



Casa abierta al tiempo

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

UNIDAD IZTAPALAPA

**DINÁMICA POBLACIONAL DE *Lophophora diffusa* “PEYOTE”
(Cactaceae) EN UNA LOCALIDAD DEL ESTADO DE QUERÉTARO**

TESIS

Que para obtener el grado de

Maestro en Biología

P R E S E N T A

BIÓL. OMAR DÍAZ SEGURA

Directora: Dra. Cecilia Leonor Jiménez Sierra

Asesores: Dra. Ma. del Carmen Mandujano Sánchez

Dr. Alejandro Casas Fernández

México D.F. a 13 de septiembre de 2013

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. OMAR DÍAZ SEGURA

El día 13 de septiembre del año 2013

Comité Tutorial y Jurado

Directora: Dra. Cecilia Leonor Jiménez Sierra

Asesor: Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez

Sinodal: Dr. Jordan Kyril Golubov Figueroa

Sinodal: Dr. Joel David Flores Rivas

Sinodal: M. en C. Fernando Vite González

DEDICATORIA

A Dios. Por dejarme llegar a estas instancias de la vida, porque a pesar de los momentos buenos y malos nunca me has abandonado y siempre me has guiado por el camino del bien y por siempre escuchar mis plegarias.

A Mis abuelos y padres Francisca Fernández Fernández y Francisco Segura Román por haberme educado y formado. Porque este logro es la cosecha de tantos sacrificios y enseñanzas que me brindaron.

A mis padres María del Rosario Segura Fernández y Marvín Díaz Segura, porque a pesar de la distancia siempre me han apoyado y me han aconsejado para ser un hombre de bien.

A mis tías-hermanas María Manuela Segura Fernández y Socorro Leticia Segura Fernández por su apoyo incondicional, porque siempre han estado a mi lado en todos los momentos de mi vida y por todo el cariño que hay entre nosotros.

A mi hermano Marvín Díaz Segura Jr. y a mis primos Francisco Gael Segura Fernández y Samantha Valencia Segura por todos los buenos momentos que hemos pasado juntos y por todo el cariño que nos tenemos y que nos unirá siempre.

A mi esposa Ma. Loraine Matías Palafox, a ti ¡amorettoooo! gracias porque siempre me has dado tu apoyo incondicional para poder realizar todos mis sueños, porque siempre has estado junto a mí en los momentos malos y buenos y por todo el amor que nos tenemos. ¡TE AMO!

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), por la beca otorgada para la realización de mi proyecto de tesis de Maestría.

A la Dra. Cecilia Leonor Jiménez Sierra por haber aceptado dirigir este trabajo, por la confianza y el apoyo brindado para la realización del mismo, por todas sus valiosas enseñanzas, por su gran entusiasmo y por haber sido mi consejera y guía durante estos años, ¡Gracias por siempre Maestra Ceci!

A la Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez por aceptar ser asesora de este trabajo y por las aportaciones hechas al mismo, por su enseñanza, por sus observaciones, comentarios y correcciones muy acertadas y oportunas.

Al Dr. Alejandro Casas Fernández por haber aceptado ser asesor de esta tesis, por sus apropiadas observaciones y comentarios.

A los Doctores Jordan K. Golubov Figueroa, Joel D. Flores Rivas y al M. en C. Fernando Vite González por haber aceptado ser sinodales y brindar sus valiosas aportaciones para la mejora de este trabajo.

A los Doctores Alejandro Zavala Hurtado y Abel Senties Granados por su apoyo constante e incondicional como coordinadores de la Maestría en Biología de la Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa.

Al Doctor Miguel Ángel Armella Villalpando coordinador actual de la Maestría en Biología por todo el apoyo y las facilidades brindadas para la culminación de mis estudios.

A la Maestría en Biología de la Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa por los apoyos y financiamientos otorgados que contribuyeron a mi formación como Maestro en Biología.

Al Jardín Botánico Regional de Cadereyta Querétaro “Ing. Manuel Gonzales de Cosío”, en especial al Ing. Emiliano Sánchez Martínez por la información brindada para facilitar la búsqueda de las poblaciones de peyote en el desierto queretano-hidalguense.

A la Bióloga Ruth Chávez y al Ingeniero Armando Bayona por toda la amabilidad brindada, por su gran disposición y apoyo en las inferencias realizadas durante mi trabajo en campo.

A mis compañeros y amigos de generación, Aldanelly Galicia, Dafne Gri Zárate, Kinberly Monserrat Barrios y Mario Alejandro Muñoz por compartir en estos dos años de maestría sus conocimientos, experiencias, alegrías, momentos de estrés y de convivencia, Gracias.

A mis amigos y compañeros de laboratorio, Aldanelly Galicia, Christian Galicia, Erasmo Vázquez, Erika Arroyo, Fermín Díaz, Gabriel Arroyo, Gabriel Tovar, Isabel Castro, Javier Cruz, Jesus Reyes, Kinberly Barrios, Leticia Camacho, Loraine Matías, quienes en distintas ocasiones me ayudaron en el trabajo de campo.

A Erasmo, Erika y Loraine con quienes durante más de un año, cada mes compartí horas y horas de viaje en los que pasé momentos valiosos alimentados de pláticas apasionadas de diversos temas, la apreciación de paisajes maravillosos, muchas alegrías, algunas angustias y preocupaciones y un par de desgracias, para ustedes un agradecimiento especial por ser mi apoyo y compañía.

CONTENIDO

I. RESUMEN.....	16
II. ABSTRACT.....	17
III. INTRODUCCIÓN GENERAL.....	18
- México un país mega diverso.....	18
- Importancia de la familia Cactaceae.....	19
- Características del género <i>Lophophora</i> (Coulter).....	23
- Especie de estudio: <i>Lophophora diffusa</i> (Croizat) Bravo.....	28
IV. ANTECEDENTES.....	31
V. JUSTIFICACIÓN.....	34
VI. ÁREA DE ESTUDIO.....	35
VII. HIPÓTESIS.....	37
VIII. OBJETIVOS.....	37
IX. CAPITULO 1. DENSIDAD, DISTRIBUCIÓN INTRAPOBLACIONAL Y NODRICISMO EN <i>Lophophora diffusa</i>.....	39
1.1. RESUMEN.....	39
1.2. INTRODUCCIÓN.....	40
1.3. OBJETIVOS.....	44

1.4. MÉTODO.....	45
1.4.1. Área de estudio.....	45
1.4.2. Densidad y patrón de distribución intrapoblacional de <i>L. diffusa</i>	46
1.4.3. Preferencias por microambientes: parches con vegetación vs lugares abiertos.....	48
1.4.4. Preferencias por especies nodrizas.....	49
1.4.5. Orientación preferencial de los peyotes con relación a sus nodrizas.....	49
1.5. RESULTADOS.....	51
1.5.1. Densidad y patrón de distribución intrapoblacional de <i>L. diffusa</i>	51
1.5.2. Preferencias por microambientes: parches con vegetación vs lugares abiertos.....	53
1.5.3. Preferencias por especies nodrizas.....	54
1.5.4. Orientación preferencial de los peyotes con relación a sus nodrizas.....	54
1.6. DISCUSIÓN.....	57
1.7. CONCLUSIONES.....	61
1.8. BIBLIOGRAFÍA.....	62

X. CAPITULO 2. DINÁMICA POBLACIONAL Y CARACTERÍSTICAS

REPRODUCTIVAS DE <i>Lophophora diffusa</i>.....	68
2.1. RESUMEN.....	68
2.2. INTRODUCCIÓN.....	69
2.2.1. Características reproductivas.....	69
2.2.2. Demografía.....	72
2.2.3. Modelos matriciales.....	73
2.2.4. Tasa de finita de crecimiento poblacional (λ), estructura estable por categorías (w) y valor reproductivo (v).....	76
2.2.5. Análisis de sensibilidad y elasticidad.....	78
2.3. OBJETIVOS.....	82
2.4. MÉTODO.....	83
2.4.1. Características reproductivas.....	83
2.4.1.1. Fenología.....	83
2.4.1.2. Comportamiento floral.....	83
2.4.1.3. Sistema de cruza.....	84
2.4.2. Estructura y dinámica poblacional.....	84

2.5. RESULTADOS.....	90
2.5.1. Características reproductivas.....	90
2.5.1.1. Fenología.....	90
2.5.1.2. Comportamiento floral.....	92
2.5.1.3. Sistema de cruza.....	94
2.5.2. Estructura y dinámica poblacional.....	95
2.5.2.1. Estructura de tamaños.....	101
2.5.2.2. Valor reproductivo.....	102
2.5.2.3. Mortalidad.....	103
2.5.2.4. Análisis de elasticidad.....	104
2.6. DISCUSIÓN.....	109
2.6.1. Características reproductivas.....	109
2.6.2. Estructura poblacional.....	111
2.6.3. Dinámica poblacional.....	112
2.6.4. Mortalidad.....	113
2.6.5. Estructura estable de tamaños.....	114
2.6.6. Valor reproductivo.....	115

2.6.7. Elasticidad.....	115
2.7. CONCLUSIONES.....	118
2.8. BIBLIOGRAFÍA.....	119
XI. CAPITULO 3: EVALUACIÓN DEL RIESGO DE EXTINCIÓN DE LAS POBLACIONES DE <i>Lophophora diffusa</i> (CROIZAT) BRAVO “PEYOTE” (CACTACEAE) ENDÉMICA DEL ESTADO DE QUERÉTARO, MÉXICO.....	129
XII. CONCLUSIONES GENERALES.....	149
XIII. BIBLIOGRAFÍA DE INTRODUCCIÓN.....	151

ÍNDICE DE TABLAS

1.1.	Densidad poblacional de <i>Lophophora diffusa</i> en el sitio “Ermita”.....	51
1.2.	Distribución poblacional de <i>Lophophora diffusa</i> por parcela en el sitio de estudio “Ermita”	52
1.3.	Distribución de los individuos de <i>Lophophora diffusa</i> con relación al tipo de microhábitat.....	52
1.4.	Distribución de los peyotes por categoría de tamaño bajo dosel.....	53
1.5.	Especies a las que se asocia <i>L. diffusa</i> en el sitio “Ermita”	55
1.6.	Preferencias de orientación bajo el dosel de plantas nodriza por los Individuos de <i>L. diffusa</i>	56
2.1.	Categorías de tamaño con base en las áreas o coberturas de <i>L. diffusa</i>	88
2.2.	Resultados de los experimentos de polinización.....	95
2.3.	Características morfométricas de los individuos de <i>L. diffusa</i> en la población “Ermita”	96
2.4.	Matrices de proyección poblacional anuales y promedio de <i>L. diffusa</i>	99
2.5.	Matrices de elasticidad 2010-2011y 2011-2012.....	108

ÍNDICE DE FIGURAS

1.	Nombre y configuración química de alcaloides conocidos como fenetilaminas encontrados en el género <i>Lophophora</i>	25
2.	Nombre y configuración química de alcaloides conocidos como isoquinolinas encontrados en el género <i>Lophophora</i>	25
3.	Ejemplares de <i>Lophophora diffusa</i> (Croizat) Bravo.....	29
4.	Localización del sitio “Ermita” y otros sitios donde se han reportado poblaciones de <i>L. diffusa</i>	36
1.1.	Esquema en el cual se muestran los cuadrantes considerados (90°c/u) para cada orientación azimutal bajo el dosel de las plantas nodrizas.....	50
2.1.	Sitio de estudio “Ermita”, Cadereyta, Qro.....	85
2.2.	Individuo cespitoso de <i>Lophophora diffusa</i> el cual fue etiquetado para su seguimiento a través del tiempo.....	86
2.3.	Individuo cespitoso de <i>L. diffusa</i>	87
2.4.	Fenología floral de <i>L. diffusa</i> y temperatura media mensual del sitio “Ermita” para el año 2010-2011.....	90
2.5.	Fenología floral de <i>L. diffusa</i> y precipitación media mensual del sitio “Ermita” para el año 2010-2011.....	91
2.6.	Fenología reproductiva de <i>L. diffusa</i>	91
2.7.	Comportamiento de la flor de <i>L. diffusa</i>	92
2.8.	Comportamiento de las estructuras florales y frecuencia de la visita de insectos a lo largo del día.....	93

