroyo T. P., J. Golubov y Mandujano M.C. 2011. Distribución Geográfica del género *Ariocarpus* Scheidweiler (Cactaceae). *Cactaceas y Suculentas Mexicanas* **56**(2): 49-63.
- Aguilar M. R. y O. Sala. 1999. Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* **14**: 273-277.
- Begon M., J. L. Harper y C. L. Townsend. 1999. *Ecología: individuos, poblaciones y comunidades*. Omega. Barcelona, España. 886 pp.
- Cavender-Bares J. y Bazzaz F.A. 2004. From leaves to ecosystems: Using chlorophyll fluorescence to assess photosynthesis and plant function in ecological studies. En: Papageorgiou G.C. y Govindjee. Eds. *Chlorophyll a Fluorescence: A Signature of Photosynthesis*, pp. 737-755, Springer, Dordrecht.
- Cázares M. J. 1993. Estrategias de plantas y procesos de vegetación. John-Wiley and Sons, Edit. Chichester, U.S.A. 49: 111-113.
- Cody M. L. 1993. Do Cholla Cacti (*Opuntia* spp., subgenus *Cylindropuntia*) use or need nurse plants in the Mojave Desert? *Journal of Arid Environment*. **51**: 89-102.
- De Viana M. L., N. Acreche, R. Acosta y L. Moraña. 1990. Población y asociaciones de *Trichocereus pasacana* (Cactaceae) en Los Cardones, Argentina. *Revista de Biología Tropical*. **38**: 383-386.
- Díaz-Segura O. 2013. Dinámica Poblacional de *Lophophora diffusa* "Peyote" (Cactaceae) en una localidad del estado de Querétaro. Tesis de Maestría en Biología. Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa. México D.F. México.
- Esparza-Olguín L., T. Valverde y E. Vilchis-Anaya. 2002. Demographic analysis of a rare columnar cactus (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, México *Biological Conservation*. **103**: 349-359.

- Flores J. y E. Jurado. 2003. Are nurse-protégé interactions more common among plants from arid environments? *Journal of Vegetation Science*. **14**: 911-916.
- 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, L. J., De la Cruz, A.G., Flores, M. G., Kato, M.E., Navarrete, S.N., Rocha, R. A., Sánchez, C.S., Bedia, S.C. 1982. Manual de prácticas de Ecología. UNAM. México. 289 pp.
- García M. J. A., G. Vela, Rodríguez G. Ma. y O. Acevedo. 2012. Características de los suelos asociados con la distribución y abundancia de *Ariocarpus bravuanus* en la Estación Nuñez Guadaluca en San Luis Potosí, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **57**(4):100-113.
- Garrett, T.Y., Huynh, C.V. y North, G.B. 2010. Root contraction helps protect the “living rock” cactus *Ariocarpus fissuratus* from lethal high temperatures when growing in rocky soil. *American Journal of Botany* **97**: 1951-1960.
- 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 Mapimí, México. *Cactaceas y Suculentas Mexicanas*. **45**: 84-89.
- Greig-Smith P. 1983. *Quantitative plant ecology*. 3ª ed. University of California Press. Los Angeles, USA. 359 pp.
- Hernández-Oria J., R. Chávez-Martínez, G. Galindo-Sotelo, M. M. Hernández-Martínez, G. Laguna-Solís, G. Martínez-Romero, R. Mendoza-Aguilar, T. Sánchez-Hernández y E. Sánchez-Martínez. 2003. Evaluación de aspectos ecológicos de una nueva población de *Mammillaria mathildae* (Kraehenbuehl & Krrainz) en Querétaro. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. **48**: 100-110.

- Jiménez-Sierra C. y C. Jiménez-González. 2003. Heterogeneidad ambiental y distribución de cactáceas en una zona semiárida. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. **48**: 4-17.
- 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.
- Jurado E, Flores J, Muro-Pérez G, González-Rodríguez H, Pando-Moreno M, Doria O. 2013. Are nurse plants always necessary for succulent plants? Observations in Northeastern Mexico, including endangered and threatened species. *Bradleya*, 31: 150-156.
- Krebs J. C. 1999. *Ecological Methodology*. Benjamin/Cummings. 2a ed. University of California. California, U. S. A. 620 pp.
- Mandujano M. C., J. A. M. Verhulst, I. G. Carrillo-Ángeles y J. Golubov. 2007. Population dynamics of *Ariocarpus scaphirostris* Bödeker (cactaceae) evaluating the status of a threatened species. *International Journal of Plant Sciences*. **168** (7):1035-1044.
- Maxwell K. and G.N. Johnson. 2000. Chlorophyll fluorescence-a practical guide. *Journal of Experimental Botany*. **51**(345):659-668.
- McAuliffe J. R. 1984. Prey refugia and the distributions of two Sonoran desert cacti. *Oecologia*. **65**: 82-85.
- Monroy- Ata A., J. Estevez-Torres, Garcia-Sánchez R. y Rios-Gómez R. 2007. Establecimiento de plantas mediante el uso de micorrizas y de islas de recursos en un Matorral Xerófilo deteriorado. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*: **80**: 49-57.
- Munguía-Rosas M. A. y V. J. Sosa. 2008. Nurse plants vs. nurse objects: effects of woody plants and rocky cavities on the recruitment of the *Pilosocereus leucocephalus* columnar cactus. *Annals of Botany*. **101**: 175–185.

- Nobel, P.S. y Cui, M., 1992. Hydraulic conductances of the soil, the root-soil air gap, and the root: changes for desert succulents in drying soil. *Journal of Experimental Botan.* **43**: 319-326.
- Odum E.P., 1985. Fundamentos de Ecología. Interamericana. México D.F. pp.
- Osmond C.B. 1994. What is photoinhibition? Some insights from comparisons of shade and sun plants. En: Baker N.R. y Bowyer J.R. Eds. Photoinhibition: Molecular Mechanisms to the Field, pp. 1-24, Bios Scientific Publishers, Oxford.
- 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 Tehuacán Valley, Mexico. *Journal of Arid Environments.* **72**: 593–601.
- Rascher, U., Liebig, M. and U. Lüttge. 2000. Evaluation of instant light-response curves of chlorophyll fluorescence parameters obtained with a portable chlorophyll fluorometer on site in the field. *Plant, Cell and Environment* **23**: 1397–1405.
- Rodríguez-Ortega C. y E. Ezcurra. 2000. Distribución espacial en el hábitat de *Mammillaria pectinifera* y *M. carnea* en el Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas.* **45**: 4-14.
- Romo-Campos R, Flores-Flores JL, Flores J, Álvarez-Fuentes G. 2013. Factores abióticos involucrados en la facilitación entre leñosas y suculentas en el Altiplano Mexicano. *Botanical Sciences*, 91(3): 319-333.
- Zar J. H. 2010. *Biostatistical Analysis*. 5ª Ed. Pearson. New Jersey, U.S.A. 944 pp.

VIII. CAPITULO 2. DINÁMICA POBLACIONAL Y BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DE

Ariocarpus kotschoubeyanus.

2.1. INTRODUCCIÓN

2.1.1. Dinámica poblacional.

Los individuos de una especie determinan los atributos que caracterizan a una población, dichos atributos definen las características de su historia de vida. Cada población presenta una dinámica particular donde la tasa de natalidad, la tasa de mortalidad, proporción de edades, adecuación, o eficacia genética y la tasa de crecimiento poblacional resultan determinadas por las condiciones particulares del ambiente biótico y abiótico donde se encuentra (Allee *et al.*, 1949).

Una población es una entidad cambiante. Inclusive cuando la comunidad y el ecosistema aparentemente no experimentan cambios, la densidad, la natalidad, la sobrevivencia, la estructura de edades, la tasa de crecimiento y otros atributos de las poblaciones suelen experimentar cambios a medida que las especies se ajustan constantemente a la estacionalidad, a fuerzas físicas y entre ellas mismas. El estudio de los cambios en el número relativo de organismos en las poblaciones y de los factores que los explican se denomina dinámica de la población. Los ecólogos se interesan en describir y analizar estos cambios a través del tiempo, así como los factores que los ocasionan (Franco, 1990).

La demografía es una ciencia que permite estudiar estos cambios numéricos en las poblaciones (Franco 1990; Pianka, 2011). A través del uso de modelos matemáticos que permiten calcular las tendencias de cambio en el tamaño de una población a través del tiempo. Un procedimiento comúnmente usado para este fin es la elaboración de matrices llamadas “de transición poblacional”, a través de las

cuales, es posible determinar los valores promedios de las tasas vitales: permanencia, crecimiento y reproducción, así como determinar la importancia relativa de cada una de las categorías de tamaño que conforman una población (Caswell, 1989; Jiménez-Sierra y Torres-Orozco, 2003).

Existen dos tipos de modelos matriciales de proyección poblacional: el modelo de Leslie (1945), donde las agrupaciones de los individuos se basan en las edades, y el modelo de Lefkovitch (1965), donde las agrupaciones se hacen en función al tamaño. El modelo de Leslie considera solo las transiciones de los individuos de una categoría de edad x a $x+1$; por lo que en la matriz de proyección solo existen valores de crecimiento (transiciones) y de fecundidades. Este modelo se utiliza generalmente en el estudio de la dinámica poblacional de animales (Leslie, 1945). En las plantas, el modelo más apropiado para resumir los atributos demográficos de una población es el modelo de Lefkovitch, ya que debido a las dificultades para determinar la edad de los individuos, se emplean los tamaños (altura, diámetro, cobertura) y se contempla la probabilidad de que los individuos puedan permanecer en la misma categoría, crecer o disminuir de tamaño (regresiones). Por lo tanto la matriz de proyección, tendrá valores en la diagonal principal (permanencias), por debajo de la diagonal principal (crecimiento) y por encima de la diagonal principal (regresiones), así como valores de fecundidad expresadas como probabilidades de paso de una categoría a la siguiente. (Lefkovitch, 1965; Caswell, 1989; Gotelli, 1995; Mandujano *et al.*, 2007).

Las matrices de transición se construyen a partir de la descripción gráfica del ciclo de vida. Dicho ciclo estructura a los individuos de la población en categorías

discretas construidas a partir del tamaño de los vegetales, esto con la intención de describir la contribución relativa de cada categoría a los procesos demográficos (Caswell, 1989). Los límites entre categorías, se establecen de acuerdo a ciertas características biológicas de los individuos (semillas, presencia de cotiledones, morfología y presencia de estructuras reproductoras) aunque estas categorizaciones son algo subjetivas (Brigham y Thomson, 2003; Avendaño, 2007).

Para la construcción de la matriz se hace una transformación de los datos originales a índices vitales para cada categoría específica de tamaño y se incorporan a una matriz de proyección \mathbf{A} , que es una matriz cuadrada y no negativa (Caswell, 1989). Cada entrada de la matriz \mathbf{A} , se determina como a_{ij} , donde el subíndice j indica la fila (punto de partida) y la i , indica la columna (destino). Cada entrada representa la probabilidad promedio de los individuos incluidos en una categoría determinada de permanecer en la misma categoría o cambiar a otra en un intervalo de tiempo dado. La fecundidad por categoría se representa en la primera fila de la matriz, y representa el total de semillas o plántulas producidas por cada intervalo (Lefkovitch, 1965; Crouse *et al.*, 1987; Caswell, 1989; Mandujano, 2007).

La proyección poblacional a través del tiempo está dada por la siguiente ecuación: $(\mathbf{A})(\mathbf{n}_t) = \mathbf{n}_{t+1}$, donde \mathbf{n}_t es el vector inicial, es decir, el número de individuos iniciales por categoría en el tiempo t . \mathbf{A} es la matriz de transición cuadrada con sus valores de contribución promedio por categorías y \mathbf{n}_{t+1} es el número de individuos en el $t+1$ (Caswell, 1989).

Mediante la iteración continua de la matriz **A** se obtienen los principales estadísticos poblacionales como: la tasa finita de crecimiento poblacional λ (λ); la estructura estable de edades de la población (eigenvalor derecho, **w**) y los valores reproductivos por categoría (eigenvalor izquierdo, **v**) (Caswell, 1989).

La transformación de la matriz de transición en matriz de sensibilidad (**s_{ij}**), nos permite estimar los valores absolutos de los cambios producidos en λ , y a partir de esta matriz es posible estimar, por el método analítico, el intervalo de confianza para el valor de λ (Álvarez-Buylla y Slatkin, 1991; Caswell, 2001). La obtención de los valores relativos de esta matriz nos permite obtener la matriz de elasticidad, con la cual es posible conocer la contribución relativa de cada proceso y categoría al valor de λ . Con estos valores se pueden hacer comparaciones entre diversas poblaciones de la misma especie y entre especies distintas (Caswell, 1989; Jiménez-Sierra *et al.*, 2007).

Silvertown *et al.* (1992) sugirieron el empleo de un espacio delimitado por tres ejes, conocido como triángulo demográfico, el cual representa la contribución relativa de cada proceso demográfico (elasticidad) a los valores de λ con la finalidad de comparar las historias de vida de las especies (Silvertown *et al.*, 1992; Rosas-Barrera y Mandujano, 2002; Jiménez-Sierra *et al.*, 2007).