2.9. Visitantes florales de <i>L. diffusa</i> en la población “Ermita”.....	94
2.10. Estructura poblacional observada (%) en los tres años de estudio.....	97
2.11. Ciclo de vida promedio de <i>Lophophora diffusa</i>	98
2.12. Estructura poblacional observada (EO) y estructura estable calculada (EE) para <i>L. diffusa</i> en el año 2011.....	101
2.13. Estructura poblacional observada (EO) y estructura estable calculada (EE) para <i>L. diffusa</i> en el año 2012.....	102
2.14. Valores reproductivos de <i>L.diffusa</i> por categorías de tamaño para ambos periodos de estudio (2010-2011 y 2011-2012).....	103
2.15. Porcentaje de mortalidad por categoría de tamaño para la especie <i>L. diffusa</i> durante los dos años de estudio (2010-2011 y 2011-2012) en el sitio “Ermita”.....	104
2.16. Valores de elasticidad (%) por categoría de tamaño para la especie <i>L. diffusa</i> durante los dos años de estudio (2010-2011 y 2011-2012) en el sitio “Ermita”.....	105
2.17. Valores de elasticidad (%) por proceso demográfico para la especie <i>L. diffusa</i> durante los dos años de estudio (2010-2011 y 2011-2012) en el sitio “Ermita”.....	106
2.18. Triangulo demográfico de Silvertown <i>et al.</i> , (1992) para distintas especies de cactáceas.....	117

I. RESUMEN

El peyote queretano, *Lophophora diffusa* (Croizat) Bravo, es una especie amenazada y micoendémica del semidesierto Queretano. Se presentan los datos de la población “Ermita” (Cadereyta de Montes, Qro.) estudiada durante dos años, así como la evaluación del estado de riesgo de la especie (MER). La densidad poblacional fue de 0.03 ind/m², mientras que la densidad en las parcelas de estudio fue de 0.78 ind/m². Los individuos presentaron una distribución espacial agregada y una asociación positiva con *Larrea tridentata* y *Bursera fagaroides*. Esta preferencia se manifestó en todos los intervalos de tamaño, mostrando una preferencia por la ubicación hacia el Este de estas plantas. La floración presentó dos picos anuales. La especie es autoincompatible y los principales visitantes florales fueron himenópteros. La población (N=380 individuos) estructurada por coberturas muestra escasez de plántulas y adultos 3 y 4. Las tasas finitas de crecimiento poblacional (λ), calculadas a través de matrices de transición de Lefkovitch fueron de 0.79 (± 0.10) y de 0.98 (± 0.12), para el primer y segundo año, respectivamente. La lambda promedio indica una disminución del 11% anual. La permanencia fue el proceso demográfico más importante y los adultos de la categoría A2 tuvieron especial relevancia en la dinámica poblacional. La ubicación de la especie dentro del triángulo demográfico de Silvertown es similar al de otras cactáceas globosas. Se confirmó la desaparición de la mitad de las poblaciones conocidas (N=10) y la aplicación del MER-Plantas (NOM-059-SEMARNAT-2010) utilizando la información de este estudio, llevó a la propuesta de cambiar la categoría de riesgo asignada, de especie amenazada (A) a especie en peligro de extinción (P).

II. ABSTRACT

Lophophora diffusa (Croizat) Bravo, is a threatened and endemic species from desert of Queretaro. We present data of the population "Ermita" (Cadereyta de Montes, Qro.) studied for two years, and the assessment of the risk status of the species (MER). The population density was 0.03 ind/m², while the density in the study plots was 0.78 ind/m². Individuals had an aggregated spatial distribution and a positive association with *Larrea tridentata* and *Bursera fagaroides*. This preference is expressed in all size classes, showing a preference for eastward location of these plants. Flowering presented two annual peaks. The species is self-incompatible and major floral visitors were Hymenoptera. Population (N = 380 individuals) structured covers shows scarcity of seedlings and adults 3 and 4. Finite rates of population increase (λ), calculated through Lefkovitch transition matrices were 0.79 (\pm 0.10) and 0.98 (\pm 0.12) for the first and second year, respectively. The average lambda indicates a decrease of 11% annually. Stasis was the most important demographic process and adults from category A2 had special significance in population dynamics. The position of the species within the Silvertown demographic triangle is similar to other globular cacti. We confirmed the disappearance of half of the known populations (N = 10) and the application of MER-Plantas (NOM-059-SEMARNAT-2010), using information from this study led to the proposal to change the assigned risk category of threatened species (A) to endangered species (P).

III. INTRODUCCIÓN GENERAL

México, un país megadiverso.

Se estima que el 70% de la biodiversidad conocida se localiza en tan sólo 12 países, a los que por el número total de especies y el nivel de endemismos en diferentes categorías taxonómicas, se les conoce como países megadiversos (Mc Neely *et al.*, 1990; Sarukhán *et al.*, 2009).

México es la cuarta nación megadiversa debido a que cuenta con alrededor del 12% del total de las especies conocidas, una alta riqueza de endemismos y una gran variabilidad genética. Esto se debe a la convergencia de las regiones Neártica y Neotropical y a la gran diversidad de climas favorecidos por factores como la altitud, la latitud y la sobresaliente orografía (Neyra-González y Durand-Smith, 1998; Sarukhán *et al.*, 2009).

En cuanto al número de especies de plantas, México es el quinto país más diverso por debajo de Brasil, Colombia, China e Indonesia (García-Méndez, 2006). Se han descrito más de 25,000 especies de un total que se estima en 30,000. Las familias de plantas mejor representadas son: Asteraceae (2400 especies), Fabaceae (1800 especies), Poaceae (950 especies), Orchidaceae (920 especies), Cactaceae (900 especies) y Rubiaceae (510 especies). Considerando los endemismos, más del 15% de los géneros y alrededor del 60% de las especies de plantas descritas son endémicas. Algunos grupos de plantas presentan un alto porcentaje de especies endémicas en nuestro país, por ejemplo: el 88% de las especies de *Salvia*, el 75% de especies de *Scutellaria* (Lamiaceae), el 82% de especies de *Agave*, (Agavaceae), el 76% de las especies de Cactaceae, el 70% de especies de Asteraceae y el 50% de

las especies del genero *Phaseolus*, (Fabaceae), entre otras (Mc Neely *et al.*, 1990; Rzedowski, 1993; Sarukhán *et al.*, 2009).

Importancia de la Familia Cactaceae.

Las cactáceas son plantas suculentas y perennes que pertenecen a la División Magnoliophyta o Anthophyta (plantas con flores), Clase Magnoliopsida (dicotiledóneas), Subclase Caryophyllidae, Orden Caryophyllales, Familia Cactaceae (Cronquist, 1988). Son originarias del continente Americano y se distribuyen desde Canadá hasta la Patagonia, siendo México el principal centro de diversificación y endemismo (Bravo-Hollis y Scheinvar, 1999).

Estas plantas presentan una gran variedad de adaptaciones morfológicas y fisiológicas que les permite sobrevivir en condiciones de extrema aridez. Entre estas adaptaciones se encuentran la presencia de espinas, la suculencia, las raíces con alta capacidad de absorción y la vía fotosintética del metabolismo ácido de las crasuláceas (CAM). Sin embargo, su característica taxonómica y ecológica más importante es el desarrollo de estructuras conocidas como aréolas. Estas estructuras especializadas se encuentran distribuidas en el tallo de todas las especies y en la mayoría de sus frutos. Las aréolas corresponden a yemas axilares que pueden dar origen a hojas (como sucede en el caso de *Opuntia*, *Pereskia* y *Pereskopsis*), espinas, cerdas, pelos y estructuras reproductivas (flores y frutos). El tamaño y abundancia de las aréolas varía dependiendo de la especie (Bravo-Hollis, 1978; Anderson, 2001).

Entre los géneros más conocidos de cactáceas se encuentran: *Opuntia* (nopales), *Mammillaria* (chilitos), *Coryphanta*, *Lophophora* (peyote), *Ariocarpus* (falso peyote, chautes o cactus piedra), *Echinocactus* y *Ferocactus* (biznagas), así como los géneros de algunas cactáceas de gran tamaño como los órganos *Stenocereus*, *Carnegiea*, *Pachycereus*, *Selenicereus* y *Myrtillocactus* (Anderson, 2001).

Desde tiempos prehispánicos un gran número de especies de cactáceas han sido utilizadas por grupos autóctonos. Una evidencia del significado que tuvieron estas plantas para los pueblos indígenas de México es el jeroglífico de la Gran Tenochtitlán el cual evidencia un nopal y que en la actualidad es símbolo del escudo nacional (Bravo-Hollis, 1978).

Hoy en día, las cactáceas son de gran importancia biológica, ecológica, económica, social y cultural. Entre sus usos más importantes destacan su empleo como: i) alimento, ya que se consumen tallos, botones, flores y frutos de diversas especies. Por ejemplo, de *Ferocactus pilosus* y de algunas especies del género *Neobuxbaumia* se consumen los botones florales (cabuches) (Anderson, 2001; Casas, 2002), del género *Opuntia* se consumen los tallos jóvenes como verdura (nopales o nopalitos) y los frutos maduros (tunas si son dulces y xoconostles si son agrios); otros frutos comestibles son las pitahayas y los garambullos (Casas, 2002; Mandujano *et al.*, 2002; Nobel, 2002). De los géneros *Echinocactus* y *Ferocactus*, se utiliza la pulpa del tallo en la elaboración del tradicional dulce de acitrón (Anderson, 2001; Jiménez-Sierra y Torres-Orozco, 2003). ii) En la construcción, se utiliza la madera de distintas especies columnares para la instalación de cercos vivos y la construcción de techos y cercas (Casas, 2002). iii) Como forraje, para alimentar al ganado asnar, vacuno y

caprino, y en algunos casos, las cortezas de los frutos y las semillas de algunas especies se utilizan como alimento para los cerdos, gallinas y guajolotes (Casas *et al.*, 1999). iv) Como materia prima, son fuente de mucilagos, gomas y pectinas. Por ejemplo, en los tallos de los nopales se desarrolla y se cultiva la “cochinilla” de donde se obtiene un colorante llamado grana (Bravo-Hollis, 1978; Nobel, 2002).

Además de lo anterior, muchas especies tienen un uso medicinal y otras han llegado a tener un significado mágico-religioso y aún en la actualidad se utilizan en ceremonias religiosas de algunos grupos étnicos, como es el caso del peyote, *Lophophora williamsii* (Bravo-Hollis, 1978; Anderson, 2007).

Además de los usos antes mencionados, las cactáceas son de especial importancia por su valor ornamental debido a la belleza de sus tallos y sus flores, razón por la cual los individuos de las poblaciones silvestres son sujetos a extracciones (Anderson, 2001).

Las poblaciones silvestres además de sufrir la extracción directa de individuos, están sujetas a la perturbación de sus hábitats debido a la apertura de áreas destinadas a la agricultura, la ganadería, los asentamientos humanos, el desarrollo industrial, la construcción de caminos y carreteras, los tendidos de líneas eléctricas y telefónicas, la extracción de materiales para la construcción, y la construcción de presas, entre otras (Mandujano *et al.*, 2002). Quizá esto sea la causa principal de que las poblaciones silvestres de cactáceas hayan disminuido y en algunos casos estén a punto de desaparecer. Esto se refleja en el gran número de especies de cactáceas que en México se han señalado en alguna categoría de riesgo tanto por la legislación mexicana (NOM-059-SEMARNAT-2010), como por instancias internacionales como

la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) y la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Flora y Fauna Silvestres (CITES) (Guzmán *et al.*, 2003, NOM-059-SEMARNAT-2010). La asignación de una categoría de riesgo a una especie particular, en un inicio se basaba en apreciaciones un tanto subjetivas de los investigadores. Sin embargo, en la actualidad, se han desarrollado metodologías que permiten hacer valoraciones más objetivas, gracias a que se toman en cuenta datos demográficos, de biología reproductiva, de las características de historias de vida, de genética poblacional, así como de la dinámica poblacional (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003).

Los estudios demográficos resultan ser una herramienta útil para conocer el estado actual de las poblaciones debido a que estos nos permiten estimar la densidad (número de individuos en un área), la distribución espacial (ubicación de los individuos en un plano para inferir acerca de los patrones de propagación, dispersión y establecimiento) y la estructura poblacional (categorización de los individuos por su edad, tamaño o estadio de ciclo de vida) (Challenger, 1998).

Los datos obtenidos de los estudios de dinámica poblacional, utilizando matrices de transición (de Leslie cuando se considera la edad y de Lefkovitch cuando se consideran tamaños o etapas del ciclo de vida), nos permiten calcular: las tasas de sobrevivencia y la contribución relativa a la fecundidad de las distintas categorías, así como la estimación de la tasa finita de crecimiento poblacional (λ), la cual puede ser utilizada para estimar el cambio en el tamaño poblacional a través del tiempo (Leslie, 1945; Lefkovitch, 1965).

Características del género *Lophophora* (Coulter).

El nombre genérico, *Lophophora*, significa que lleva crestas y hace alusión a los pinceles presentes en las aréolas formados por los tricomas (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991). El género es endémico del desierto Chihuahuense. En los Estados Unidos de América se le encuentra al sur del Estado de Texas; mientras que en México se distribuye en los estados de Chihuahua, Coahuila, Nuevo León, Tamaulipas, Zacatecas, San Luis Potosí, y en una pequeña área aislada en el Estado de Querétaro. El género comprende dos especies, las cuales son conocidas como peyote. Los peyotes tienen gran importancia ecológica, económica y cultural, debido a que son plantas que han sido utilizadas, desde la época prehispánica hasta nuestros días, para ceremonias religiosas y como recursos medicinales debido a sus efectos alucinógenos, además de ser utilizadas como plantas de ornato. Debido a esto, muchos individuos son extraídos constantemente de las poblaciones silvestres y son sujetos a tráfico ilegal (Anderson, 2007).

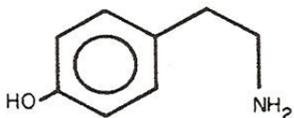
Las plantas que constituyen este género son pequeñas, globoso-aplanadas, simples o cespitosas, provistas de tubérculos o costillas tuberculadas. Sus aréolas son circulares y portan tricomas suaves. No presenta espinas excepto en las plántulas, en donde son rudimentarias y plumosas. Las flores surgen en las aréolas del ápice del tallo y pueden ser de color rosa, blanco o blanco-amarillentas. El pericarpelo se encuentra desnudo. Los filamentos de los estambres son de color blanco y las anteras amarillas con polen esferoidal. Su fruto es una baya claviforme que posee semillas piriformes de 1.5 mm de longitud y de testa negra (Boke y Anderson, 1970; Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991).

El género *Lophophora* deriva de la subfamilia cactoideae y sus parientes más próximos son los géneros *Echinocactus*, *Pelecyphora*, *Ariocarpus*, *Thelocactus* y *Obregonia*, siendo éste último con quién más se relaciona según estudios de ADN (Butterworth *et al.*, 2002; Anderson, 2007).

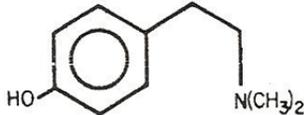
Las especies que conforman este género son *Lophophora williamsii* (Lemaire ex Salm-Dyck) J.M. Coult., y *Lophophora diffusa* (Croizat) Bravo. Ambas incluidas en la NOM-059-SEMARNAT-2010 y en la lista roja de la UICN. (Guzmán *et al.*, 2003; NOM-059-SEMARNAT-2010).

En las especies del género *Lophophora* se han reportado más de cincuenta y cinco alcaloides, muchos de los cuales existen en cantidad suficiente para afectar la fisiología humana. La mayoría de estos compuestos pueden ser clasificados como fenetilaminas, como la mescalina, tiramina, hordenina (peyocactina) y la candicina; o isoquinolinas, como anhalamina, anhalinina, anhalidina, anhalonidina, pelotina, anhalonina, lofoforina, peyoforina entre otras. Estos alcaloides generan alucinaciones, visuales, auditivas, olfativas, táctiles y gustativas (Figura 1 y 2). (Schultes, 1982; Anderson, 2007).

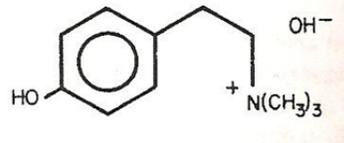
Tiramina
 $C_8H_{11}ON$
 Pf = 161°C



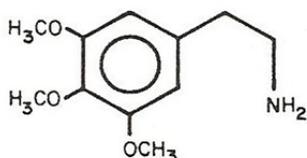
Hordenina
 $C_{10}H_{15}ON$
 Pf = 127-128°C



Candicina
 $C_{11}H_{19}O_2N$
 Pf = 230-231°C



Mescalina
 $C_{11}H_{17}O_3N$
 Pf = 30-32°C
 Pe = 183-186°C



Dopamina
 $C_8H_{11}O_2N$
 Pf = 241°C (como HCl)

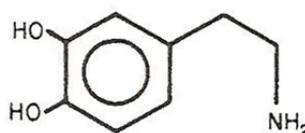
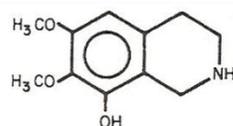
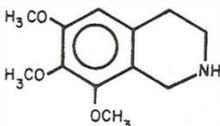


Figura 1. Nombre y configuración química de alcaloides conocidos como fenetilaminas encontrados en el género *Lophophora*. Pf = punto de fusión. Pe = punto de ebullición (Tomado de Anderson, 2007).

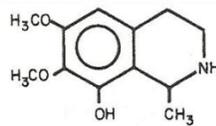
Anhalamina
 $C_{11}H_{15}O_3N$
 Pf = 189-191°C



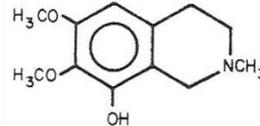
Anhalinina
 $C_{12}H_{17}O_3N$
 Pf = 61-63°C



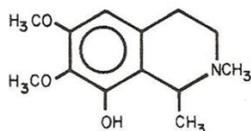
Anhalonidina
 $C_{12}H_{17}O_3N$
 Pf = 160-161°C



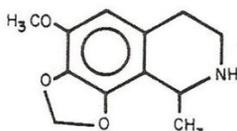
Anhalidina
 $C_{12}H_{17}O_3N$
 Pf = 131-133°C



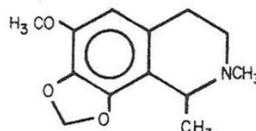
Pellotina
 $C_{13}H_{19}O_3N$
 Pf = 111-112°C



Anhalonina
 $C_{12}H_{15}O_3N$
 Pf = 85.5°C



Lofoforina
 $C_{13}H_{17}O_3N$
 Pf = 47°C



Peyoforina
 $C_{14}H_{19}O_3N$
 Pf = 155-156°C (como picrato)

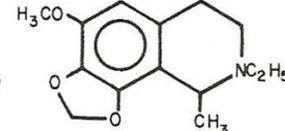


Figura 2. Nombre y configuración química de alcaloides conocidos como isoquinolinas encontrados en el género *Lophophora*. Pf = punto de fusión (Tomado de Anderson, 2007).

La mescalina, principal sustancia psicoactiva de *Lophophora williamsii*, actúa directamente sobre el sistema nervioso central, produce síntomas como náusea severa, vómito, taquicardia, ansiedad e hipertensión arterial así como la aparición de un síndrome psicótico en algunas personas. Fue la primera sustancia alucinógena en utilizarse en estudios psiquiátricos principalmente para el estudio de la esquizofrenia. Además *L. williamsii* contiene alcaloides como la hordenina (peyocactina) y tiramida, ambos con propiedades antisépticas.

Los indígenas de México utilizan *L. williamsii* para limpiar la piel y como bactericida en heridas para prevenir la infección y promover la cicatrización. También se le utiliza como remedio contra la fiebre, para aumentar la lactancia, y aplicado externamente para aliviar dolores (Schultes, 1938; Schultes y Hoffmann, 1982; Batis y Rojas, 2002; Anderson, 2007; Rojas, 2008).

Algunos nativos americanos creen que el peyote (*L. williamsii*) puede curar todo: tuberculosis, neumonía, reumatismo, escarlatina, sífilis, diabetes, gripe, hemorragias, enfermedades intestinales, calambres, desmayos, excoriaciones, heridas, mordedura de víbora, cáncer, enfermedades de la piel, resaca por intoxicación alcohólica, demencia, jaqueca, fracturas, dolores en el pecho, trastornos de la menstruación, callos, constipación, hipo y muchas enfermedades infecciosas más (Schultes, 1938; Anderson, 2007). Sin embargo, ninguna cura se ha comprobado clínicamente.

En la actualidad *L. williamsii* se prescribe como emético (inductor del vómito), como un estimulante cardíaco y como un narcótico (reduce o alivia el dolor) (Schules y Hoffmann, 1982; Batis y Rojas, 2002; Anderson, 2007).

Distintos grupos étnicos de México utilizan esta planta con fines médicos y mágicos-religiosos entre los que se encuentran los Cora, originarios de Nayarit; los Huicholes, originarios de Jalisco, Nayarit, Durango y Zacatecas, y los Tarahumara, originarios de Chihuahua, entre otros (Anderson, 2007).

En Estados Unidos de América y Canadá, sobresale el uso de esta planta por los miembros de la Nueva Iglesia Nativa Americana, la cual promueve la creencia religiosa cristiana junto con la práctica del sacramento del peyote tal y como es entendido y usado en las diversas tribus indígenas norteamericanas. Esta organización fomenta la moralidad, la sobriedad, la laboriosidad, la caridad, el recto vivir, la dignidad y la unión fraternal entre los miembros nativos de raza indígena (Anderson, 2007).

En *L. diffusa* la pelletina es el principal alcaloide y no la mescalina. La pelletina puede ser considerada como un sedante ya que, en los seres humanos, causa somnolencia y falta de ánimo para realizar esfuerzos físicos o mentales, reduce la frecuencia cardiaca y disminuye la presión sanguínea. Debido a estas propiedades, las poblaciones de *L. diffusa* sufrieron reducción en el número de individuos y de las poblaciones mismas. Sin embargo, a partir de 1911 con la síntesis artificial de los barbitúricos (sedantes del sistema nervioso central), económicos y efectivos, la pelletina dejó de ser utilizada comercialmente y desapareció del mercado farmacéutico (Bruhn y Holmstedt, 1974; Anderson, 2007; Terry, 2008).

ESPECIE DE ESTUDIO: *Lophophora diffusa* (Croizat) Bravo.

Lophophora diffusa es una especie endémica del estado de Querétaro. Las plantas son simples o cespitosas y forman en ocasiones grandes clones extendidos. Su tallo es globoso y algo aplanado, mide de 2 a 7 cm de altura y 5 a 12 cm de diámetro, es suave y succulento de color verde amarillento. Las plantas jóvenes poseen escasos tubérculos anchos, redondeados y grandes, coalescentes con los inferiores inmediatos, que con el tiempo se vuelven angulados, disponiéndose en hasta 13 costillas espiraladas poco definidas y bajas, muy sinuosas. Las aréolas son circulares de hasta 3 mm de diámetro, se encuentran provistas de un pincel pequeño de pelos blancos y cortos. Sus flores son lanceoladas y acuminadas, miden 2.5 cm de longitud y hasta 2.2 cm de diámetro, poseen pericarpelo desnudo. Son de color blanco, ligeramente rosado y a veces blanco amarillento. Los filamentos de los estambres son de color blanco con anteras amarillas y con polen colpado. Su fruto es una baya claviforme. Las semillas son piriformes de 1 a 1.5 mm de longitud y de testa negra (Figura 3) (Boke y Anderson, 1970; Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991).