2.1.2. Biología Reproductiva.

La biología reproductiva son los procesos por los cuales las especies aseguran su permanencia a través del tiempo. En las plantas existen tres tipos: a) Sexual: en donde se lleva a cabo la unión de gametos (n) para formar una célula diploide o cigoto ($2n$) que dará origen a un individuo diferente genéticamente a los

progenitores; b) Asexual, se da cuando un individuo produce descendientes sin recombinarse con otros genotipos, es decir sin fecundación, presentándose todos los procesos ontogenéticos que permiten el desarrollo embrionario. Esta forma de reproducción produce descendientes genéticamente idénticos a los progenitores y c) Clonal, en donde por medio de la fragmentación de estructuras vegetativas o reproductivas (pseudoviviparidad), se producen nuevos individuos o ramets genéticamente iguales a la planta madre (Harda *et al.*, 1997; Begon *et al.*, 1999; Plasencia-López, 2003; Matías-Palafox, 2007).

La reproducción sexual de las plantas abarca los siguientes aspectos:

a) **Fenología**: Describe los cambios periódicos en la fisonomía y fisiología de los individuos (latencia, crecimiento y reproducción) con relación a los cambios ambientales, como consecuencia de las variaciones estacionales a lo largo del ciclo anual (Begon *et al.* 1999; Matias-Palafox, 2007; Díaz-Segura, 2013).

La fenología reproductiva incluye el estudio de la aparición de estructuras reproductoras (botones, flores y frutos), donde es importante determinar el tiempo de aparición de estas estructuras y su relación con factores ambientales que puedan funcionar como detonadores, así como la sincronización que se observa entre los individuos de una misma población y de otras de la misma y de diferentes especies que cohabitan en una zona, ya que de ello depende en gran medida el éxito reproductivo de los individuos (Schmitt *et al.*, 1987).

b) **Sistema de apareamiento** (*Breeding System*): Se refiere a las características reproductivas funcionales y morfológicas a nivel de flor, individuo o población.

(Wyatt, 1983; Richards, 1986). Cruden (1983), propone cinco sistemas de apareamiento en las plantas: a) *Cleistógamo*, se presenta en las flores que no realizan anthesis por lo que la fecundación se da por autopolinización; b) *Autógamo obligado*, en donde la polinización de una flor se lleva a cabo sólo con su propio polen; c) *Autógamo facultativo*, en donde las flores tienden prioritariamente a la autopolinización, aunque puede presentarse la polinización cruzada; d) *Xenógamo facultativo*, donde dominan los procesos de polinización cruzada, aunque se presenta la posibilidad de autopolinización y e) *Xenógamo obligado*, mecanismo por el cual es necesaria la polinización cruzada para la formación de semillas.

c) **Sistema de Cruza** (Mating System): se refiere al patrón de transmisión de los genes a través de las generaciones, existen tres tipos: entrecruza, autocruza y mixto el cual combina la autocruza y la entrecruza (Wyatt 1983; Waser, 1993).

d) **Éxito Reproductivo**: se puede expresar a través del éxito en la formación de frutos a partir de flores (fruit set) y del éxito en el paso de óvulos a semillas (seed set). El éxito reproductivo para las especies que necesitan de entrecruza y de vectores biológicos, está determinado en gran parte por la sincronización de los eventos reproductivos de las plantas con la presencia y actividad de los polinizadores efectivos (Augspurger, 1983; Marquis, 1988; Michalski y Durka, 2007).

e) **Germinación**: es un aspecto importante en la biología reproductiva de las plantas, ya que es el proceso mediante el cual una semilla se desarrolla hasta convertirse en una planta. Las semillas de las cactáceas suelen enfrentar condiciones ambientales adversas antes y durante la germinación, por lo que éste

proceso se logra cuando se cuenta con condiciones favorables (Rojas-Aréchiga, 1995; Rojas-Aréchiga y Vásquez-Yanes, 2000).

Los aspectos reproductivos antes mencionados son factores importantes que pueden limitar la distribución y abundancia de los organismos y determinar en casos extremos la rareza de las especies (Matias-Palafox, 2007).

2.2. OBJETIVOS

Objetivo General

Determinar la dinámica poblacional y las características reproductivas de *Ariocarpus kotschoubeyanus* en el sitio Barrio Don Lucas, San Miguel Tolimán, Querétaro.

Objetivo Particular

- Determinar la estructura poblacional de *A. kotschoubeyanus*.
- Conocer la dinámica poblacional (λ , w , v).
- Conocer la importancia relativa, sobre el valor de lambda, de los procesos demográficos (permanencia, crecimiento y fecundidad) por categorías.
- Comparar las características de historia de vida de *A. kotschoubeyanus* con las de otras cactáceas, a través de su ubicación en el triángulo demográfico de Silvertown *et al.* (1992).
- Determinar la fenología, el comportamiento floral, el sistema de apareamiento, el sistema de cruce, éxito reproductivo y porcentaje de germinación de *A. kotschoubeyanus*.

2.4. MÉTODO

2.4.1. Estructura y dinámica poblacional.

En el sitio de estudio (Capítulo 1), se realizaron tres censos poblacionales. El primero en abril de 2011, y el segundo y tercer censo en abril de 2012 y 2013 respectivamente. En cada censo se registró para cada individuo: forma de crecimiento (monopódico o ramificado), número de ramas o cabezas, diámetro mayor y menor de cada cabeza (con la ayuda de un vernier digital), altura máxima de los individuos, número de tubérculos por cabeza y estructuras reproductivas (flores o frutos) (Figura 2.1).

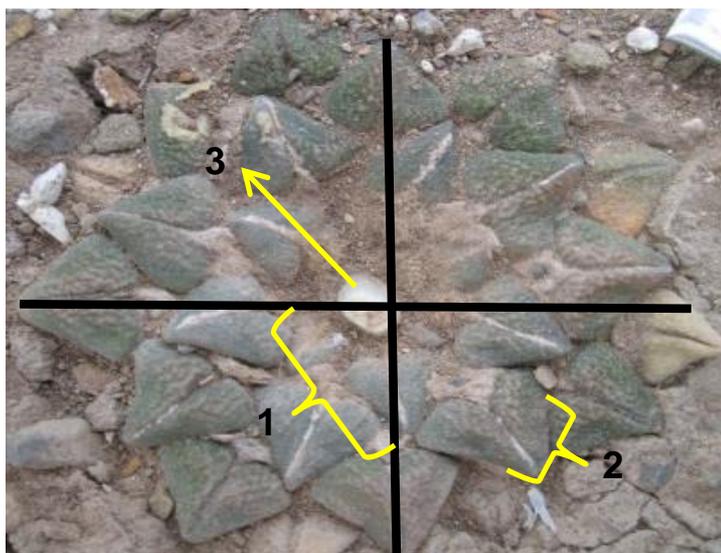


Figura 2.1. Individuo de *A. kotschoubeyanus* y parámetros tomados en cuenta para la dinámica poblacional: 1) diámetro mayor y menor; 2) número de tubérculos o areolas, y 3) estructuras reproductivas (Fruto).

Para determinar si cabezas contiguas pertenecían a un mismo individuo, se procedió a desenterrarlas parcialmente constatando de esta manera la individualidad o ramificación (Figura 2.2; a y b).



Figura 2.2. Individuos de *A. kotschoubeyanus*: a) individuo monopódico; b) Individuo ramificado.

La estructura de la población se determinó con base en las coberturas de los individuos (cm^2) para lo cual se tomó en cuenta los diámetros. Para el estudio de dinámica poblacional, se consideraron seis categorías de tamaños (áreas), más la categoría de semillas (Tabla 2.1).

Tabla 2.1. Estructura de la población tomando en cuenta las áreas de los individuos de *A. kotschoubeyanus* en la población Barrio Don Lucas.

Categorías de tamaño	Cobertura en cm^2
Semillas (S)	-
Plántula (P)	< 1
Juvenil (J)	1.1 - 3.59
Adulto 1 (A1)	3.6 - 8
Adulto 2 (A2)	8.1 - 13
Adulto 3 (A3)	13.1 - 18
Adulto 4 (A4)	18.1 - > 25

A partir de las probabilidades de sobrevivencia y de paso de los individuos de una categoría a otra, se construyó el diagrama de ciclo de vida y se elaboraron las matrices anuales de transición poblacional de Lefkovitch (1965), (2011-2012 y

2012-2013). La fecundidad se calculó tomando en cuenta el número de semillas producidas por los individuos de cada categoría al año. Para ello se hicieron observaciones de la cantidad de frutos producidos por individuo mensualmente durante un año (2012) y se tomó una muestra de 10 frutos para determinar el número medio de semillas/fruto. Con la ayuda del programa Pop Tools (Hood, 2010) se determinaron: las tasas finitas de crecimiento poblacional (λ), la estructura estable de edades (w), los valores reproductivos por categoría (v) y las matrices de sensibilidad y elasticidad. Para calcular los intervalos de confianza de los valores de lambda, se utilizó el método analítico propuesto por Álvarez-Buylla y Slatkin (1991). Con la finalidad de conocer los cambios del tamaño poblacional a través del tiempo, a partir de la matriz 2012-2013, se realizó una proyección del número de individuos en la población (N) a 100 años.

Por medio de las matrices de elasticidad se obtuvo la importancia relativa de las categorías de tamaño y los procesos demográficos (permanencia, crecimiento y fecundidad) que más influyen en el valor de lambda y estos valores fueron comparados con los reportados para otras cactáceas a través del uso del triángulo demográfico de Silvertown *et al.* (1992).

2.4.2. Biología floral

Fenología

Se realizaron censos mensuales de noviembre 2011 a noviembre de 2012 en 146 individuos marcados, registrándose la presencia de botones florales, flores y frutos. Con estos datos se obtuvo el porcentaje de individuos reproductivos de la población y la fenología reproductiva de *A. kotschoubeyanus* en la población.

Comportamiento floral.

En el pico de floración de noviembre 2012 se realizaron observaciones del comportamiento de las flores durante la antesis (N=16). Con la ayuda de un vernier digital se registraron cada dos horas los siguientes parámetros: apertura del perianto, apertura de los estambres, receptividad del estigma y dehiscencia de las anteras. Se intentó cuantificar néctar con la ayuda de microcapilares y se registró la temperatura ambiental. Con estos datos se realizaron gráficas del comportamiento floral con respecto a las variables ambientales (temperatura) (Piña, 2007; Jiménez-Sierra, 2008).

También se realizaron observaciones de los visitantes florales (6 flores focales) cada dos horas con duración de treinta minutos y se determinó el comportamiento de los mismos (depredación, colecta de polen o búsqueda de néctar). Los insectos fueron colectados para su posterior determinación. Se registraron las frecuencias de visitas y la diversidad de insectos visitantes por intervalo de tiempo (Piña, 2007).

Morfometría floral

Se colectaron 10 flores en antesis de *A. kotschoubeyanus* y en fresco se determinaron las siguientes medidas: altura de la flor, diámetro del perianto, altura del estilo, número de lóbulos del estigma, longitud de los lóbulos del estigma, longitud de los estambres, número de estambres, distancia mínima entre anteras y estigma, altura de la cámara nectarial, altura y diámetro de la cámara ovárica y número de óvulos (Figura 2.3). Con los datos obtenidos se determinó el promedio de estas variables y la variación de cada parámetro. Para conocer el número de granos de polen por flor, se colectaron de distintas flores 16 anteras antes del

inicio de la dehiscencia. Estas fueron colocadas en un portaobjetos y después de realizárseles un squash, fueron observadas y se cuantificó el número de granos de polen con la ayuda de un microscopio óptico. El promedio del número de granos de polen por antera fue multiplicado por el número de medio de estambres para determinar granos de polen/flor.

1. Altura total.
2. Diámetro del perianto.
3. Longitud del estilo.
4. Longitud de los lóbulos del estigma.
5. Número de lóbulos del estigma.
6. Longitud de los estambres.
7. Número de estambres.
8. Distancia entre los estambres y los lóbulos del estigma.
9. Diámetro ecuatorial de la cámara ovárica.
10. Diámetro polar de la cámara ovárica.
11. Número de óvulos.
12. Altura de la cámara nectarial.

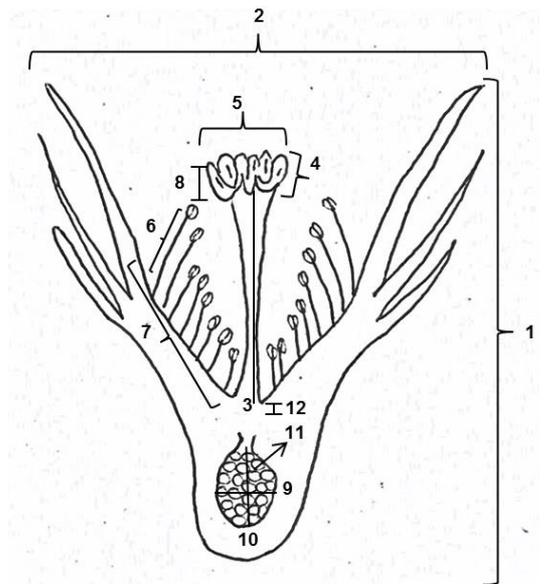


Figura 2.3. Esquema de la flor de *A. kotschoubeyanus* con los parámetros considerados en la morfometría floral (Modificado de Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991b).

Sistema de apareamiento

El sistema de apareamiento de *A. kotschoubeyanus* se determinó a través del índice de entrecruza de Cruden (1997) y la relación polen/óvulo (P/O) (Tabla.2.2)

Tabla 2.2. Sistemas de apareamiento de acuerdo al índice de entrecruza (OCI), (Cruden, 1977), y a la relación polen óvulo (P/O).

Sistema de apareamiento	OCI	Relación P/O (promedios)
Cleistógamo	0	4.7:1
Autógamo	1	27.7:1
Autógamo facultativo	2	168.5:1
Xenógamo facultativo	3	796.6:1
Xenógamo obligado	4	5859.2:1

El Índice de entrecruza de Cruden (OCI) toma en cuenta:

1) El tamaño de la flor: flores menores a 1 mm de diámetro se les asigna un valor de 0; flores de 1 a 2 mm de diámetro tienen un valor de 1; flores de 2 a 6 mm de diámetro se asigna un valor de 2 y flores de más de 6mm de diámetro se les asigna un valor de 3.

2) Presencia o ausencia de hercogamia, es decir de separación espacial de los sexos, donde si se presenta separación se asigna un valor de 1, pero si esta separación no existe se le asigna un valor de cero.

3) Presencia o ausencia de dicogamia, es decir de separación temporal de sexos. Si se presenta separación (Protandria) se asigna un valor 1; por el contrario si no hay separación espacial, es decir que se presenta homogamia, se asigna un valor de cero.

La suma de los valores de estos parámetros determina el sistema de apareamiento (OCI, Tabla 2.2).

El tamaño de las flores y la evaluación de la presencia de hercogamia se obtuvieron de la morfometría floral, considerando como hercogamia, cualquier

valor diferente significativamente de cero (Nassar y Ramírez, 2004). La determinación de la dicogamia se realizó estudiando el comportamiento floral (receptividad del estigma y dehiscencia de las anteras).

La relación polen/óvulo también se obtuvo de los datos morfométricos.

Sistema de cruza

Para determinar el sistema de cruza se realizaron en el campo tres experimentos de polinización (10 flores por tratamiento):

- 1) Control. Flores marcadas que no fueron sometidas a ningún tratamiento
- 2) Entrecruza artificial. Flores aisladas con bolsas de organza y polinizadas manualmente con polen de otras plantas.
- 3) Autocruza artificial. Flores aisladas con bolsas de organza y polinizadas manualmente con polen de sus mismas anteras.

Al terminar la antesis todas las flores fueron embolsadas para evitar la depredación de los frutos. La colecta de los frutos se realizó tres meses después (febrero y marzo) y se estimó el éxito reproductivo de cada tratamiento (fruit set y seed set). Los resultados se compararon mediante una prueba de Chi cuadrada.

Germinación

Para determinar los porcentajes de germinación de las semillas en condiciones de laboratorio, se realizaron colectas de semillas en el mes de abril de 2012. Estas fueron colectadas de las areolas centrales de la planta (semillas de menos de un año de edad) y de entre los tubérculos periféricos (semillas de más de un año de edad). Las semillas fueron almacenadas en bolsas de papel de estraza y a

temperatura ambiente hasta la realización de los experimentos de germinación seis meses después.

Los experimentos de germinación se realizaron en el Laboratorio de Ecología y Cambio Global del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C. (IPCYT), en una cámara de germinación Lumistell^{MR} icp-19d C/IP, con fotoperiodos 12/12h luz/obscuridad y a una temperatura 25 °C. Las semillas fueron sembradas sin pre-tratamiento (i.e. lavado, escarificado o desinfección) en cajas Petri de 5 cm de diámetro, (10 semillas por caja) usando como sustrato agar bacteriológico simple al 1%.

Con las semillas de más de un año de edad, se realizaron dos tratamientos:

a) En luz (10 repeticiones) y b) en obscuridad absoluta (10 repeticiones), donde inmediatamente después de la siembra, las cajas se cubrieron con papel aluminio y no fueron descubiertas sino hasta el final del experimento (día 32). Debido al bajo número de semillas de menos de un año sólo se realizó el tratamiento de luz (5 repeticiones).

En los tratamientos con luz se realizó el conteo de semillas germinadas por día, considerando la aparición de la radícula como germinación (Flores *et al.* 2005).

2.4. RESULTADOS

2.4.1 Estructura y dinámica poblacional

Estructura de tamaños

El 99.33 % de los individuos de la población de *A. kotschoubeyanus* en el sitio Barrio Don Lucas, son monopólicos (una cabeza). La cobertura promedio de los individuos es de 7.13 cm². La altura de los individuos es <1cm. El número promedio de areolas y tubérculos/individuo es de 13.21.

La reproducción se presenta cuando los individuos han alcanzado una cobertura mayor a los 3.66 cm².

La población de *A. kotschoubeyanus*, en el año 2011 estaba compuesta por 0.69 % de plántulas; 6.85 % de juveniles; 20.55 % de adultos 1; 37.67 % de adultos 2; 26.03 % de adultos 3 y 8.22 % de adultos 4 (Figura 2.4a).

Esta estructura difirió significativamente para el año 2012, $\chi^2 = 41.82$, $P < 0.001$, mientras que la estructura de 2012 no difirió significativamente para el año de 2013, $\chi^2 = 7.27$, $P > 0.10$ (Figura 2.4b).

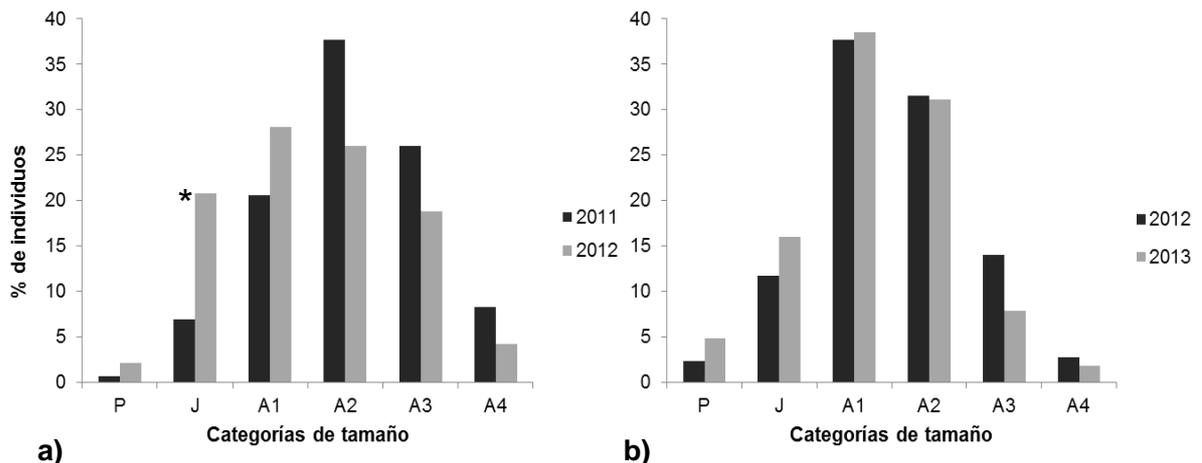


Figura 2.4. Estructura poblacional de *A. kotschoubeyanus* en los dos años de observación: a) 2011-2012 y b) 2012-2013; P=plántula; J=juvenil; A1=Adultos 1; A2=adultos 2; A3=Adultos 3; A4=Adultos 4. *= diferencias significativas (χ^2 , $P < 0.001$).

Ciclo de vida y matrices de transición

A partir de los datos obtenidos en los censos se determinó el ciclo de vida de *A. kotschoubeyanus* y se elaboraron las matrices de transición poblacional para los dos años de observación (Figura 2.5; Tabla 2.3 a y b). En el gráfico del ciclo de vida de *A. kotschoubeyanus* 2012-2013, se observa que todas las categorías presentan transiciones. Se observan permanencias en todas las categorías, con excepción de las semillas. Se observaron regresiones a una categoría inferior en todas las categorías, con excepción de la categoría de plántulas. También se observaron regresiones a otras categorías por ejemplo de Adultos 2 a Juveniles y de la categoría de Adultos 3 a Adultos 1 y Juveniles. Se observa producción de semillas desde la categoría de A1 hasta A4, siendo los A2, los que contribuyen con la mayor cantidad de semillas (Figura 2.5).

La tasa de crecimiento poblacional (λ) para el año de 2011-2012 fue de 0.91 ± 0.24 (intervalo de confianza del 95%) y para el periodo de 2012-2013 fue de 0.92 ± 0.15 (intervalo de confianza del 95%). La lambda promedio fue de 0.92 ± 0.19 . Aunque los valores obtenidos de lambda son inferiores a la unidad no difieren significativamente de esta y por lo tanto la población se encuentra cercana al equilibrio.

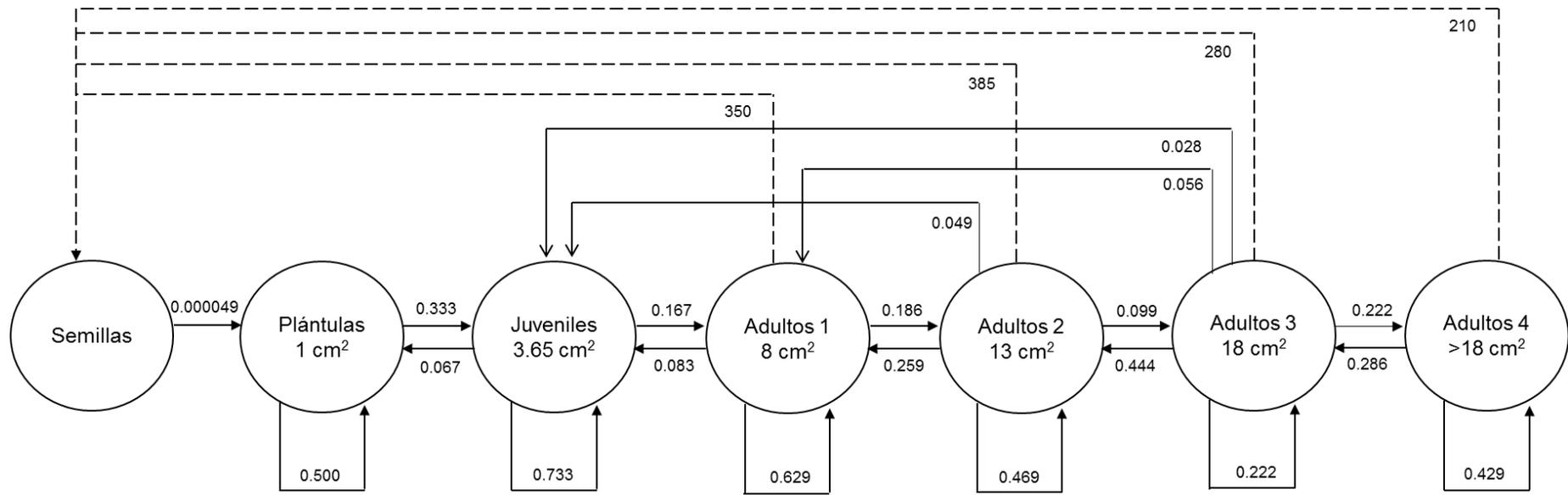


Figura 2.5. Ciclo de vida de *A. kotschoubeyanus* para el año 2012-2013. Cada círculo representa una categoría de tamaño. Las flechas que se desplazan hacia la derecha indican las probabilidades de crecimiento; las flechas hacia la izquierda indican regresiones; las flechas que caen en la misma categoría indican permanencias y las flechas discontinuas en la parte superior indican la contribución de semillas por clase (fecundidad).

Tabla 2.3. Matrices de proyección poblacional de *A. kotschoubeyanus*: a) Matriz 2011-2012 y b) Matriz 2012-2013. Etapas: Semillas (S), Plántula (P), Juveniles (J), Adultos 1 (A1), Adultos 2 (A2), Adultos 3 (A3) y Adultos 4 (A4). Lambda (λ), estructura estable (w), valor reproductivo (v), número de individuos en cada categoría (n_x) y probabilidad de muerte en cada categoría (q_x).