Figura 3. Ejemplares de *Lophophora diffusa* (Croizat) Bravo. Ejemplares en floración en su hábitat natural en el Municipio de Cadereyta, Qro.

Esta especie forma poblaciones aisladas en un área relativamente reducida en los municipios de Vizarrón, Cadereyta, Tolimán, Peñamiller y San Joaquín en el estado de Querétaro. Las poblaciones se presentan generalmente sobre lomeríos conformados por lutitas con matorrales espinosos de *Larrea tridentata* Coville (gobernadora), *Mimosa depauperata* Bentham (uña de gato), *Acacia vernicosa* Standley (chaparro prieto) y otras especies que funcionan como nodrizas (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991; Scheinvar, 2004; Zúñiga *et al.*, 2005).

Se ha reportado que tanto las poblaciones de *L. williamsii* (la cual se desarrolla desde el sur de Estados Unidos hasta los estados de Chihuahua, Coahuila, Nuevo León, San Luis Potosí, Tamaulipas y Zacatecas), como de *L. diffusa*, han sido altamente saqueadas por distintos grupos étnicos con fines religiosos y medicinales, así como por coleccionistas y aficionados a experimentar sus efectos psicotrópicos. (Scheinvar, 2004; Anderson, 2007; Sánchez-Salas *et al.*, 2011).

En la presente investigación se abordan aspectos referentes a la ecología de una población de *Lophophora diffusa* (Croizat) Bravo, o peyote queretano: En el Capítulo I, se presentan los datos de densidad, de distribución intrapoblacional y del efecto del nodricismo; En el capítulo II, se presentan datos sobre algunas características reproductivas de la especie y sobre su dinámica poblacional y en el capítulo III, se presenta la evaluación del riesgo de extinción (MER) de la especie la cual ha sido publicada en la revista *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*.

IV. ANTECEDENTES

Entre los estudios realizados sobre las especies del género *Lophophora*, se encuentran:

- Anderson (1969), menciona algunas características morfológicas del género, así como su rango de distribución, las características climáticas y edafológicas y algunos aspectos florísticos de los ambientes donde se presentan sus poblaciones.
- Trujillo-Hernández (2002), aporta datos sobre la germinación de las semillas de ambas especies bajo condiciones controladas, encontrando que las semillas de *L. williamsii* presentan una tasa de germinación de 76.2% a una temperatura de 15° C con aplicación de giberelinas; mientras que en *L. diffusa* este porcentaje es de 60% a 25°C con pre-tratamiento de escarificación; de 56% con pre-tratamiento de giberelina y 51% sin pre-tratamiento.
- Rojas-Aréchiga (2008), reporta que, bajo condiciones controladas de temperatura (25°C) y luz blanca, las semillas de *L. williamsii* presentan una tasa de germinación del 60%, mientras que en ausencia de luz no se observa germinación alguna, por lo que se sugiere que las semillas de esta especie son fotoblásticas positivas.
- Islas-Huitrón (1999), reporta que las poblaciones de *L. williamsii* en San Luis Potosí, se encuentran perturbadas y que presentan bajos niveles de reclutamiento debido a la creciente actividad agrícola.

- García-Naranjo (2004), presenta la demografía de una población de *L. williamsii* de Cuatrociénegas, Coahuila, encontrando que, aunque no se observó establecimiento de nuevos individuos durante el tiempo de estudio, la población se encuentra en equilibrio.
- Montero-Anaya y García-Rubio (2010), informan que el patrón de distribución espacial de *L. williamsii* es agregado independientemente del grado de perturbación de las localidades y que presenta asociación con *Larrea tridentata*.
- Terry (2011), Terry *et al.* (2011) y Terry *et al.* (2012) han demostrado que *L. williamsii* tiene la capacidad de generar nuevos tallos después de alguna alteración ocasionada por eventos climáticos de frío excesivo, sequías o la cosecha de los tallos de los individuos, lo que puede tener repercusiones sobre el tamaño de las poblaciones y de los individuos.

En lo que se refiere a *L. diffusa*, existen como antecedentes los siguientes trabajos:

- Álvarez-Hidalgo *et al.* (1999), presentan datos demográficos de dos poblaciones de *L. diffusa*. Las densidades reportadas fueron de: 2.22 ind/m² para Peña Blanca (Qro.) y de 9.84 ind/m² en Higuerrillas (Qro.). Señalan que los individuos presentan en promedio de 5.63 rametos/geneto (cabezas por individuo), y que la distribución espacial es agregada. Las estructuras poblacionales basadas en tamaños indican una escasez de individuos juveniles y el diámetro promedio de las plantas es de 4.3 cm. Además, estos

autores, no encontraron evidencias de asociación del peyote con alguna otra planta que pudiera funcionar como nodriza.

- Por otro lado, Zúñiga *et al.* (2005) presentan un reporte sobre nodricismo, concluyendo que las especies *Larrea tridentata* y *Acacia sororia* son de suma importancia para la sobrevivencia de *L. diffusa*.
- Santini *et al.*, (2007) informan sobre la existencia de una fuerte asociación de *L. diffusa* con *Larrea tridentata*.

Aunado a lo anterior, existe un gran número de estudios con orientación etnobotánica y bioquímica sobre *L. williamsii* y *L. diffusa* entre los que se encuentran los de: Dixon, 1899; Schultes, 1938; Bruhn y Bruhn, 1973; Bruhn y Holmstedt, 1974; Bye 1979; Schultes y Hoffmann 1982; Batis y Rojas, 2002; Anderson, 2007.

V. JUSTIFICACIÓN

Se sabe que las poblaciones del peyote queretano, *Lophophora diffusa*, han disminuido a través del tiempo. Algunas de las razones que podrían explicar dicha disminución son el saqueo directo de individuos debido a sus supuestas propiedades químicas y curativas, así como la transformación de sus hábitats debido a factores antropogénicos.

Los esfuerzos realizados por el gobierno mexicano y por instituciones internacionales para proteger la especie, han logrado que ésta quede incluida dentro de la NOM-059-SEMARNAT-2010, en la categoría de amenazada (A); en la Lista Roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) como especie vulnerable (Vu) y en el Apéndice II del Convenio sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES).

A pesar de lo anterior se carece de información sobre muchos aspectos relacionados con las poblaciones naturales y la ecología de la especie.

El presente trabajo representa el primer acercamiento para evaluar el estado actual de las poblaciones de *L. diffusa*, por lo que la información aquí presentada será de gran importancia para realizar propuestas de conservación, manejo y aprovechamiento adecuado de este recurso.

VI. ÁREA DE ESTUDIO

El estudio poblacional se llevó a cabo en la localidad “Ermita”, la cual se localiza dentro del municipio de Cadereyta, Querétaro, México. El clima es el más seco del Estado con temperaturas anuales de 18° a 22°C. Las precipitaciones oscilan de 380 a 470 mm en promedio anual. El tipo de vegetación es el Matorral Xerófilo Micrófilo. Las principales especies que constituyen a este tipo de vegetación son: *L. tridentata* (gobernadora), *A. vernicosa* (chaparro prieto), *M. depauperata* (uña de gato), *Agave lechuguilla* Torrey (lechuguilla), *Fouquieria splendens* Engelm (ocotillo), *Prosopis laevigata* (Humb. & Bonpl. ex Willd.) M. C. Johnston (mezquite), *Bursera fagaroides* Engler (xixote), *Cnidoscolus tubulosus* I. M. Johnston (mala mujer), *Euphorbia antisyphilitica* Zuccarini (Candelilla), *Jatropha dioica* Sessé (sangregado), *Karwinskia mollis* Schlechtendal (tullidora), *Lippia graveolens* Kunth (orégano), *Yucca filifera* Chabaud (palma china), entre otras (Figura 4) (Scheinvar, 2004).

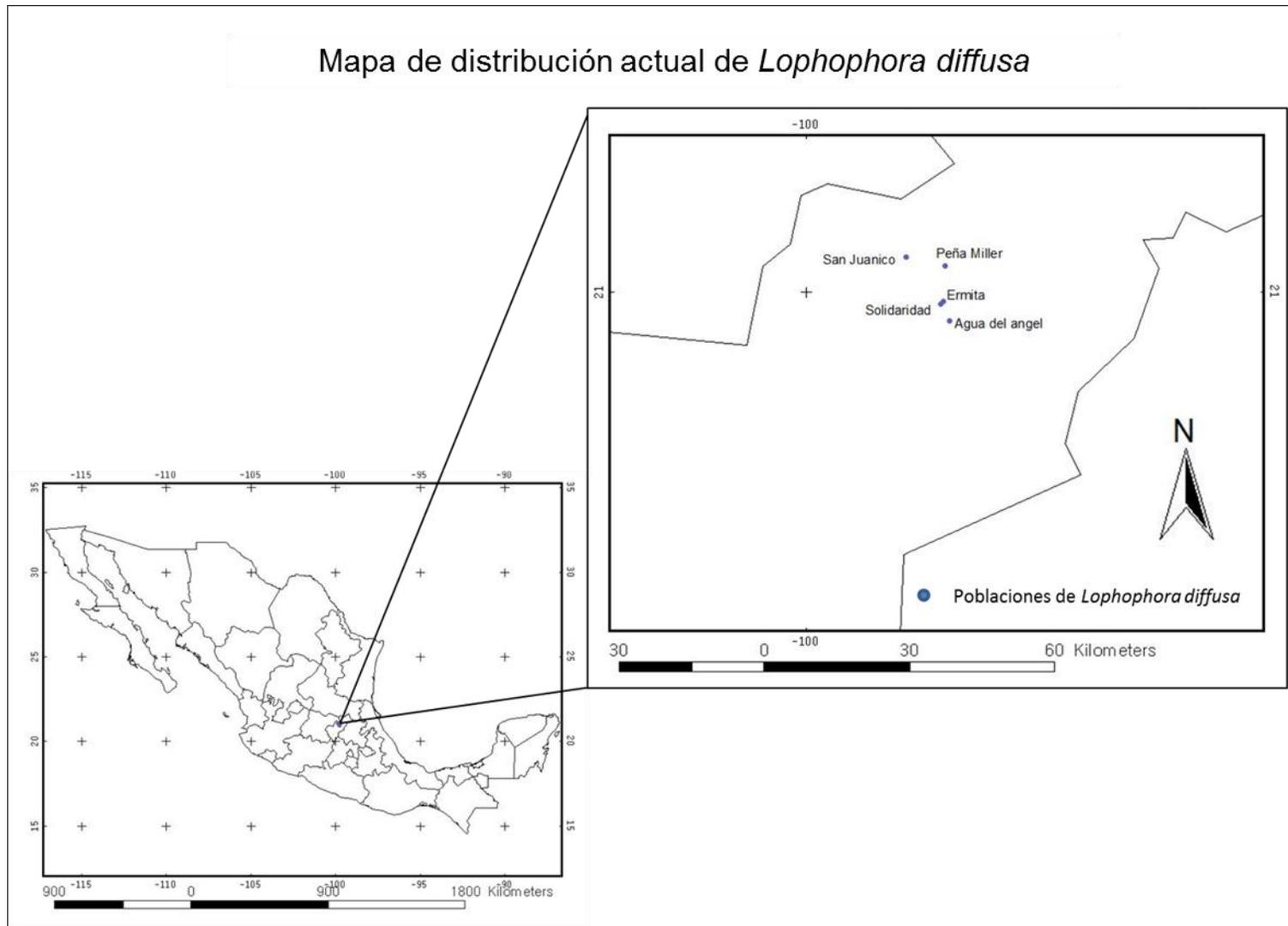


Figura 4. Localización del sitio “Ermita” y otros sitios donde se han reportado poblaciones de *L. diffusa*.