Matriz a) $\lambda_{2011-2012} = 0.91 \pm 0.24$									
Etapas	S	P	J	A1	A2	A3	A4	w	v
S	0	0	0	140	455	280	210	0.986756	1
P	9.2E-06	0.0009	0	0	0	0	0	0.000010	99128
J	0	0.9999	0.8000	0.3000	0	0.0790	0	0.008897	90566
A1	0	0	0.2000	0.3000	0.2727	0.0263	0	0.003283	51452
A2	0	0	0	0.1667	0.2182	0.1842	0.0833	0.000842	25574
A3	0	0	0	0	0.1818	0.1579	0.1667	0.000204	18138
A4	0	0	0	0	0	0.0263	0.2500	0.000008	8083
n_x		1	10	30	55	38	12		
q_x				0.23	0.33	0.53	0.50		

Matriz b) $\lambda_{2012-2013} = 0.92 \pm 0.15$

Etapas	S	P	J	A1	A2	A3	A4	w	v
S	0	0	0	350	385	280	210	0.995446	1
P	4.9E-05	0.5000	0.0667	0	0	0	0	0.000373	18791
J	0	0.3333	0.7333	0.0825	0.0494	0.0278	0	0.001618	23699
A1	0	0	0.1667	0.6289	0.2593	0.0556	0	0.001651	19082
A2	0	0	0	0.1856	0.4691	0.4444	0	0.000792	17560
A3	0	0	0	0	0.0988	0.2222	0.2857	0.000115	14390
A4	0	0	0	0	0	0.0278	0.4286	0.000006	8787
n_x		6	30	97	81	36	7		
q_x		0.1667	0.0333	0.1031	0.1235	0.2222	0.2857		

Mortalidad

La mortalidad en los dos años de estudio difirió significativamente $X^2 = 30.58$, $P < 0.001$. En el primer año se presentó mayor mortalidad en las categorías de Adultos. Sin embargo, en este año no se presentó mortalidad en las categorías de plántulas y juveniles, mientras que en el segundo año de observaciones si se observó mortalidad en estas categorías. Las categorías que presentaron mayor mortalidad en los dos años de observación fueron las de Adultos 2 y 3 (Figura 2.6).

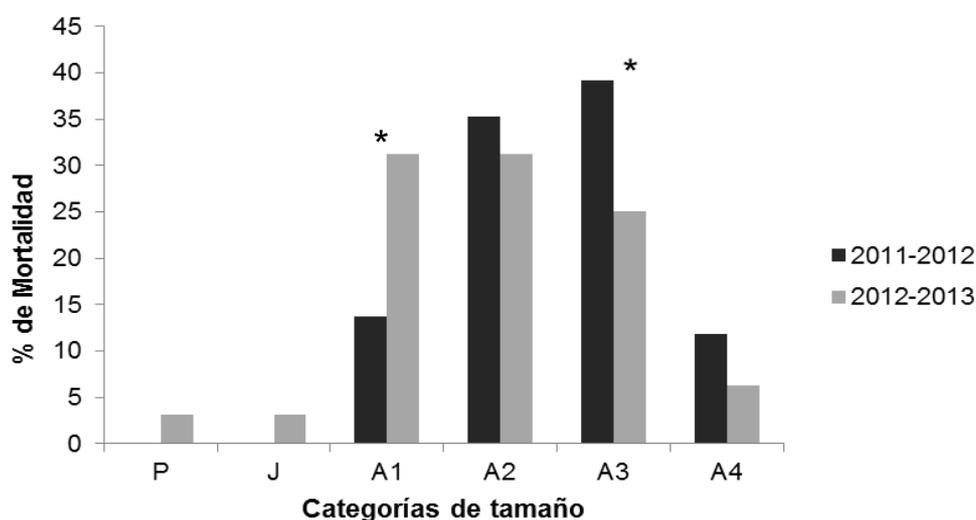


Figura 2.6. Mortalidad de *A. kotschoubeyanus* por categoría de tamaño y año. *= diferencias significativas (X^2 , $P < 0.001$).

Las causas de la mortalidad pueden agruparse en: a) Muerte natural, la cual era antecedida por la adquisición de una coloración amarillenta en los tubérculos y posteriormente se observaban los restos de la planta desintegrándose en el sustrato y b) Muerte por extracción ilegal (desaparición), la cual se detectaba por la ausencia de restos de los individuos y la presencia de una oquedad en el sustrato. Este tipo de mortalidad tuvo el mayor registro en los dos años de observación. La categoría que presentó el mayor porcentaje de extracción ilegal fue la de Adultos 1,2, 3 y 4 (Figura 2.7 a y b).

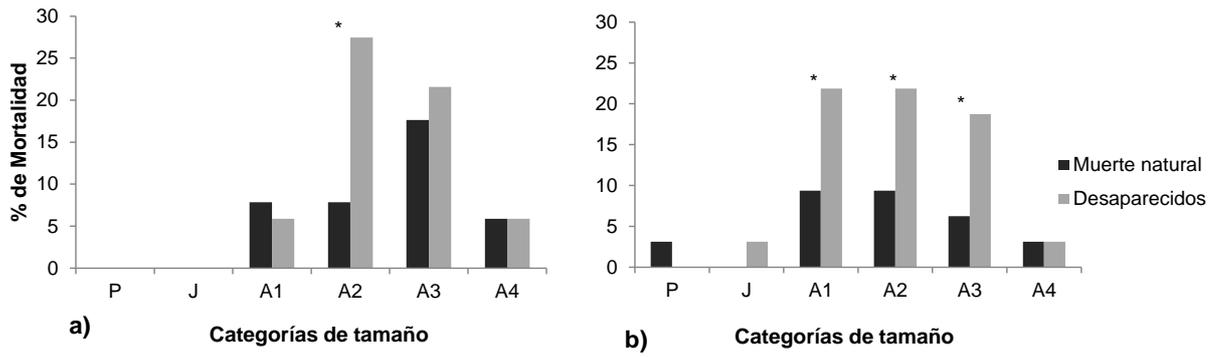


Figura 2.7. Pérdida de individuos en la población de *A. kotschoubeyanus* por extracción ilegal y muerte natural: a) 2011-2012 y b) 2012-2013. * = diferencias significativas (χ^2 , $P < 0.001$).

Estructura estable de tamaños

La estructura de la población observada difirió significativamente de la esperada en equilibrio (w) para ambos años de estudio. Observándose un número menor de Juveniles y una abundancia mayor de A2, A3 y A4 que los esperados para ambos años (Figura 2.8 y 2.9).

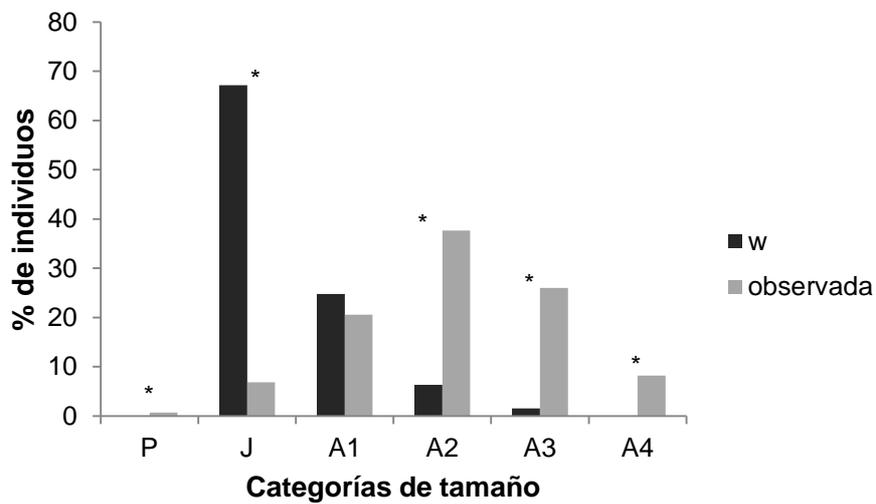


Figura 2.8. Estructura estable de edad (w) y estructura poblacional observada de *A. kotschoubeyanus* en el periodo 2011-2012. * = diferencias significativas (χ^2 , $P < 0.001$).

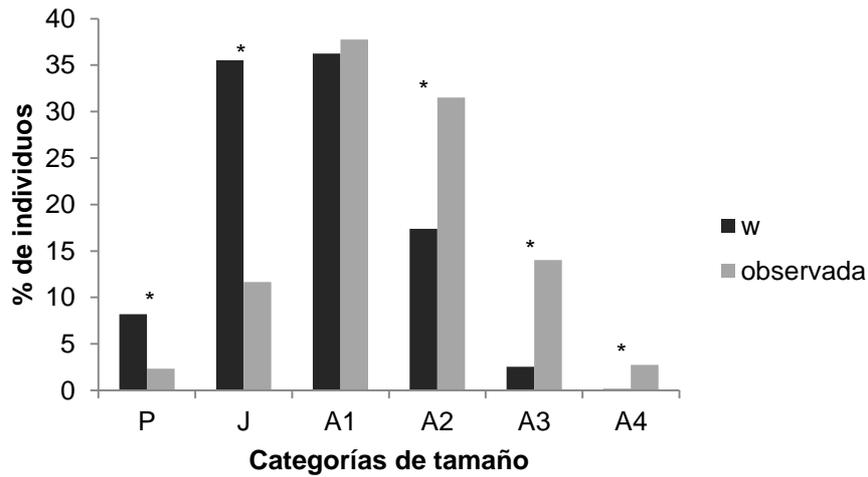


Figura 2.9. Estructura estable de edad (w) y estructura poblacional observada de *A. kotschoubeyanus* en el periodo 2012-2013. *= diferencias significativas (X^2 , $P < 0.001$).

Valor reproductivo

Se observaron diferencias significativas de los valores reproductivos para los dos años de observación ($X^2 = 28.23$, $P < 0.001$). Los valores reproductivos más altos se encontraron en las categorías de Plántulas, Juveniles y Adulto 1 (Figura 2.10).

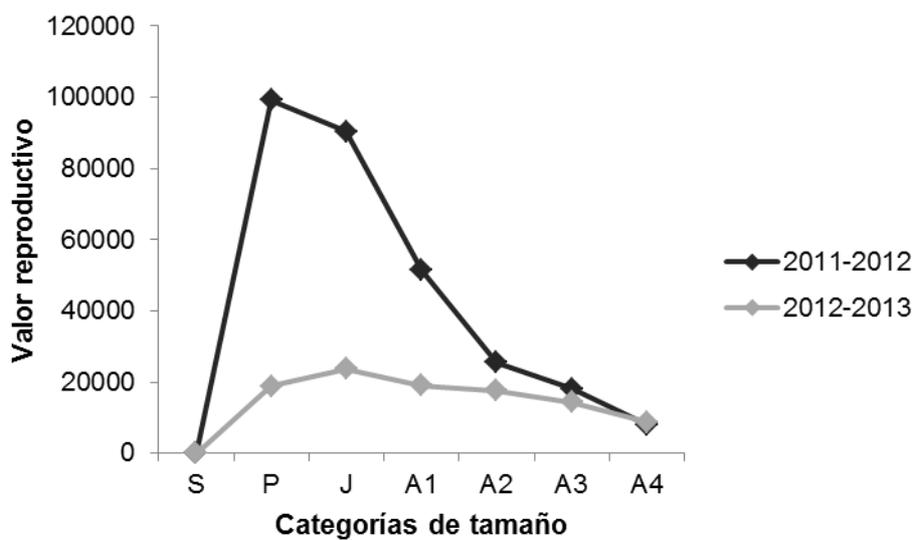


Figura 2.10. Valores reproductivos de *A. kotschoubeyanus* por categoría y año.

Análisis de elasticidad

Las matrices de elasticidad de *A. kotschoubeyanus* para los dos años de observación se presentan en la Tabla 2.4 a y b. Se observa para ambos años que la permanencia de los Juveniles tiene los valores más altos, lo que significa que cambios en la permanencia de estos individuos tendría mayor influencia sobre el valor de lambda.

La comparación de la contribución relativa por categoría para ambos años se muestra en la Figura 2.11, en donde se observan diferencias significativas ($X^2 = 680.57, P < 0.001$).

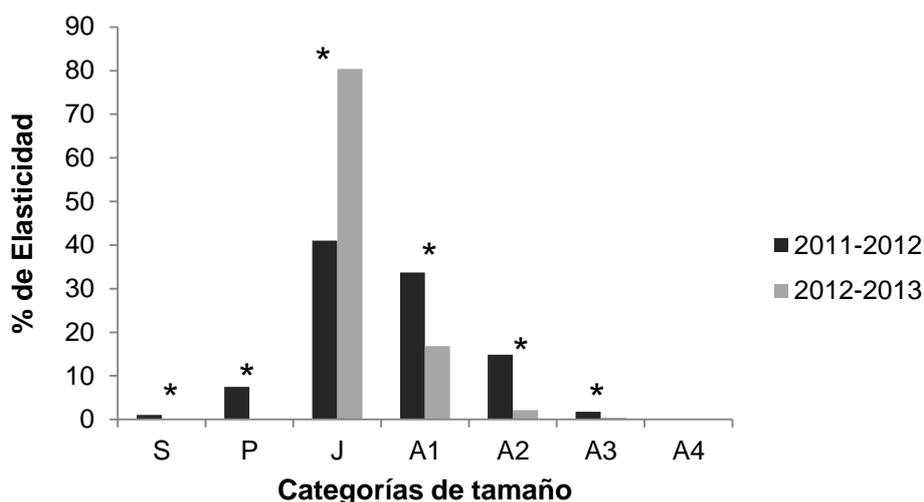


Figura 2.11. Elasticidades por categoría de tamaño y año. *= diferencias significativas ($X^2, P < 0.001$).

El proceso demográfico más importante fue el de la Permanencia (76.53 % y 68.54 % para el primero y segundo año, respectivamente), seguido por el Crecimiento con una importancia relativa del 12.04 % y 18.26 %, luego por las regresiones (11.33 % y 12.13 %) y por último por la fecundidad (0.10 % y 1.08 %) (Figura 2.12).

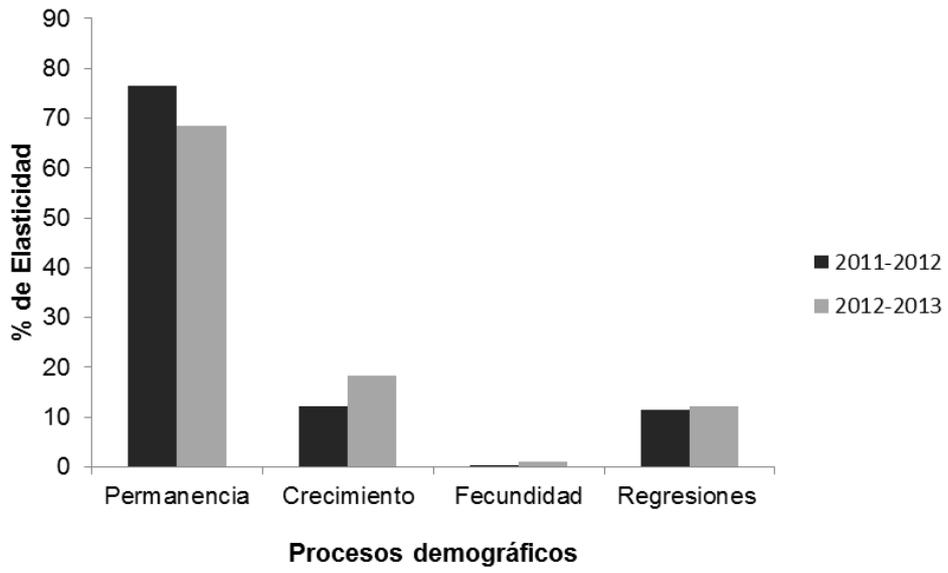


Figura 2.12. Importancia relativa de los procesos demográficos de *A. kotschoubeyanus* por año.

Tabla 2.4. Matrices de elasticidad: a) Matriz 2011-2012 y b) Matriz 2012-2013. Etapas: Semillas (S), Plántula (P), Juveniles (J), Adultos 1 (A1), Adultos 2 (A2), Adultos 3 (A3) y Adultos 4 (A4). Procesos demográficos (PD).

a) Matriz de elasticidad 2011-2012									
Etapas	S	P	J	A1	A2	A3	A4	PD	Elasticidad (%)
S	0	0	0	0.0005	0.0004	6.2E-05	1.8E-06	Permanencia	76.53
P	0.0009	9.7E-07	0	0	0	0	0	Crecimiento	12.04
J	0	0.0009	0.7042	0.0974	0	0.0016	0	Fecundidad	0.10
A1	0	0	0.1000	0.0554	0.0129	0.0003	0	Regresiones	11.33
A2	0	0	0	0.0153	0.0051	0.0011	1.8E-05		
A3	0	0	0	0	0.0030	0.0006	2.6E-05		
A4	0	0	0	0	0	4.7E-05	1.7E-05		
Total	0.00099	0.00099	0.80420	0.16858	0.02149	0.00370	0.00007		100

b) Matriz de elasticidad 2012-2013

Etapas	S	P	J	A1	A2	A3	A4	PD	Elasticidad (%)
S	0	0	0	0.0067	0.0035	0.0004	1.5E-05	Permanencia	68.54
P	0.0107	0.0407	0.0236	0	0	0	0	Crecimiento	18.26
J	0	0.0342	0.3269	0.0375	0.0108	0.0009	0	Fecundidad	1.08
A1	0	0	0.0598	0.2303	0.0455	0.0014	0	Regresiones	12.13
A2	0	0	0	0.0625	0.0758	0.0104	0		
A3	0	0	0	0	0.0130	0.0042	0.0003		
A4	0	0	0	0	0	0.0003	0.0003		
Total	0.0107	0.0749	0.4103	0.3371	0.1488	0.0177	0.0006		100

Proyección en el tiempo.

La proyección del tamaño poblacional a través del tiempo, indica que de prevalecer las condiciones actuales (altas tasas de mortalidad y bajas tasas de reclutamiento), la población de *A. kotschoubeyanus* en la localidad de Barrio Don Lucas no podrá subsistir más de 30 años (Figura 2.13).

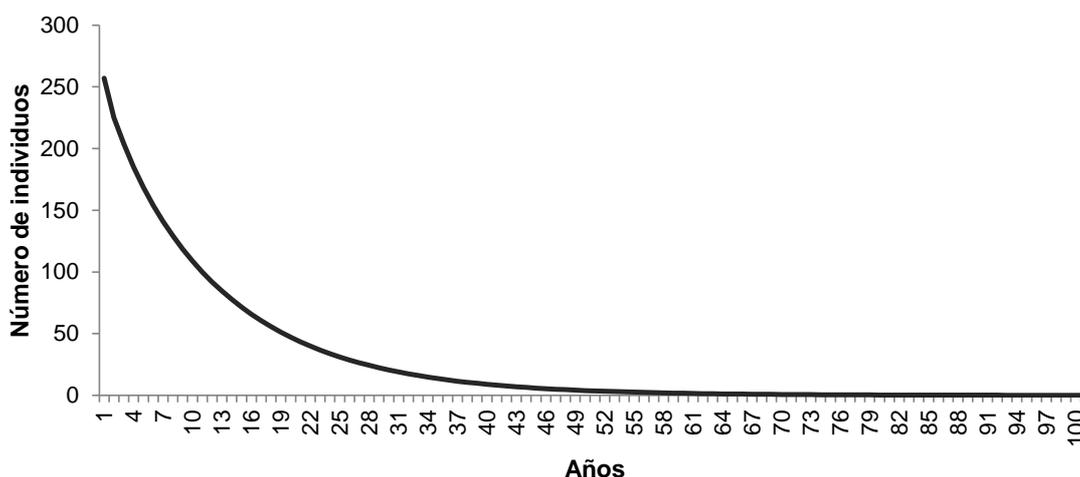


Figura 2.13. Proyección a 100 años del tamaño poblacional de *A. kotschoubeyanus* en la localidad Barrio Don Lucas, San Miguel Tolimán.

2.4.2. Biología floral

Fenología

La producción de flores se presentó de octubre a enero con un máximo en el mes de noviembre. La floración es un evento altamente sincrónico ya que el 70% de ella ocurrió en la primera semana de noviembre. La producción máxima de frutos (48%) se observó durante febrero y marzo. La maduración de los frutos requiere de un periodo entre tres y cuatro meses. La producción de botones y flores comienza después de la época de lluvias y cuando las temperaturas comienzan a disminuir (Figura 2.14)

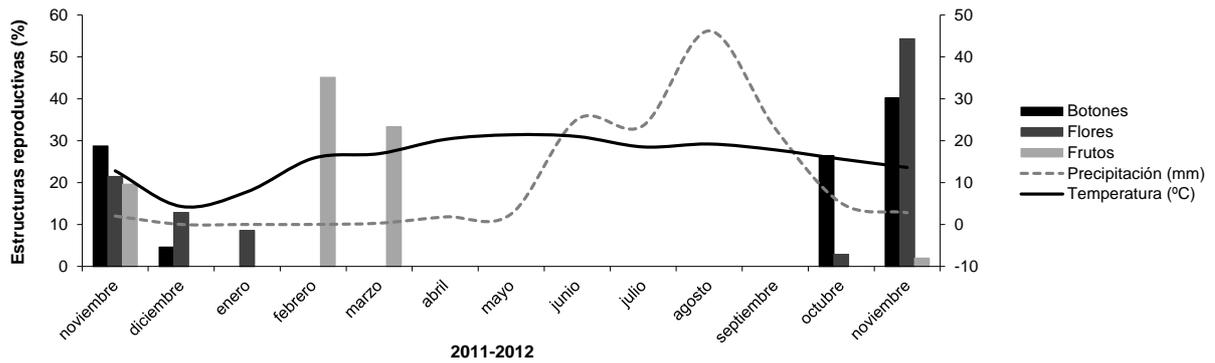


Figura 2.14. Fenología reproductiva de *A. kotschoubeyanus* durante un ciclo anual y precipitación y temperatura promedio en la población de Barrio Don Lucas, San Miguel Tolimán.

Comportamiento floral

Las flores son diurnas, abrieron de uno o dos días, la antesis comienza alrededor de las 09:30 h y termina alrededor de las 15:30 h. La apertura máxima del perianto ocurre a las 13:30 h cuando la temperatura ambiental es alrededor de 31°C. Las flores empiezan a cerrar alrededor de las 15:30 h cuando se alcanza el pico máximo de temperatura ambiental (34.5°C) (Figura 2.15). La dehiscencia de las anteras es sincrónica con la receptividad del estigma (es decir que no se presenta dicogamia) (Figura 2.16).

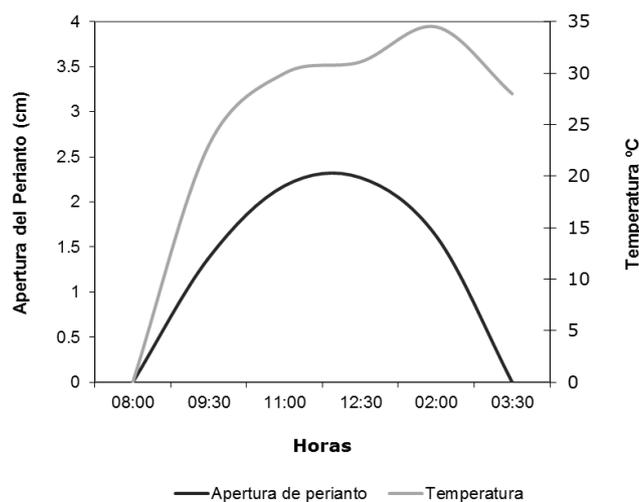


Figura 2.15. Comportamiento de la temperatura y de la apertura del perianto de la flor de *A. kotschoubeyanus* durante la antesis floral.

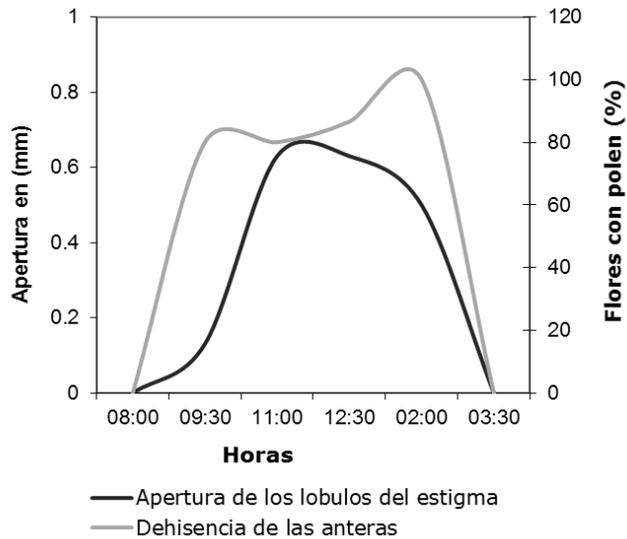


Figura 2.16. Actividad reproductiva de los órganos masculinos y femeninos de la flor de *A. kotschubeyanus* durante la antesis floral.

Visitantes florales

La mayor frecuencia visitas a las flores de *A. kotschubeyanus* ocurrió alrededor de las 10:30 h cuando la temperatura ambiental comenzó a aumentar y disminuyó conforme se alcanzaron las máximas temperaturas (Figura 2.17).

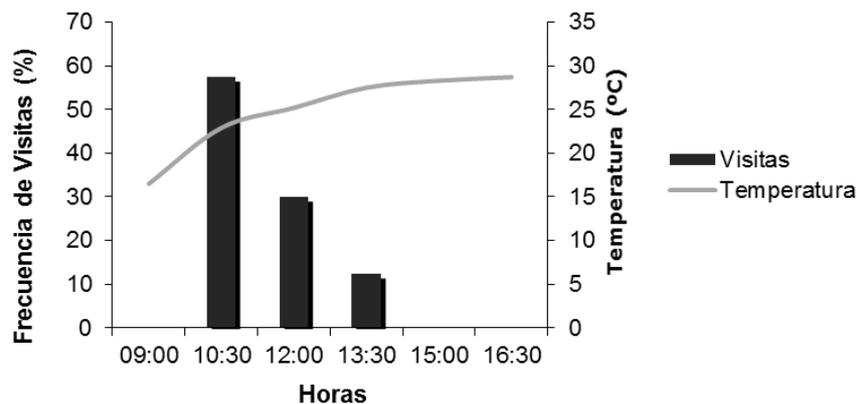


Figura 2.17. Frecuencia relativa de visitas a las flores de *A. kotschubeyanus* durante su antesis con respecto a la temperatura ambiental.