VII. HIPÓTESIS

Debido al saqueo clandestino al que han estado expuestas las poblaciones de peyote dado su uso etnobotánico, medicinal y ornamental, a lo largo de su historia, aunado a las presiones antropogénicas que han afectado su hábitat en los últimos años, se espera que la población a estudiar se encuentre conformada por un bajo número de individuos en comparación con lo reportado para otras poblaciones de cactáceas globosas y que la tasa finita de incremento natural (λ) tenga un valor inferior a uno.

VIII. OBJETIVOS

Objetivo general.

- Conocer la demografía, la dinámica poblacional y el estado de conservación de una población de *Lophophora diffusa* (Croizat) Bravo, en el Estado de Querétaro.

Objetivos particulares.

- Determinar la densidad y la distribución espacial de los individuos de la especie en la localidad "Ermita".
- Evaluar la relación entre *L. diffusa* y otras plantas que potencialmente pudieran actuar como sus nodrizas.
- Conocer algunas de las características reproductivas de la especie.

- Determinar, a través del uso de matrices de transición, la tasa finita de crecimiento poblacional (λ), así como la importancia relativa de las categorías de tamaño y de los procesos demográficos.
- Evaluar el riesgo de extinción de la especie.

IX. CAPITULO 1.

DENSIDAD, DISTRIBUCIÓN INTRAPOBLACIONAL Y NODRICISMO EN

Lophophora diffusa.

1.1. RESUMEN

Se presentan algunas características demográficas de una población del peyote queretano, *Lophophora diffusa*, en la localidad Ermita (Cadereyta de Montes, Querétaro). La localidad abarca un área de 3.85 ha y dentro de ésta se seleccionó una área de 10 000 m² en donde se establecieron diez parcelas de estudio de 7 m de lado (49 m²) cada una. La densidad calculada para el área que comprende el sitio Ermita fue de 0.03 individuos/m², mientras que la densidad promedio dentro de las parcelas fue de 0.78 individuos/m² ± 0.10 (EE). La distribución espacial intrapoblacional fue agregada (Índice de Hopkins; $P < 0.001$). Mediante pruebas de Chi cuadrada (χ^2) y de residuos ajustados se encontró que *Lophophora diffusa* se establece preferencialmente bajo el dosel de *Larrea tridentata* y *Bursera fagaroides*. Todas las categorías de tamaño se encontraron asociadas al dosel de las plantas nodrizas prefiriendo establecerse en el lado Este de las mismas y encontrándose con menor frecuencia hacia el Norte. Los resultados obtenidos apoyan la necesidad de proteger, no solo la población de *L. diffusa*, sino también la comunidad vegetal arbustiva de la zona de la cual depende, a fin de lograr la conservación de sus poblaciones naturales.

1.2. INTRODUCCIÓN

En las zonas áridas y semiáridas la cobertura vegetal se presenta de manera discontinua. Por un lado, se forman mosaicos espaciales que integran parches de vegetación con estructura, tamaño y disposición muy variables conocidos como islas de fertilidad, donde coexisten diferentes especies vegetales. Por otro lado, se encuentran áreas desprovistas de vegetación en donde las condiciones abióticas son extremas y determinan, en gran medida, la disponibilidad de recursos para el adecuado establecimiento y crecimiento de las plantas y por lo tanto la abundancia y la diversidad de las especies vegetales (Golubov *et al.*, 2000; Rodríguez-Ortega y Ezcurra, 2000; Jiménez-Sierra y Jiménez-González, 2003).

De esta manera, los individuos que conforman una población vegetal pueden estar distribuidos en el espacio de forma aleatoria, uniforme o en grupos. Dichas distribuciones demuestran los patrones de propagación, dispersión y establecimiento de los individuos de una población (Begon *et al.*, 1999).

La distribución aleatoria establece que la posición de cada individuo es independiente de la posición de los demás, es decir, la probabilidad de que un individuo ocupe cualquier punto del espacio es la misma (Begon *et al.*, 1999; Smith y Smith, 2006). La distribución uniforme se produce cuando cada individuo manifiesta una tendencia a evitar a todos los demás individuos. Esta distribución usualmente resulta de alguna forma de interacción negativa entre ellos y como resultado, los individuos se encuentran homogéneamente repartidos en el espacio (Begon *et al.*, 1999; Smith y Smith, 2006). La distribución espacial agregada se presenta cuando los individuos tienden a tener mayor éxito de sobrevivencia en determinados parches

del ambiente, así como cuando existen limitaciones de dispersión con relación al organismo progenitor y como resultado los individuos se encuentran asociados entre sí (Begon *et al*, 1999; Smith y Smith, 2006).

En general, se ha observado que la distribución de los individuos es afectada por la distribución de los recursos en el ambiente, ya que se ha registrado que en las zonas donde el ambiente es hostil, los individuos de una población suelen establecerse en los parches de acumulación de recursos (Franco y Nobel, 1989; Flores y Jurado, 2003; Godínez-Álvarez *et al.*, 2003).

En las poblaciones de cactáceas, las cuales son elementos estructurales de gran abundancia e importancia en el continente Americano, se han documentado los tres patrones de distribución espacial anteriormente señalados, aunque existe una preeminencia por el patrón agregado (Bravo-Hollis, 1978; Godínez-Álvarez *et al.*, 2003; Castro-Cepero *et al.*, 2006; Carrillo-Ángeles y Mandujano, 2011).

Entre las condiciones bióticas que influyen en la distribución y abundancia de las cactáceas se han mencionado: la restringida dispersión de las semillas; la distribución en parches de las semillas sobre el suelo y el efecto del nodricismo también llamado facilitación (Golubov *et al.*, 2000; Godínez-Álvarez *et al.*, 2003).

El nodricismo es el fenómeno de reclutamiento y establecimiento preferencial no azaroso de los individuos de una especie bajo el dosel de otras especies perennes presentes en el hábitat (Cody, 1993; Golubov *et al.*, 2000). Sin embargo, el nodricismo no necesariamente implica relaciones bióticas planta - planta nodriza, sino que también puede presentarse como una relación entre una planta y ciertos elementos abióticos del sustrato como pueden ser rocas, huecos o grietas, los

cuales, de igual manera, pueden facilitar el reclutamiento y establecimiento de distintas especies vegetales (Munguía-Rosas y Sosa, 2008; Peters *et al.*, 2008).

Las plantas nodrizas proporcionan numerosos beneficios para las plántulas que se establecen bajo ellas, ya que les proporcionan: 1) regulación contra altas y bajas temperaturas; 2) mayor disponibilidad de agua; 3) mayor cantidad de nutrientes en el suelo; 4) protección contra el pastoreo o pisoteo; 5) soporte físico; 6) menor compactación del suelo y 7) menor erosión del suelo (Flores y Jurado, 2003).

A pesar de lo anterior, la relación nodriza - planta protegida no siempre es benéfica. Por un lado, dicha relación puede traer secuelas a la planta nodriza, ya que, a lo largo del tiempo, se puede establecer una competencia por los recursos, la cual puede culminar en el desplazamiento o muerte de la nodriza (Jiménez-Sierra y Jiménez-González, 2003). Esta interacción en donde una especie desplaza a la otra ha sido reportado por Yeaton (1978) quien menciona que *Larrea tridentata* sirve como sitio de establecimiento a *Opuntia leptocaulis* y finalmente *L. tridentata* es desplazada por *O. leptocaulis* debido a la competencia por el agua como recurso. McAuliffe (1984) descubrió que *Cercidium microphyllum* facilita el establecimiento de *Carnegiea gigantea* y que a largo plazo *C. gigantea* excluye o reemplaza competitivamente a *C. microphyllum*. Valiente-Banuet *et al.* (1991b) reportan un patrón de reemplazo entre *Neobuxbaumia tetetzo* y *Mimosa Luisana* debido a la competencia por agua entre ambas especies. Por otro lado, la competencia constante por recursos tales como la luz y el agua, propicia bajas tasas de crecimiento en las especies protegidas (Franco y Nobel, 1989).

El establecimiento de cactáceas bajo el dosel de plantas nodrizas ha sido bien documentado para una gran variedad de formas de vida de cactáceas (e.g. columnares, globosas, platiopuntias, entre otras) (Franco y Nobel, 1989; Valiente-Banuet *et al.*, 1991a; Valiente-Banuet *et al.*, 1991b; Cody, 1993; Rodríguez-Ortega y Ezcurra, 2000; Mandujano *et al.*, 2002; Godínez-Álvarez *et al.*, 2003).

Se ha registrado que *Lophophora williamsii* se establece preferencialmente bajo el dosel de *Larrea tridentata*, por lo cual se considera que éste arbusto funciona como su principal planta nodriza (Anderson, 1969; Islas-Huitrón, 1999; Anderson, 2007; Terry, 2008; García-Naranjo y Mandujano, 2010; Montero-Anaya y García-Rubio, 2010). Sin embargo, también se ha documentado la afinidad de esta especie por establecerse bajo el dosel de distintas plantas como, *Agave lechuguilla*, *Euphorbia antisiphilitica*, *Jatropha dioica*, *Opuntia leptocaulis*, *Prosopis sp.* entre otras plantas (Anderson, 1969; Terry, 2008; Montero-Anaya y García-Rubio, 2010; Sánchez-Salas *et al.*, 2011).

En el caso de *Lophophora diffusa*, Zúñiga *et al.*, (2005) reportan una distribución espacial agregada como consecuencia de su relación de nodricismo con los arbustos de *Larrea tridentata* y *Acacia sororia*. De igual manera, Santini *et al.*, (2007) informan sobre la existencia de una fuerte asociación por parte de *L. diffusa* con *Larrea tridentata* aunque también mencionan que existe la posibilidad de encontrarla bajo la sombra de *Acacia constricta* y *Karwinskia humboldtiana*.

1.3. OBJETIVOS

Objetivo General.

Conocer la densidad y la distribución espacial intrapoblacional de *Lophophora diffusa* en una localidad de Cadereyta y determinar si se encuentra asociada con individuos de otras especies que pudieran funcionar como plantas nodriza.

Objetivos Particulares.

- Conocer la densidad y la distribución espacial de los individuos de *L. diffusa*.
- Evaluar si el establecimiento de *L. diffusa* es preferencial entre parches con vegetación o lugares abiertos.
- Determinar si existe preferencia de asociación por parte de *L. diffusa* con alguna especie vegetal.
- Determinar si existe reemplazo de las plantas nodrizas por individuos de *L. diffusa*.
- Determinar la orientación preferencial de *L. diffusa* con relación a sus nodrizas.

1.4. MÉTODO

1.4.1. Área de estudio.

El estudio se llevó a cabo en julio de 2010 en la zona semiárida del estado de Querétaro, México, en la localidad denominada “Emita”. El sitio fue localizado mediante recorridos realizados en la zona, para estos se consideró la información contenida en los ejemplares herborizados de la especie albergados en el Herbario Nacional de México (MEXU) y diversas consultas bibliográficas (ver capítulo 3). El sitio Ermita se ubica a 23.6 km al Norte del poblado de Vizarrón de Montes en el municipio de Cadereyta de Montes.

Esta población abarca un área aproximada de 3.85 ha. Dentro de la misma, se seleccionó un sitio con alta densidad de peyotes de 40 m x 250 m (1 ha) en donde se establecieron 10 parcelas de observación de 7 m de lado (49 m² cada una).

En cada parcela, todos los individuos de *L. diffusa* fueron marcados con un número consecutivo. Para ello se emplearon etiquetas de aluminio, de 1.5 cm de largo por 1 cm de ancho, donde se grabaron los números de cada ejemplar. Cada etiqueta fue fijada al suelo con un clavo pintado de rojo de aproximadamente 3 cm de largo. Las etiquetas se colocaron a un costado de cada individuo y fueron cubiertas parcialmente con sustrato del sitio para evitar su extracción. Se elaboró un mapa (con coordenadas X, Y) de cada cuadrante, donde se ubicaron todos los individuos.