Se observaron tres morfos del Orden Hymenoptera (avispa), los cuales pueden estar actuando como polinizadores y dos morfos del Orden Diptera

(moscas) (Figura 2.18 y 2.19). El morfo 1 del Orden Hymenoptera corresponde a una hormiga roja (Figura 2.19; e) y es el que más frecuencias de visitas tiene durante todo el día, sin embargo este no es considerado como polinizador.

También se observaron ortópteros los cuales actúan como depredadores de las flores de *A. kotschoubeyanus* causando daño en todas las estructuras florales (Figura 2.20 y 2.21).

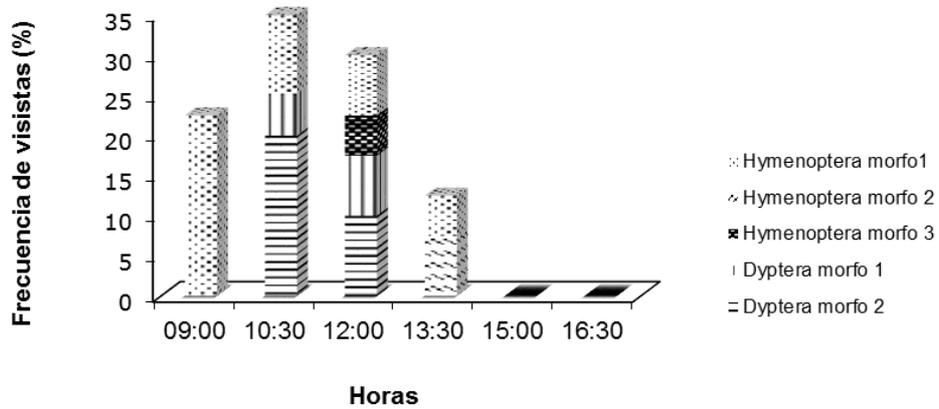


Figura 2.18. Frecuencias relativa de visitas de potenciales polinizadores a las flores de *A. kotschoubeyanus* durante la antesis.

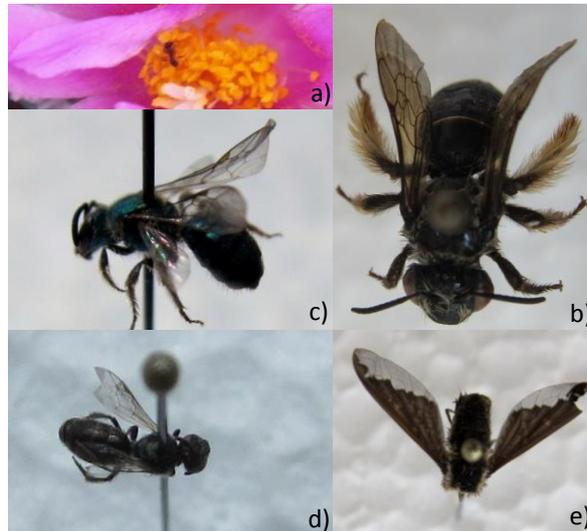


Figura 2.19. Visitantes florales de *A. kotschoubeyanus*; Orden Hymenoptera: a) morfo 1, b) morfo 2 y c) morfo 3 y Orden Dyptera d) morfo 1 y e) morfo 2.

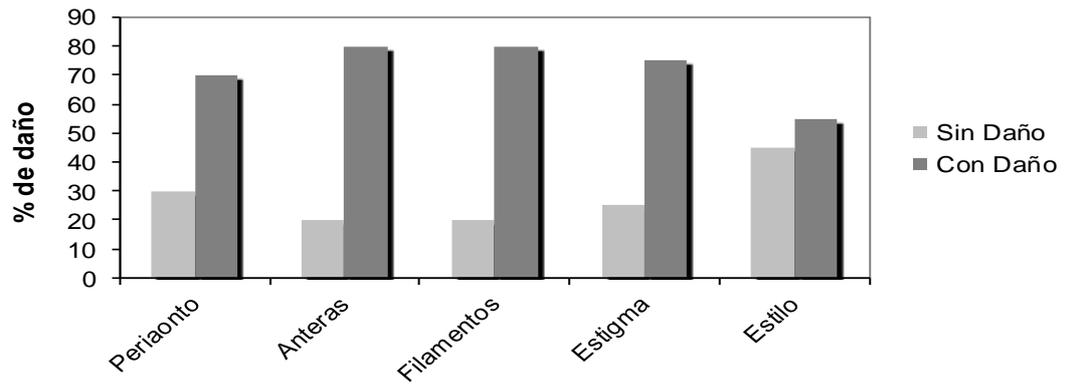


Figura 2.20. Porcentaje de daño en cada estructura de las flores de *A. kotschoubeyanus*.



Figura 2.21. Estructuras florales depredadas de *A. kotschoubeyanus*; a) botones; b) perianto; c) estambres, d) estigma y e) ortóptero causante del daño.

Morfometría floral

Las flores de *A. kotschoubeyanus* aparecen del centro de la axilas de los tubérculos más jóvenes, rodeadas por tricomas. Son acampanadas, de color magenta, miden 35.39 mm (± 0.97) de alto y 36.82mm (± 1.31) de apertura máxima del perianto, con ovario ínfero de hasta 3.01 (± 0.23) de diámetro polar (Tabla 2.5).

Tabla 2.5 Parámetros morfométricos de las flores de *A. kotschoubeyanus* en la población Barrio Don Lucas, San Miguel Tolimán.

Atributo Floral	Promedio (mm) ± E.E
Altura total	35.97±0.97
Diámetro del perianto *	36.82±1.31
Longitud del estilo	15.86±0.54
Longitud de los lóbulos del estigma	2.34±0.22
Número de lóbulos del estigma	4.50±0.20
Longitud de los estambres	15.53 ±0.43
Distancia entre los estambres y los lóbulos del estigma*	0.94 ±0.24
Numero de anteras	176 .40 ±11.26
Diámetro ecuatorial de la cámara ovárica	1.88 ±0.26
Diámetro polar de la cámara ovárica.	3.01 ±0.23
Número de óvulos.	35.30 ±1.80
Número de granos de polen*	65107.64 ±4157.30
Altura de la cámara nectarial.	1,01 ± 0,07
Peso de la semilla.	1.07 ±0.02

*= valores utilizados en el cálculo del índice de entre cruza de Cruden (OCI) y la relación polen/óvulo (P/O).

Sistema de apareamiento

El sistema de apareamiento de la especie de acuerdo a la estimación del OCI (=4) es de tipo **xenógamo obligado** (Tabla 2.6), lo que indica una necesidad de polinización cruzada para la formación de semillas.

Tabla 2.6. Índice de entrecruza (OCI) para *A. kotschoubeyanus*.

Parámetro	Evaluación	Valor asignado
Diámetro del perianto	> 6 mm	3
Separación espacial de los órganos sexuales	Hercogamia	1
Sincronía de las función masculina y femenina	Homogamia	0
Total		4

El número promedio de granos de polen/flor de *A. kotschoubeyanus* es de 65,107. 64 ($\pm 4,157.30EE$). Mientras que el número promedio de óvulos por flor es de 35.30 ($\pm 1.80EE$). La relación polen/óvulo fue de 1844:1 lo que corresponde al sistema de apareamiento **xenógamo obligado** (Tabla 2.6).

Sistema de cruza

En los tres tratamientos de polinización controlada se obtuvieron frutos, sin embargo solo en el control y en la entrecruza artificial se produjeron semillas, no encontrándose diferencias significativas ni en el “fruit-set”, ni el “seed-set” de estos tratamientos (Tabla 2.7). Estos resultados indican que su sistema de cruza es por **entrecruza**.

Tabla 2.7. Número de frutos producidos por tratamiento y promedio de semillas producidas por fruto.

Tratamiento	n	Frutos	Promedio de semillas	(fruit-set)	(seed-set)
Control	10	8	25.63	0.8	0.73
Entrecruza artificial	10	8	24.25	0.8	0.69
Autocruza natural	10	4	0	0.4	0

Germinación

No se obtuvo éxito en la germinación de las semillas mantenidas en obscuridad, lo que indica que la especie presenta fotoblastimo positivo.

Las semillas mantenidas en luz/obscuridad difirieron en sus tasas de germinación en relación con su edad. Las semillas más jóvenes, presentaron menor tasa de germinación (24% de germinación total) vs las semillas de más de un año (64%) ($X^2 = 66.66$, $P < 0.001$)(Figura 2.22). El tiempo medio de germinación (t_{50}) para las semillas de más de un año de edad fue de 8.6 días, mientras que para las de un año de edad fue de 12.5 días. No se observaron diferencias significativas para los días en los que se estabilizó la germinación (16 días en semillas de más de un año de edad y 18 días para las semillas de un año de edad).

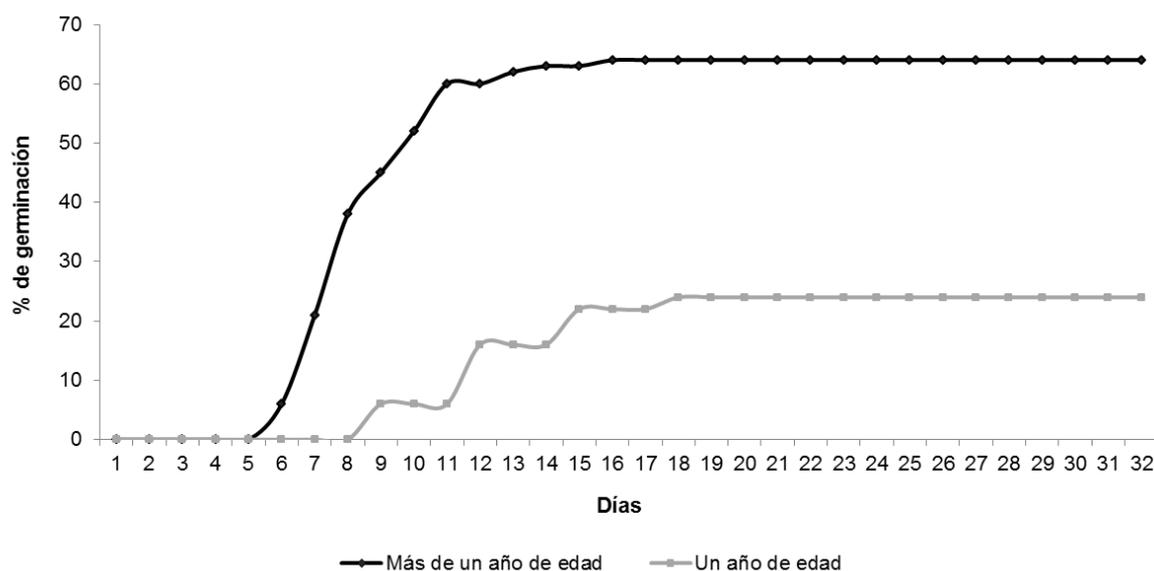


Figura 2.22. Germinación de las semillas a temperatura constante (25°C), de *A. kotschoubeyanus* de la población de Barrio Don Lucas.

2.5. DISCUSIÓN

2.5.1 Estructura y dinámica poblacional.

Uno de los procesos más críticos en el ciclo de vida de las cactáceas es el reclutamiento de nuevos individuos a la población, ya que la germinación de semillas y establecimiento de plántulas pueden ser muy bajos o no presentarse en años donde las condiciones ambientales son desfavorables (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003; Jiménez-Sierra *et al.*, 2007). Tal fue el caso para la población de *A. kotschobeyanus*, que para los dos años de observación el porcentaje de plántulas observado fue muy bajo (0.6%) comparado con el número de semillas y otras cactáceas de similar forma de vida

La clase más abundante para los dos años de observación fue la de A1 y A2.

La estructura observada es diferente significativamente de la estructura esperada en equilibrio (w) para ambos años de observación, lo cual nos indica que las tasas vitales no han sido constantes en los últimos años, y por lo tanto la población no presenta un crecimiento asintótico que asegure el crecimiento de la población (Díaz-Segura, 2013).

En cuanto a la dinámica poblacional, la categoría más importante fue la de Juveniles, esto contrasta con lo que se ha encontrado para otras cactáceas (Silvertown *et al.*, 1993; Rosas-Barrera y Mandujano, 2002; Godínez-Álvarez *et al.*, 2003; Méndez *et al.*, 2004; Valverde y Zavala-Hurtado, 2006; Mandujano *et al.*, 2007) donde los valores más altos corresponden a las categorías más grandes, lo cual puede deberse a que las regresiones juegan un papel muy importante en el ciclo de vida de *A. kotschobeyanus*, presentando regresiones desde A3 a Juveniles; así como también, el elevado porcentaje de mortalidad en las categorías de mayor tamaño. En lo que se refiere a la importancia

relativa de los procesos demográficos, se observa que la Permanencia es el proceso que más influye en el valor de lambda, seguido por las transiciones (Crecimiento y Regresiones) y por último la Fecundidad, lo cual concuerda con las estrategias de historias de vida de otras cactáceas (Godínez-Álvarez *et al.*, 1999; Silva, 1999; Contreras y Valverde, 2002; Rosas-Barrera y Mandujano, 2002; Godínez-Álvarez *et al.*, 2003; Valverde *et al.*, 2004; Valverde y Zavala-Hurtado, 2006; Avendaño-Calvo, 2007; Mandujano *et al.*, 2007; Matías-Palafox, 2007; Díaz-Segura, 2013), quedando de manifiesto la comparación de *A. kotschoubeyanus* con otras cactáceas en el triángulo demográfico de Silvertown *et al.* (1992) (Figura 2.23).

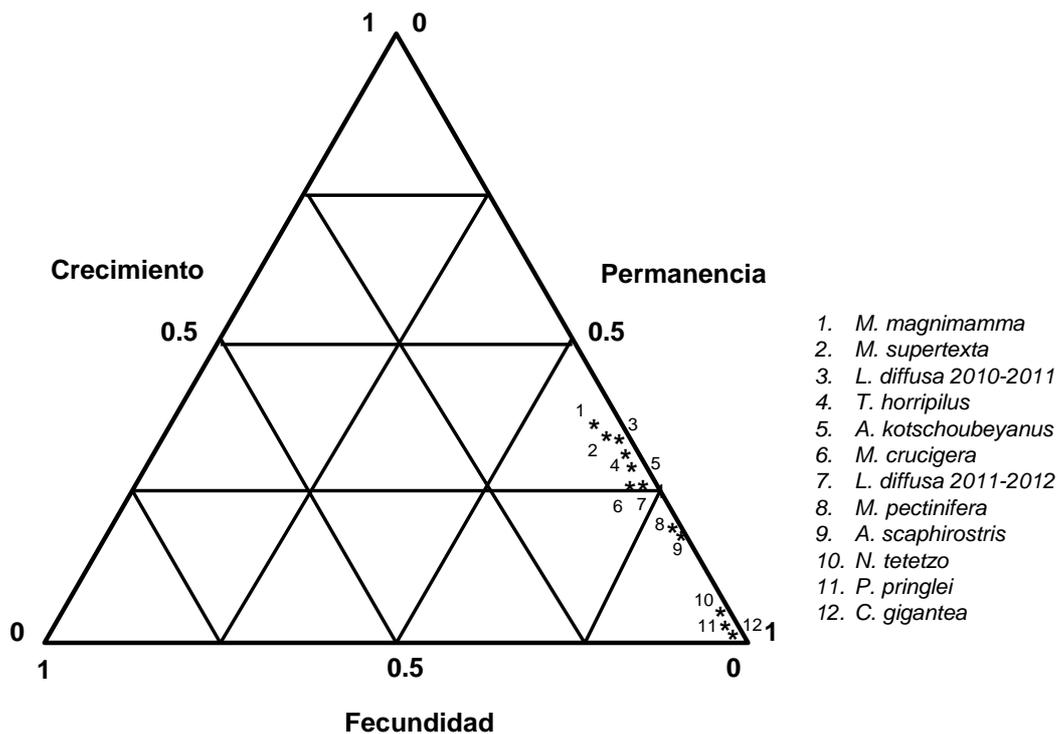


Figura 2.23. Triángulo demográfico de Silvertown *et al.* (1992) para *A. kotschoubeyanus* y otras cactáceas (Godínez-Álvarez *et al.*, 1999; Silva, 1999; Contreras y Valverde, 2002; Godínez-Álvarez *et al.*, 2003; Valverde *et al.*, 2004; Valverde y Zavala-Hurtado, 2006; Avendaño-Calvo, 2007; Mandujano *et al.*, 2007; Matías-Palafox, 2007; Díaz-Segura, 2013).

Las tasas de crecimiento poblacional observadas para los dos años de estudio fueron menores a la unidad, aunque no difirieron significativamente de ésta. Esto es similar a la mayoría de los estudios de dinámica poblacional de otras cactáceas, lo cual señala que la mayoría de las poblaciones de cactáceas estudiadas mediante el uso de modelos matriciales se encuentran en equilibrio (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003). Sin embargo, en el caso particular de esta población, de continuar la tendencia actual de bajo reclutamiento y alta mortalidad, se espera que la población no subsista más de 30 años.

La fecundidad no se incrementa con el tamaño de categoría, esto no concuerda con lo observado para *Ariocarpus scaphirostris* (Mandujano *et al.*, 2007) y otras cactáceas (Johnson, 1992; Schmalzel *et al.*, 1995; Godínez-Álvarez *et al.*, 1999; Mandujano *et al.*, 2001; Contreras y Valverde, 2002; Esparza-Olguín *et al.*, 2002; Godínez-Álvarez *et al.*, 2003; Días-Segura, 2013), lo cual puede ser explicado por el bajo número de A4 y por las regresiones constantemente observadas, así como por la alta mortalidad de las clases de A1, A2 y A3.

2.5.2. Biología floral

Las flores de *A. kotschoubeyanus* en la población de estudio vivieron de uno a dos días al igual que la mayoría de las flores de otras cactáceas (Mandujano *et al.* 2010). La producción de estructuras reproductoras por individuo, es de dos flores y raramente tres, lo cual coincide con lo reportado por Martínez-Peralta y Mandujano (2012) para la misma especie.

La floración fue otoñal, al igual que la floración de todas las especies del género *Ariocarpus* (Bravo- Hollis y Sánchez-Mejorada 1991b; Anderson 2001), sin embargo, se llegaron a observar flores en el mes de enero.

Sobresale la alta sincronización del evento de floración entre los individuos de la población. Esto es importante para el éxito reproductivo y la competencia de polinizadores. Sin embargo, hay flores que no pueden escapar a los herbívoros ya que un porcentaje importante de flores fueron depredadas, lo que hace disminuir la producción de frutos, la dispersión de semillas y el reclutamiento de plántulas (Krupnick *et al.*, 1999).

Los principales polinizadores fueren del orden himenóptera, sin embargo hacen falta estudios más detallados para determinar su importancia relativa.

El sistema de apareamiento en la población de *Ariocarpus kotschoubeyanus* es xenógamo obligado, por lo que las flores necesitan que vectores biológicos (abejas principalmente) depositen en sus estigmas polen con genotipo distinto al de ellas para lograr la fecundación (Cruden 1977). Este comportamiento es similar al observado para otra cactácea globosa, *Turbincarpus horripilus* (Matias-Palafox, 2007).

Tanto los datos de OCI como la proporción polen/óvulo; así como los experimentos de polinización controlados, indican un sistema de entrecruza, lográndose un alto éxito reproductivo en condiciones naturales (fruit-set = 0.8 y un seed set = 0.73).

Las bajas tasas de germinación observadas en el campo contrastan con las tasas de germinación observadas en el laboratorio, a su vez el hecho de que se logre mayor éxito de germinación con semillas de más de un año de edad, indican que estas necesitan de un tiempo de maduración, como ha sido

señalado en otras cactáceas y que coincide con el arresto de semillas entre los tubérculos de las plantas, antes de que sean liberadas las semillas al ambiente. Los resultados nos permiten sugerir que esta especie forma banco de semillas aéreo. En algunas especies del género *Mammillaria* también se ha encontrado banco de semillas aéreo pero es porque tienen serotinia, fenómeno caracterizado porque los frutos permanecen secos y cerrados en la misma planta madre (Rodríguez-Ortega *et al.*, 2006; Peters *et al.*, 2009, 2011; Santini y Martorell, 2013).

2.6. CONCLUSIONES

1. La estructura observada difiere de la estructura estable, presentándose un alto número de A 1, A2 y A3 y un bajo número de Juveniles de acuerdo a lo esperado.
2. La tasa finita de crecimiento poblacional no difirió significativamente del equilibrio.
3. El alto porcentaje de individuos desaparecidos es la principal causa de mortalidad en la población.
4. Las elasticidades muestran que el proceso demográfico con la contribución relativa mayor a la lambda es la permanencia seguida por el crecimiento y por último la fecundidad. La categoría de tamaño con mayor sensibilidad de lambda es la categoría de Juveniles.
5. La ubicación de la especie dentro del triángulo demográfico de Silvertown *et al.* (1992) indica una historia de vida similar al de otras cactáceas globosas.
6. La floración es otoñal y sincrónica. La especie es autoincompatible por lo que requiere de polinización cruzada y los himenópteros parecen ser los polinizadores principales.
7. Las semillas son fotoblasticas positivas y el porcentaje de germinación tiende a aumentar con el tiempo, esto sugiere que las semillas de esta especie pueden formar bancos de semillas aéreo, ya que algunas semillas se quedan secuestradas en las axilas de los tubérculos.

2.7. BIBLIOGRAFÍA

- Allee W. C., A. E. Emerson, O. Park, T. Park y K.P. Schmidt. 1949. Principles of animal ecology. Philadelphia: W. V. Saunders.
- Álvarez-Buylla E.R. y Slatkin M. 1991. Finding confidence intervals of population growth rates. *Trends in Ecology & Evolution*. **6**:221-224.
- Anderson E.F. 2001. *The Cactus Family*. Timber Press, Portland.
- Augspurger CK. 1983. Phenology, flowering synchrony, and fruit set of six neotropical shrubs. *Biotropica* 15: 257–267.
- Avendaño-Calvo T. de J. 2007. *Dinámica poblacional de Mammillaria supertexta* Mart. ex Pfeiff. en el valle de Cuicatlán, Oaxaca, México. Tesis de Maestría en ciencias. Centro interdisciplinario de investigación para el desarrollo integral regional. Instituto Politécnico Nacional. Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca, México.
- Begon M., J. L. Harper y C. R. Townsend. 1999. *Ecología: individuos, poblaciones, comunidades*. 3ª ed. Omega. Barcelona, España. 886 pp.
- Bravo-Hollis H. y H. Sánchez-Mejorada. 1991a. Las cactáceas de México. Vol. II. Universidad Autónoma de México. México, D.F.
- Bravo-Hollis H. y H. Sánchez-Mejorada. 1991b. Las cactáceas de México. Vol. III. Universidad Autónoma de México. México, D.F.
- Brigham, C. A. y D.M. Thomson. 2003. Approaches to Modelling Population Viability in Plants., An Overview. In: Brigham, C. A. y M. W., Schwartz (Eds). Population Viability in Plants. *Ecological Studies*. 165:145-171.
- Caswell H. 1989. *Matrix population models: construction, analysis and interpretation*. Sinauer, Sunderland, MA. U. S. A. 328 pp.
- Caswell H. 2001. *Matrix population models. Construction, analysis, and interpretation*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA.

- 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.
- Crouse D. T., L. B. Crowder y H. Caswell. 1987. A stage-based population model for loggerhead sea turtles and implications for conservation. *Ecology*. **68**: 1412-1423.
- Cruden R. W. 1977. Pollen/ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* **31**:32-46.
- Cruden R. W., S. M. Hermann & S. Peterson. 1983. Patterns of nectar production and plant-pollinator coevolution. En : The biology of nectaries. Bentley B. y T. Elias (eds.). Columbia. University Press. New York.
- Díaz-Segura O. 2013. Dinámica Poblacional de *Lophophora diffusa* "Peyote" (Cactaceae) en una localidad del estado de Querétaro. Tesis de Maestría en Biología. Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa. México D.F. México.
- Esparza-Olguín L., T. Valverde y E. Vilchis-Anaya. 2002. Demographic analysis of a rare columnar cactus (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacán Valley, México. *Biological Conservation*. **103**: 349-359.
- Flores J., A. Arredondo y E. Jurado. 2005. Comparative seed germination in species of *Turbinicarpus*: An endangered cacti genus. *Natural Areas Journal* **25**: 183-187.
- Franco M. 1990. Ecología de poblaciones. *Ciencias*. **4**: 4-9.
- Godínez-Álvarez H., A. Valiente-Banuet y L. Valiente B. 1999. Biotic interactions and the population dynamics of the long-lived columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo* in the Tehuacán Valley, México. *Canadian Journal of Botany*. **77**: 203-208.
- Godínez-Álvarez H., T. Valverde y P. Ortega-Baes. 2003. Demographic trends in the Cactaceae. *The Botanical Review*. **69** (2): 173-203.