Con el fin de determinar si las cabezas o tallos ubicados contiguamente pertenecían a un mismo individuo, se desenterraron algunas de ellas. De esta manera, se constató que cabezas cuya separación espacial era menor a 0.5 cm pertenecían a un

mismo individuo (tallos). El resto de las cabezas fueron consideradas como organismos monopódicos.

Para cada individuo se contó el número de tallos o cabezas. Con la ayuda de un vernier se determinó para cada una: la altura, el diámetro mayor y menor y se contaron las estructuras reproductivas (botones, flores, frutos). A partir de los dos diámetros obtenidos, para cada cabeza, se estimó su diámetro promedio, con el cual se determinó la cobertura por individuo (cm^2) mediante la fórmula $\pi * r^2$. Para el caso de los individuos cespitosos su cobertura total se obtuvo a través de la suma de las coberturas de cada una de sus tallos. La cobertura fue utilizada para estructurar a la población.

1.4.2. Densidad y patrón de distribución intrapoblacional de *L. diffusa*.

Para estimar la densidad total del sitio "Ermita" se consideró el número total de individuos de *L. diffusa* encontrados en un área de $19,250 \text{ m}^2$ dentro de las 3.85 ha. que comprende el sitio de estudio. La densidad de individuos por parcela se estimó a partir del número total de individuos registrados en ella (10 parcelas de 49 m^2 c/u).

Para determinar el patrón de distribución espacial intrapoblacional de *L. diffusa* se utilizó el índice de Hopkins (Krebs, 1999), el cual se basa en la comparación de dos parámetros: (1) las distancias de puntos situados de manera aleatoria dentro de la parcela hacia el individuo de *L. diffusa* más cercano y (2) las distancias entre los organismos de *L. diffusa* escogidos al azar a su vecino intraespecífico más cercano.

Este índice se estima a partir de:

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

en dónde:

h = prueba de Hopkins para la aleatoriedad

x_i = distancia de un punto aleatorio i al organismo más cercano

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

La prueba de Hopkins, h , presenta una distribución F (con $2n$ grados de libertad en el numerador y en el denominador). Si los organismos están agrupados, las distancias entre puntos aleatorios a los organismos más cercanos serán mayores que las distancias de organismos aleatorios a los organismos más cercanos entre sí. Lo opuesto ocurrirá si el patrón espacial es uniforme.

Así, la prueba de F para h es una prueba de F de dos colas en la cual el resultado obtenido (h) será significativamente pequeño si hay uniformidad y significativamente alto si hay agregación.

Un índice con rango entre cero y uno puede ser estimado para conocer el grado de agregación:

$$I_{H^*} = h / (1+h) = \sum (x_i^2) / (\sum (x_i^2) + \sum (r_i^2))$$

Este índice se aproxima a uno cuando la distribución es agregada y se aproxima a cero cuando la distribución es uniforme. Bajo la hipótesis nula de aleatoriedad, el índice del patrón es 0.5 (Krebs, 1999).

1.4.3. Preferencias por microambientes: parches con vegetación vs lugares abiertos.

Se realizó un censo de todas las especies perennes presentes en cada parcela. Las especies fueron determinadas con la ayuda de claves taxonómicas. Para cada individuo se determinaron la altura y los diámetros (mayor y menor). A partir de los diámetros se calculó la cobertura por individuo y especie. El área cubierta con vegetación se calculó a partir de la suma de las coberturas de todas las especies. Esto permitió conocer el porcentaje de área cubierta y desnuda por parcela. Para determinar si los peyotes presentan preferencia por las zonas con vegetación o sin vegetación, se contó el número total de peyotes observados en ambas condiciones y se calculó el número de peyotes esperados considerando la cobertura de cada microambiente. Se realizó una prueba de Chi cuadrada (χ^2) (Zar, 2010) para determinar si existen preferencias por algún microhábitat y su significancia fue determinada con la prueba de residuos ajustados (Prueba de Haberman en Greig-Smith, 1983).

Para conocer si existe reemplazo de las plantas nodriza por los individuos de *L. diffusa*, se contó el número total de peyotes encontrados por categoría de tamaño (cm^2 , ver capítulo 2) en los parches con vegetación y en los lugares abiertos. A partir del número total de peyotes encontrados en ambas condiciones, se calculó el número de peyotes esperados por condición ambiental, bajo la hipótesis nula de igual número de peyotes por categoría de tamaño en los parches con vegetación y en los lugares abiertos. Se realizó una prueba de Chi cuadrada (χ^2) (Zar, 2010) para

determinar si existen preferencias por categoría de tamaño hacia algún microhábitat y su significancia fue determinada con la prueba de residuos ajustados (Prueba de Haberman en Greig-Smith, 1983).

1.4.4. Preferencia por especies nodrizas.

Para determinar si los peyotes presentan preferencia por alguna especie como nodriza, se determinó el área total cubierta por cada especie perenne y se contó el número total de peyotes observados bajo el dosel de cada especie. Con lo anterior, se calculó el número de peyotes esperados bajo dosel a partir de la cobertura estimada para cada especie nodriza. A través de la prueba de Chi cuadrada (χ^2) (Zar, 2010) se compararon las observaciones de campo con la distribución esperada. Para evaluar la significancia de los resultados, se realizó la prueba de residuos ajustados en relación a cada especie (Prueba de Haberman en Greig-Smith, 1983).

1.4.5. Orientación preferencial de los peyotes con relación a sus nodrizas.

Para conocer si existen preferencias en la ubicación de los peyotes bajo el dosel, se consideraron cuadrantes imaginarios bajo el dosel de su nodriza de 90° hacia cada punto cardinal (Norte = 315° - 45°, Este = 45° - 135°, Sur = 135° - 225° y Oeste = 225° - 315°) y con una brújula se determinó la orientación a la que se ubicaba cada individuo establecido bajo el dosel (Figura 1.1).

La determinación de la preferencia de los peyotes por establecerse en alguna orientación, se estimó bajo el supuesto de observar igual número de individuos

establecidos hacia cualquier punto cardinal. Los datos se analizaron mediante la prueba de Chi cuadrada (χ^2) (Zar, 2010) y residuos ajustados (Prueba de Haberman en Greig-Smith, 1983) para determinar su significancia estadística.

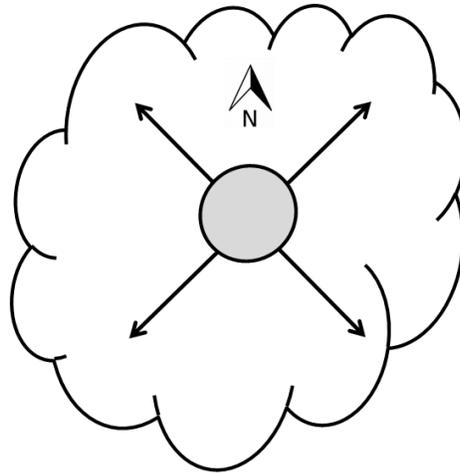


Figura 1.1. Esquema en el cual se muestran los cuadrantes considerados (90° /u) para cada orientación azimutal bajo el dosel de una planta nodriza.

1.5. RESULTADOS

1.5.1. Densidad y patrón de distribución intrapoblacional de *L. diffusa*.

La densidad encontrada en el sitio “Ermita” fue de 0.03 individuos/m². La densidad promedio encontrada en las parcelas de estudio es de 0.78 ± 0.10 EE individuos/m² (Tabla 1.1). Esto significa que dentro de las parcelas de estudio se encuentran 4 individuos de *L. diffusa* en un área de 5 m². La densidad mínima y máxima por parcela fue de 0.37 ind/m² (parcela 3) y 1.33 ind/m² (parcela 6) respectivamente (Tabla 1.1).

En la Tabla 1.2, se muestran los parámetros utilizados para determinar la distribución espacial mediante el Índice de Hopkins por parcelas y los valores globales considerando las diez parcelas. En todas las parcelas la distribución espacial señala un patrón agregado.

Tabla 1.1. Densidad poblacional de *Lophophora diffusa* en el sitio “Ermita”. Se presenta el número de parcelas estudiadas, el número de individuos y la densidad encontrada por parcela y en la población en total (N total = 380 individuos).

Número de parcela (49m ² /cu)	Número de Individuos	Densidad (ind/m ²)±EE
1	28	0.57
2	50	1.02
3	18	0.37
4	30	0.61
5	34	0.69
6	65	1.33
7	38	0.78
8	59	1.2
9	24	0.49
10	34	0.69
Total	380	0.78 ± 0.10

Tabla 1.2. Distribución poblacional de *Lophophora diffusa* por parcela en el sitio de estudio "Ermita". (C = Parcela, h = Prueba de Hopkins para la aleatoriedad, x_i = distancia de un punto aleatorio i al individuo más cercano; r_i = distancia de un organismo aleatorio i al vecino más cercano; gl = grados de libertad; F de dos colas; I_H = índice del patrón de agregación; P = nivel de significancia; A= distribución agregada).

	C 1	C 2	C 3	C 4	C 5	C 6	C 7	C 8	C 9	C 10	TOTAL
$\Sigma (x_i^2)$	394624	278896	487824	318352	438560	247536	490384	267616	239088	248736	3411616
$\Sigma (r_i^2)$	102672	97488	191952	94080	72624	31760	14480	16176	33088	50912	705232
H	3.84	2.86	2.54	3.38	6.04	7.79	33.87	16.54	7.23	4.89	4.84
gl	40,40	40,40	40,40	40,40	40,40	40,40	40,40	40,40	40,40	40,40	400,400
$F_{0.01(2)}$	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3	1.26
I_H	0.79	0.74	0.72	0.77	0.86	0.89	0.97	0.94	0.88	0.83	0.83
P	< 0.001	<0.002	<0.005	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
Distribución	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A

Tabla 1.3. Distribución de los individuos de *Lophophora diffusa* con relación al tipo de microhábitat. Número y porcentaje de individuos de *L. diffusa* observados y esperados por microhábitat. Residuos ajustados, valores mayores a 1.96 son significativos ($P \leq 0.05$).

Condición	Área (m ²)	Área (%)	Peyotes Obs.	Peyotes Obs. (%)	Peyotes Esp.	Residuos Ajustados
Con vegetación	281.57	57.5	296	78	218	5.25
Sin vegetación	208.43	42.5	84	22	162	-6.11
Total	490	100	380	100	380	

1.5.2. Preferencias por microambientes: parches con vegetación vs lugares abiertos.

De los 490 m² muestreados en las parcelas, el 57.5% (281.57 m²) se encuentra cubierto con vegetación y el 42.5% (208.43 m²) sin cubierta vegetal. El número total de individuos de *L. diffusa* encontrados en el área muestreada fue de 380. El 78% de los individuos se encontraron en zonas con cubierta vegetal. El 22% restante se encontró en espacios abiertos. La prueba de χ^2 y el análisis de residuos ajustados nos indican que *L. diffusa* se establece debajo del estrato arbustivo, rechazando las áreas abiertas ($\chi^2 = 64.89$, $P < 0.0001$; Tabla 1.3).

Tomando en cuenta el tamaño de los individuos (cm²), la prueba de χ^2 ($\chi^2 = 60.0$, $g.l = 5$, $P < 0.0001$) y de residuos ajustados indican que todas las categorías de tamaño se encuentran asociadas al dosel de las plantas nodrizas por lo que no hay reemplazo de las plantas nodrizas por los individuos de *L. diffusa* (Tabla 1.4).

Tabla 1.4. Distribución de los peyotes por categoría de tamaño bajo dosel. Residuos ajustados, valores mayores a 1.96 son significativos ($P \leq 0.05$).

Categorías de tamaño (cm ²)	Individuos totales	Observados	Esperados	Residuos ajustados
P (0.1-3.5)	39	34	20	3.13
J1 (3.6-10.5)	98	77	49	3.94
A1 (10.6-19)	86	58	43	2.29
A2 (19.1-37)	95	75	48	3.90
A3 (37.1-55.9)	28	23	14	2.41
A4 (> 56)	34	29	17	2.91

1.5.3. Preferencia por especies nodrizas.

En la tabla 1.5 se presenta la cobertura por especie y el porcentaje de individuos de *L. diffusa* encontrados debajo de cada una de ellas.