- Gotelli N. J. 1995. *A primer of Ecology*. Sinauer associates Inc. Sunderland, Massachusetts. U. S. A. 206 pp.
- Harda Y., S. Kawano y Y. Iwasa. 1997. Probability of clonal identity: inferring the relative success of sexual versus clonal reproduction from spatial genetic patterns. *Journal of Ecology*. **85**: 591-600.
- Hood G. M. 2010. Poptools. version 3.2.5. Available on the internet. URL <http://www.poptools.org>.
- Jiménez-Sierra C. L. 2008. Estudios sobre la biología y demografía de *Echinocactus platyacanthus* Link et Otto, en Zapotitlán de las Salinas, Puebla. Tesis de Doctorado en Ciencias (Biología). Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). México, D. F. México.
- Jiménez-Sierra C. y R. Torres-Orozco B. 2003. Estado actual de las poblaciones de la biznaga dulce *Echinocactus platyacanthus* (Cactaceae) en el SE de Puebla. *Contactos*. **47**: 28-34.
- Jiménez-Sierra C., M. C. Mandujano y L. E. Eguiarte. 2007. Are populations of the Candy barrel cactus (*Echinocactus platyacanthus*) in the desert of Tehuacan, Mexico at risk? Population projection matrix and life table response analysis. *Biological Conservation*. **135**: 278-292.
- Johnson R. A. 1992. Pollination and reproductive ecology of Acuña cactus, *Echinomastus erectocentrus* var. *acunensis* (Cactaceae). *International Journal of Plant Sciences*. **153**: 400-408.
- Krupnick, G. A., A. E. Weis, y D.E. Campbell. 1999. The consequences of floral herbivory for pollinator service to *Isomeris arborea*. *Ecology* 80: 125-134.
- Lefkovich L. P. 1965. The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics*. **21**: 1-18.
- Leslie P. H. 1945. On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika*. **35**: 213-245.

- Mandujano M. C., C. Montaña, M. Franco, J. Golubov y A. Flores-Martínez. 2001. Integration of demographic annual variability in a clonal desert cactus. *Ecology*. **82**: 344-359.
- Mandujano M. C. 2007. La clonalidad y sus efectos en la biología de poblaciones. En L. E. Eguiarte, V. Souza y X. Aguirre (comps.). *Ecología molecular*. Secretaria de Medio Ambiente y Recursos Naturales. Instituto Nacional de Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. 592pp.
- 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** (7): 1035-1044.
- Mandujano M.C., I. Carrillo-Angeles, C. Martínez-Peralta y J. Golubov. 2010. *Reproductive biology of Cactaceae*. In Ramawat KG, ed. Desert Plants -Biology and Biotechnology. Springer. Chapter 10. PP. 197-230.
- Marquis RJ. 1988. Phenological variation in the Neotropical understory shrub *Piper arieianum*: causes and consequences. *Ecology* 69: 1552–1565.
- Martínez-Peralta C. y M. C. Mandujano. 2012. Biología de la polinización y fenología reproductiva del genero *Ariocarpus* Scheidweidweiler (Cactaceae). *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. **57** (4): 114-127.
- Matías-Palafox M. L. 2007. *Estructura poblacional y biología reproductiva de Turbinicarpus horripilus (Lem.) Vác. John & Riha (Cactaceae)*. Tesis de Maestría en Biología. Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa. México, D. F. México.
- Méndez M., R. Durán e I. Olmsted. 2004. Population dynamics of *Pterocereus gaumeri*, a rare and endemic columnar cactus of México. *Biotropica*. **36** (4): 492-504.

- Michalski S. G. y W. Durka. 2007. Synchronous Pulsed Flowering: Analysis of the Flowering Phenology in *Juncus* (Juncaceae). *Annals of Botany* **100**: 1271–1285.
- Nassar J. M. y N. Ramírez. 2004. Reproductive biology of the melon cactus. *Melocactus curvispinus* (Cactaceae). *Plant Systematics and Evolution*. **248**: 31-44.
- Peters E. M., Martorell C., y Ezcurra E. 2009. The adaptive value of cued seed dispersal in desert plants: Seed retention and release in *Mammillaria pectinifera* (Cactaceae), a small globose cactus. *American Journal of Botany*. 96: 537-541.
- Peters E. M., Martorell C. y Ezcurra E. 2011. The effects of serotiny and rainfall-cued dispersal on fitness: bet-hedging in the threatened cactus *Mammillaria pectinifera*. *Population Ecology*. 53: 383-392.
- Pianka E. R. 2011. *Evolutionary Ecology*. 7ª ed. E-book. 512 pp.
- Piña R.H.H. 2007. *Biología reproductiva de Opuntia microdasys* (Lehm) Pfeiffer en el Desierto Chihuahuense. Tesis de Doctorado. Instituto de Ecología AC.
- Plasencia-López L. 2003. *Biología reproductiva de Opuntia bradtiana* (Cactaceae) en Cuatro Ciénegas, Coahuila, México. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Richards A. J. 1986. *Plant breeding systems*. George Allen and Unwin, London.
- Rodríguez-Ortega C., Franco M. y Mandujano M. C. 2006. Serotiny and seed germination in three threatened species of *Mammillaria* (Cactaceae). *Basic and Applied Ecology*. **7**: 533-544.
- Rojas-Aréchiga M. 1995. Estudios sobre la germinación de cactáceas del Valle de Zapotitlan de las Salinas, Puebla. Tesis de Maestría en Ciencias (Biología) UNAM. Facultad de Ciencias. México D.F.
- Rojas-Aréchiga M. y C. Vázquez-Yanes. 2000. Cactus seed germination: a Review. *Journal of Arid Environments* **44**: 85-104.

- Rosas-Barrera M. D. y M. C. Mandujano. 2002. La diversidad de historias de vida de Cactáceas, aproximación por el triángulo demográfico. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. **47** (2): 33-41.
- Santini B. A., y Martorell C. 2013. Does retained-seed priming drive the evolution of serotiny in drylands? An assessment using the cactus *Mammillaria hernandezii*. *American Journal of Botany* 100: 365-373.
- Schmalzel R. J., F. W. Reichenbacher y S. Rutman. 1995. Demographic study of the rare *Coryphantha robbinsorum* (Cactaceae) in southeastern Arizona. *Madroño*. **42**: 332-348.
- Schmitt J., J. Eccleston y D. W. Ehrhardt. 1987. Density-dependent flowering phenology, outcrossing, and reproduction in *Impatiens capensis*. *Oecologia*. **72** (3): 341-347.
- Silva P. C. R. 1999. *Demografía comparativa de Pachycereus pringlei en dos unidades geomórficas contrastantes del paisaje en Baja California Sur, México*. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Silvertown J., M. Franco y K. McConway. 1992. A demographic interpretation of Grime's triangle. *Functional Ecology*. **6** (2): 130-136.
- Silvertown J., M. Franco, I. Pisanty 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.
- Valverde T., S. Quijas, M. López-Villavicencio y S. Castillo. 2004. Population dynamics of *Mammillaria magnimamma* Haworth. (Cactaceae) in a lava-field in central Mexico. *Plant Ecology*. **170**: 167–184.
- Valverde P. L. y J. A. Zavala-Hurtado. 2006. Assessing the ecological status of *Mammillaria pectinifera* Weber (Cactaceae), a rare and threatened species endemic to the Tehuacán-Cuicatlán Region in Central Mexico. *Journal of arid environments*. **64**: 193-208.

Waser N. M. 1993. *Sex, mating systems, inbreeding and outbreeding*. In N. W. Thornhill (ed.), *The natural history of inbreeding and outbreeding*, 1-13. The University of Chicago Press, Chicago, USA.

Wyatt, R. 1983. *Pollinator-plant interactions and the evolution of breeding systems*. In Real L. (ed.), *Pollination biology*, 51-95. Academic Press, Orlando, USA.

IX. CONCLUSIONES GENERALES

Las características de Historia de la población de *Ariocarpus kotschoubeyanus* en la localidad Barrio Don Lucas, San Miguel Tolimán señalan:

a) Una densidad poblacional baja (0.03 ind/m^2), con una distribución espacial agregada y prefiriendo parches sin vegetación. La $ETR_{\text{máx}}$ no difirió estadísticamente entre plantas bajo sombra de nodrizas y plantas en espacios abiertos, lo que confirma los resultados de que *A. kotschoubeyanus* no requiere de la protección de plantas nodrizas

b) La estructura difiere de la estructura estable. Presentándose un alto número de A 1, A2 y A3 y un bajo número de Juveniles de acuerdo a lo esperado.

c) En lo que se refiere a la dinámica poblacional: la tasa finita de crecimiento poblacional para los dos años de estudio no difirió significativamente del equilibrio. Sin embargo, se observaron un alto porcentaje de individuos desaparecidos, siendo esta la principal causa de mortalidad en la población.

La permanencia es el proceso demográfico al que λ es más sensible seguida por el crecimiento y por último la fecundidad. La categoría de tamaño con mayor sensibilidad de λ es la categoría de Juveniles. La ubicación de la especie dentro del triángulo demográfico de Silvertown (*et al.*, 1992) indica una historia de vida similar a la de otras cactáceas globosas.

b) En lo que respecta a la biología reproductiva: La floración es otoñal y altamente sincrónica. La especie es autoincompatible, los himenópteros parecen ser los polinizadores principales y las flores sufren un porcentaje alto depredación por ortópteros.

Aunque la población esté en equilibrio actualmente, debemos tomar en cuenta que la extracción ilegal de los individuos, la baja densidad, las bajas tasas de reclutamiento, y la variación de las condiciones ambientales pueden poner en riesgo la persistencia de la especie.

A demás que, el hábitat donde se localiza la población de estudio se encuentra amenazado por la perturbación humana, el cambio de uso de suelo y la fragmentación de los mismos, por lo que se requieren de planes integrales de conservación que incluyan a las autoridades, investigadores y pobladores que son los herederos de este recurso.

X. BIBLIOGRAFÍA DE INTRODUCCIÓN

- Allendorf F.W., G. Luikart y Aitken N. S. 2008. Conservation and the Genetics of Populations. Wiley-Blackwell. Oxford, UK.
- Becerra, R. 2000. *Las cactáceas, plantas amenazadas por su belleza*. CONABIO. Biodiversitas 32: 1-5.
- Bravo-Hollis H. y H. Sánchez-Mejorada. 1991a. Las cactáceas de México. Vol. II. Universidad Autónoma de México. México, D.F.
- Gonzales-Medrano F. 2012. Las zonas áridas y semiáridas de México y su vegetación. Instituto Nacional de Ecología (INE-SEMARNAT). México D.F.
- Guzmán U., S. Arias M. y P. Dávila. 2003. Catálogo de cactáceas. UNAM, CONABIO. México, D.F.
- Hernández M. H. & Godínez A. H. 1994. Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. *Acta botánica Mexicana*. 26: 33-52.
- Hernández O. J., Chávez M. R & Sánchez M. E. 2007. Factores de riesgo en las Cactáceas amenazadas de una región semiárida en el sur del desierto Chihuahuense, México. *Interciencia* 32 (011) 728-734.
- Jiménez-Sierra C. L. y J. Reyes, S. 2003. Las cactáceas de la Barranca de Metztitlán. En M. A. Armella V., L. Yáñez L. y E. Sandoval P. (Eds): Metztitlán: Lugar de la luna y de las maravillas. Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa. México, D.F.
- Mandujano M., Gulovob J. & Reyes J. 2002. Lo que usted siempre quiso saber sobre las cactáceas y nunca se atrevió a preguntar. CONABIO. Biodiversitas 40: 4-7.
- Martínez-Peralta C. y M. C. Mandujano. 2012. Biología de la polinización y fenología reproductiva del genero *Ariocarpus* Scheidweidweiler (Cactaceae). *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. 57 (4): 114-127.
- Mata R.M. 2009. Cultivo de tejidos vegetales. En CONABIO. Capital Natural de México, vol. II: Estado de conservación y tendencia al cambio. México, D.F. pp.

530.

Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010-Protección ambiental- especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio. Lista de especies en riesgo. Diario oficial de la federación 30 de diciembre del 2010.

Rodríguez G. R., M. E. Morales, Verde S M.J., Oranday C.A., C. Rivas, Núñez G.M.A., G. M. González., Jaime Fco y Treviño N. 2010. Actividad antibacteriana y antifúngica de las especies *Ariocarpus kotschoubeyanus* (Lemaire) y *Ariocarpus retusus* (Scheidweiler) (Cactacea. *Revista Mexicana de Ciencias Farmacéuticas*. 41(1) 55-59.

Rzedowski J. 1981. Vegetación de México. Primera edición. Ed. Limusa, S.A de C.V, grupo Noriega editores pp. 263- 267, 311- 313.

Scheinvar L. 2004. Flora Cactológica del estado de Querétaro: Diversidad y riqueza. Fondo de Cultura Económica., México, D. F.

Stearns, S.C. 1980. A new view of life-history evolution. *Oikos* 35: 266-281.

Stearns, S. C. 1992. The evolution of life histories. Oxford University Press. Oxford, Reino Unido.