Las tres especies con mayor cobertura fueron: *Larrea tridentata* (36.7%), *Acacia vernicosa* (21.2%), y *Opuntia leptocaulis* (18.3%), las cuales proporcionan el 76.2% de la cobertura vegetal y albergan al 82.8% de los peyotes que se encuentran en hábitats protegidos.

Las pruebas de χ^2 y de residuos ajustados indican que *L. diffusa* se establece preferentemente bajo el dosel de *Larrea tridentata* ($\chi^2 = 18.19$, $g.l.= 1$, $P < 0.001$) y de *Bursera fagaroides* ($\chi^2 = 19.07$, $g.l. = 1$, $P < 0.001$). Sin embargo, son escasos bajo el dosel de *Opuntia leptocaulis* ($\chi^2 = 9.87$, $g.l.= 1$, $P < 0.002$) y *Fouquieria splendens* ($\chi^2 = 6.71$, $g.l.= 1$ $P < 0.01$) donde la relación es significativamente negativa.

1.5.4. Orientación preferencial de los peyotes con relación a sus nodrizas.

En cuanto a las preferencias de orientación por parte de los individuos de *L. diffusa* debajo de su planta nodriza, la prueba de χ^2 y de residuos ajustados nos indica que los peyotes prefieren establecerse al lado este de las plantas nodriza ($\chi^2 = 14.1$, $g.l = 3$, $P < 0.005$) y evitan el lado norte (Tabla 1.6).

Tabla 1.5. Especies a las que se asocia *L. diffusa* en el sitio “Ermita”. Prueba de residuos ajustados, valores mayores a 1.96 son significativos ($P \leq 0.05$).

Familia	Especie	Cobertura (m ²)	Cobertura (%)	Ind. de <i>L. diffusa</i> Observados	% Ind. de <i>L. diffusa</i> Observados	Esperados	Residuos Ajustados
Zygophyllaceae	<i>Larrea tridentata</i>	103.3	36.7	153	51.7	108.6	4.27
Fabaceae	<i>Acacia vernicosa</i>	59.8	21.2	61	20.6	62.9	-0.24
Cactaceae	<i>Opuntia leptocaulis</i>	51.5	18.3	31	10.5	54.1	-3.14
Rhamnaceae	<i>Karwinskia mollis</i>	22.2	7.9	23	7.8	23.4	-0.08
Verbenaceae	<i>Lippia graveolens</i>	23.1	8.2	17	5.7	24.3	-1.48
Fouquieriaceae	<i>Fouquieria splendens</i>	11.4	4.0	3	1.0	12.0	-2.59
Fabaceae	<i>Prosopis laevigata</i>	6.3	2.2	4	1.4	6.6	-1.01
Burseraceae	<i>Bursera fagaroides</i>	0.2	0.1	2	0.7	0.2	4.37
Cactaceae	<i>Coryphantha sp</i>	0.5	0.2	1	0.3	0.5	0.63
Euphorbiaceae	<i>Jatropha dioica</i>	0.8	0.3	1	0.3	0.9	0.14
Otras		2.5	0.9	0	0	2.6	-1.61
Total		281.6	100	296	100	296	

Tabla 1.6. Preferencias de orientación bajo el dosel de plantas nodriza por los individuos de *L. diffusa*. Prueba de residuos ajustados, valores mayores a 1.96 son significativos ($P \leq 0.05$).

Orientación	Observados	Esperados	Residuos Ajustados
N	51	74	-2.67
S	67	74	-0.81
E	92	74	2.09
O	86	74	1.39
Total	296	296	

1.6. DISCUSIÓN

Las densidades reportadas para las poblaciones de distintas especies de Cactáceas presentan una gran variación. Para las especies globosas (que son las que presentan una forma de crecimiento similar a la de *Lophophora diffusa*), se han reportado distintos valores: 1.04 ind/m² para *Mammillaria dixanthocentron* (Ramos-López, 2007); 0.028 ind/m² para *Mammillaria hamata* (Navarro-Carvajal y Castillo-Campohermoso, 2007); 0.71 ind/m² para *Turbinicarpus horripilus* (Matías-Palafox, 2007) y 0.25 ind/m² para *Ariocarpus scaphirostris* (Mandujano *et al.*, 2007) por mencionar algunas. Para *L. williamsii*, Islas-Huitrón (1999) ha reportado distintas densidades en el Estado de San Luis Potosí considerando el grado de perturbación del área en donde se establece (sitios conservados 3.83 ind/m² y sitios perturbados: 0.05, 0.11 y 0.42 ind/m²). En Cuatrociénegas, Coahuila, García-Naranjo y Mandujano (2010) reportan una densidad de 0.35 ind/m².

La densidad de *L. diffusa* encontrada en el sitio "Ermita" es de 0.03 ind/m². La densidad registrada dentro de las parcelas de estudio es de 0.78 ind/m² debido a que estas se establecieron en un parche de alta densidad de peyotes. La densidad del sitio de estudio, resultan ser similares a las densidades registradas en las otras cuatro poblaciones examinadas de esta especie (Agua del ángel: 0.13 ind/m²; Solidaridad: 0.04 ind/m²; San Juanico: 0.09 ind/m² y Peñamiller: 0.11 ind/m²) (ver capítulo 3), y son menores a las registradas por Álvarez-Hidalgo *et al.* (1999), para los sitios de Peña Blanca (2.22 ind/m²) e Higuierillas (9.84 ind/m²). Es probable que las densidades registradas en 1999 hayan sido altas debido a que el hábitat pudo haber presentado menor perturbación que en tiempos actuales. Es posible sugerir lo

anterior si se considera que para *L. williamsii* las densidades registradas en sitios alterados son similares a las densidades actuales de las únicas cinco poblaciones existentes de *L. diffusa*. Esto puede indicar que los sitios en donde habita el peyote queretano podrían estar altamente perturbados. Aunado a lo anterior, durante la realización de este estudio se registró la extracción de individuos de *L. diffusa* dentro de las parcelas establecidas en el sitio “Ermita”. También se registró la extracción en el sitio “Agua del Ángel”. Lo anterior sugiere que la extracción ilegal junto con la alteración del hábitat representa un factor que podría estar influyendo en la disminución de las densidades poblacionales (ver capítulo 3).

L. diffusa es una cactácea que habita en sitios donde el ambiente presenta una gran heterogeneidad ambiental, por lo que el patrón de distribución intrapoblacional que presenta es agregado. El patrón de distribución es similar al reportado para otras cactáceas con distintas formas de crecimiento, 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 *Ariocarpus scaphirostris* (Hernández-Oria *et al.*, 2003; Mandujano *et al.*, 2007), por mencionar algunas. El patrón de distribución espacial también es similar al encontrado para las poblaciones de *Lophophora williamsii* en Cuatrociénegas (Coahuila) y San Luis Potosí, de igual manera para *L. diffusa* en Higuierillas y Peña blanca (Querétaro) (Álvarez-Hidalgo *et al.*, 1999; Islas-Huitrón, 1999; Zúñiga *et al.*, 2005; García-Naranjo y Mandujano, 2010).

Considerando que en el sitio de estudio los individuos de *L. diffusa* se establecen de manera agregada, y tomando en cuenta los análisis en los que se evaluó la asociación de esta especie con el estrato arbustivo, se puede afirmar que los individuos de *L. diffusa*, se establecen preferentemente bajo los doseles de las plantas perennes.

Las principales especies que funcionan como nodrizas para *L. diffusa* son *Larrea tridentata* y *Bursera fagaroides*. Se conoce que el sustrato bajo *Larrea tridentata* contiene altas concentraciones de nitrógeno, sulfato y calcio, lo que contribuye al desarrollo de las “islas de fertilidad” y, por consiguiente, al éxito en el establecimiento de las plántulas de diversas especies (Whitford *et al*, 1997). Para el caso del género *Bursera*, algunas investigaciones demuestran que bajo su dosel se presenta acumulación de un gran número de semillas, así como de humedad, lo que facilita la adecuada germinación y el establecimiento de plántulas (Reyes-Olivas *et al.*, 2002; Sosa y Fleming, 2002; Flores y Jurado, 2003).

Debido a que la protección de las plantas nodriza ofrece un excelente ambiente para las etapas críticas del ciclo de vida, se podría esperar que las primeras etapas del ciclo de vida prefieran establecerse bajo los doseles de las mismas, sin embargo a largo plazo, la relación nodriza-planta protegida no siempre es benéfica y puede traer secuelas a la nodriza conforme va creciendo la planta protegida ya que comienza una competencia por recursos y dicha relación puede culminar en el desplazamiento o muerte de la nodriza (Yeaton, 1978; McAuliffe, 1984; Valiente-Banuet *et al.*, 1991b; Jiménez-Sierra y Jiménez-González, 2003). Para el caso de *L. diffusa* todas las categorías de tamaño se encuentran asociadas al dosel, lo que indica que no

reemplazan a sus plantas nodrizas. Esto ha sido reportado para otras especies globosas como *Coryphanta pallida*, *Mamillaria colina* y *Mamillaria casoi* (Valiente-Banuet *et al.* 1991a).

L. diffusa presenta preferencias por establecerse y crecer al lado Este de los arbustos nodriza y evita la ubicación hacia el lado Norte. La ubicación hacia el lado Este les permite recibir gran cantidad de energía y les ayuda a evitar la insolación del atardecer. Por otro lado, la orientación hacia el Norte les ofrece los microhábitats más sombreados durante todo el año, lo cual puede limitar la cantidad de energía que llega al sustrato y por consiguiente a la planta protegida.

1.7. CONCLUSIONES

- La densidad general de *L. diffusa* en el sitio "Ermita" es de 0.03 ind/m². La densidad media encontrada dentro de las parcelas de estudio es de 0.78 ind/m². En este sitio, la distribución espacial de los individuos es agregada y está relacionada con los parches de vegetación formados principalmente por *Larrea tridentata* y *Bursera fagaroides*. Todas las categorías de tamaño se encuentran preferentemente bajo el dosel de las plantas nodrizas lo que indica que no existe reemplazo de las mismas por los individuos de *L. diffusa*. Los peyotes presentan una distribución preferencial hacia el lado Este de las nodrizas, evitando el lado Norte, donde la radiación es menor.
- La información anterior, representa un argumento importante para sugerir la conservación no solo de la población de peyotes, sino también la conservación de la comunidad vegetal arbustiva de la cual *L. diffusa* depende para el éxito de su establecimiento y sobrevivencia.

1.8. BIBLIOGRAFÍA

- Álvarez-Hidalgo S., C. González-Salvatierra, K. Juárez-Arriaga, M. Y. Pazaran-Navarijo y H. Suzán. 1999. *Análisis poblacional de Lophophora diffusa en la zona de Higuierillas-Peña blanca Querétaro*. En cactáceas y otras plantas suculentas. II congreso mexicano, I congreso latinoamericano y del caribe. Sociedad Mexicana de Cactología. Oaxaca, México. Pág. 74.
- Anderson E. F. 1969. The biogeography, ecology and taxonomy of *Lophophora* (Cactaceae). *Brittonia*. **21**: 299-310.
- Anderson E. F. 2007. *Peyote el cactus divino*. Laertes. Barcelona, España. 254 pp.
- Begon M., J. L. Harper y C. L. Townsend. 1999. *Ecología: individuos, poblaciones y comunidades*. Omega. Barcelona, España. 886 pp.
- Bravo-Hollis H. 1978. *Las cactáceas de México*. Vol. 1. Universidad Nacional Autónoma de México. México. D. F. México.
- Carrillo-Ángeles I. y M. C. Mandujano. 2011. Patrones de distribución espacial en plantas clonales. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. **89**: 1-18.
- Castro-Cepero V., R. Eyzaguirre-Pérez y A. Ceroni-Stuva. 2006. Supervivencia de plántulas de *Melocactus peruvianus vaupel* y *Haageocereus pseudomelanostele* subsp. *aureispinus* (Rauh y Backeberg) Ostolaza, en condiciones experimentales. Cerro Umarcata, Valle del Río Chillón, Lima. *Ecología Aplicada*. **5** (002): 61-66.
- 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.
- 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.
- García-Naranjo Ortiz de la Huerta A. y M. C. Mandujano. 2010. Patrón de distribución espacial y nodricismo del peyote (*Lophophora williamsii*) en Cuatrciénegas, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. **55** (2): 36-55.
- Godínez-Álvarez H., T. Valverde y P. Ortega-Baes. 2003. Demographic trends in the cactaceae. *The Botanical Review*. **69**:173-203.
- Golubov J., M. C. Mandujano y C. Montaña. 2000. Cactáceas asociadas a pastizales de *Hilaria mutica* (Buckl.) Benth. en la Reserva de la Biosfera de 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.

- Islas-Huitrón H. 1999. *Estudio ecológico de Lophophora williamsii* (Lem.) Coulter en una comunidad vegetal perturbada del desierto de San Luis Potosí. Tesis de licenciatura. Facultad de Estudios Superiores-Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México. Estado de México, México.

- 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.

- Krebs J. C. 1999. *Ecological Methodology*. Benjamin/Cummings. 2^a ed. University of California. California, U. S. A. 620 pp.

- Mandujano M. C., A. Flores-Martinez, J. Golubov y E. Ezcurra. 2002. Spatial distribution of three globose cacti in relation to different nurse-plant canopies and bare areas. *The Southwestern Naturalist*. **47**(2): 162-168.

- 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.

- 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.
- McAuliffe J. R. 1984. Prey refugia and the distributions of two Sonoran desert cacti. *Oecologia*. **65**: 82-85.
- Montero-Anaya D. y O. R. García-Rubio. 2010. *Análisis espacial por índices de distancia (SADIE) de Lophophora williamsii en tres parcelas con diferente grado de perturbación en San Luís Potosí*. VII Simposio Internacional sobre la Flora Silvestre en Zonas Áridas. Universidad de Sonora. Hermosillo, Sonora, México. Pág 217-231.
- 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.
- Navarro-Carvajal M. C. y A. D. Castillo-Campohermoso. 2007. Estado actual de la población de *Mammillaria hamata* en los Angeles Tetela, Puebla, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. **52**(3): 68-78.
- 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.
- Ramos-López A. L. 2007. *Estudio poblacional de Mammillaria dixanthocentron Backeb. ex Mottram en el Valle de Cuicatlán, Oaxaca*. Tesis de Maestría en Ciencias. Centro interdisciplinario de investigación para el desarrollo integral regional unidad Oaxaca. Instituto Politécnico Nacional. Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca. México.

- Reyes-Olivas A., E. García-Moya y L. López-Mata. 2002. Cacti-shrub interactions in the coastal desert of northern Sinaloa, México. *Journal of Arid Environments*. **52**: 431-445.
- 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.
- Sánchez-Salas J., G. Muro-Pérez, E. Estrada-Castillón, M. García-Aranda y J. A. Alba-Ávila. 2011. Registro de una nueva localidad de *Lophophora williamsii* (Cactaceae) a punto de extinción por saqueo en Coahuila, México. *Journal of the Botanical Research Institute of Texas*. **5**(2): 685-687.
- Santini N., H. Flores-Moreno, M. E. Ávila-Muñoz, M. Díaz-Coránguez, F. Gasteazoro-Piñeiro y C. Martorell. 2007. La cobertura de espinas de los cactus determina que éstos se establezcan bajo nodrizas con distinta fenología. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. **52** (2): 36-45.
- Smith T. M. y R. L. Smith. 2006. *Elements of ecology*. 6ª ed. Benjamin Cummings. San Francisco, CA. U. S. A. 658 pp.
- Sosa V. y T. H. Fleming. 2002. Why are columnar cacti associated with nurse plants? In: Fleming T. H. y A. Valiente-Banuet (eds.). *Evolution, ecology and conservation of columnar cacti and their mutualist*. University of Arizona Press. Tucson , Arizona. U.S.A. 371 pp.
- Terry M. 2008. Stalking the wild *Lophophora*. Part 2. Zacatecas, San Luis Potosí, Nuevo León and Tamaulipas. *Cactus and Succulent Journal*. **80**(5): 221-228.

- Valiente-Banuet A., A. Bolongaro-Crevenna, O. Briones, E. Ezcurra, M. Rosas, H. Nuñez, G. Barnard y E. Vázquez. 1991a. Spatial relationships between cacti and nurse shrubs in a semi-arid environment in central Mexico. *Journal of Vegetation Science*. **2**: 15-20.
- Valiente-Banuet A., F. Vite y J. A. Zavala-Hurtado. 1991b. Interaction between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse shrub *Mimosa luisana*. *Journal of Vegetation Science*. **2**: 11-14.
- Whitford W. G., J. Anderson, P. M. Rice. 1997. Stemflow contribution to the “fertile island” effect in creosotebush, *Larrea tridentata*. *Journal of arid environments*. **35**: 451-457.
- Yeaton R. I. 1978. A cyclical relationship between *Larrea tridentata* and *Opuntia leptocaulis* in the northern Chihuahuan desert. *Journal of Ecology*. **66**: 651-656.
- Zar J. H. 2010. *Biostatistical Analysis*. 5ª Ed. Pearson. New Jersey, U.S.A. 944 pp.
- Zúñiga B. G. Malda y H. Suzán. 2005. Interacciones planta-nodriza en *Lophophora diffusa* (Cactaceae) en un desierto subtropical de México. *Biotrópica*. **37**(3): 351-356.

X. CAPÍTULO 2.

CARACTERÍSTICAS REPRODUCTIVAS Y DINÁMICA POBLACIONAL DE *Lophophora diffusa*

2.1. RESUMEN

Se presentan algunas características sobre la biología reproductiva y la dinámica poblacional de *Lophophora diffusa* en la localidad “Ermita” (Cadereyta de Montes, Qro.). La biología reproductiva se estudió a través de censos mensuales de las estructuras reproductoras y observaciones en la época de floración. Se encontraron dos picos de floración al año. La especie es autoincompatible y es polinizada por himenópteros. Los frutos presentan alrededor de 27 semillas. Para el estudio de la dinámica poblacional se establecieron diez parcelas permanentes de 7 m de lado y se realizaron observaciones durante tres años consecutivos (2010 - 2012). La estructura poblacional por coberturas (cm^2) muestra una distribución de frecuencias multimodal, con escasez de plántulas y de adultos 3 y 4. Los valores de las tasas finitas de crecimiento poblacional (λ), calculadas a través de matrices de transición de Lefkovitch fueron de 0.79 (± 0.10) y de 0.98 (± 0.12), para el primero y segundo año respectivamente, cuyo promedio indica una disminución anual del 11% de la población. La permanencia es el proceso demográfico de mayor contribución relativa a los valores de λ y los adultos A2 muestran especial relevancia en la dinámica poblacional. Los datos obtenidos sustentan el cambio de categoría de riesgo de la especie de amenazada (A) a especie en peligro de extinción (P) (ver capítulo 3).

2.2. INTRODUCCIÓN

2.2.1. Características reproductivas.

La reproducción es un proceso biológico a través de la cual se forman nuevos individuos y esto permite la permanencia de las especies a través del tiempo. En las plantas, la reproducción puede llevarse a cabo mediante tres procedimientos: 1) La vía sexual, en donde se lleva a cabo la unión de gametos para formar una célula diploide (cigoto) que genera un nuevo individuo. En este proceso los nuevos individuos (genetos) son genéticamente diferentes a aquéllos individuos que los produjeron. 2) La vía asexual, en donde se originan nuevos individuos genéticamente idénticos al parental, sin la intervención de gametos, y son capaces de llevar a cabo todos los procesos ontogénicos del desarrollo embrionario y 3) La vía asexual de tipo clonal o vegetativa, en donde por medio de la fragmentación de un órgano de la planta (rizomas, estolones, bulbos, porciones de tallo o de hojas, entre otras), se producen nuevos individuos (rametos) los cuales tienen un genotipo idéntico al de la planta madre y tienen la capacidad, con el tiempo, de reproducirse vía sexual o asexual (Harda *et al.*, 1997; Begon *et al.*, 1999; Plasencia-López, 2003; Clark, 2004; Martínez-Peralta, 2007; Matías-Palafox, 2007). La frecuencia de los distintos eventos reproductivos vía sexual o asexual determinan en gran medida la diversidad genética presente en las poblaciones y su capacidad evolutiva ante los cambios ambientales (Futuyma, 1998).

Entre los aspectos que deben considerarse al estudiar la reproducción sexual de las plantas podemos mencionar: la fenología, los sistemas de cruza y el éxito reproductivo (fruit set y seed set) los cuales están determinados en gran medida por

la acción de los polinizadores (Cruden, 1977; Begon *et al.*, 1999; McIntosh, 2002; Matias-Palafox, 2007).

La fenología describe los eventos biológicos recurrentes en el tiempo (*i.e.* la formación de botones, flores y frutos a lo largo del año), su sincronización con eventos bióticos (presencia de polinizadores) y abióticos (temperatura y lluvias), así como la coincidencia o el desfase de los eventos biológicos que realizan otros individuos de la misma o de diferente especie (Lieth, 1974; de Bie *et al.*, 2002). La fenología floral influye en el éxito reproductivo a nivel individual y poblacional y tiene consecuencias hasta en el funcionamiento de los ecosistemas (McIntosh, 2002).

La fenología floral a nivel individual incluye atributos como: la fecha de la primera floración, la duración de la época de floración y el número de flores producidas por la planta durante cada época. Mientras que la fenología floral a nivel poblacional tiene propiedades agregadas en cuanto a la sincronización de la floración de los individuos, la duración de la floración colectiva, así como la distribución temporal del número de flores producidas (Schmitt *et al.*, 1987).

La fenología reproductiva de las especies de la familia Cactaceae ha sido escasamente estudiada. Sin embargo se sabe que especies globosas de diferentes géneros (*e.g.* *Mammillaria*, *Turbinicarpus*, entre otros) comienzan a reproducirse a principios de invierno y su periodo reproductivo puede durar más de cinco meses. También se sabe que algunas especies columnares de distintos géneros (*e.g.* *Carnegiea*, *Cephalocereus*, *Neobuxbaumia*, entre otros) se reproducen a principios de la primavera y sus periodos reproductivos duran de dos a cuatro meses, aunque existen otras especies de cactus columnares que pueden producir flores y frutos todo

el año (e.g. *Stenocereus*, *Weberbauerocereus*, entre otras) (Sahley, 1996; Ruiz *et al.*, 2000; Godínez-Álvarez *et al.*, 2003).

Los sistemas de cruce determinan la forma en la cual los genes pasan a la siguiente generación y se reconocen tres tipos: 1) Entrecruza: en donde los gametos de distintos individuos se unen para formar un cigoto. 2) Autocruza: en donde los gametos del mismo individuo se unen para originar un cigoto, y 3) Mixto: en donde el sistema de entrecruza y autocruza participan en la reproducción de los individuos de la población (Harda *et al.*, 1997; Plasencia-López, 2003; Martínez-Peralta, 2007; Matías-Palafox, 2007).

Los sistemas de cruce reportados en las cactáceas son predominantemente de entrecruza (e.g. *Ariocarpus fissuratus*, *Turbincarpus horripilus*, entre otros) y el mixto (e.g. *Grusonia bradtiana*, *Melocactus curvispinus*, entre otros) mientras que la autocruza es poco frecuente (Nassar y Ramírez, 2004; Plasencia-López, 2004; Martínez-Peralta, 2007; Matías-Palafox, 2007).

La reproducción del peyote es principalmente vía sexual. Las plantas florecen a finales de la primavera y durante gran parte del verano. En condiciones de cultivo, es necesario hacer polinización manual cruzada en las flores de *L. diffusa* para garantizar la obtención de semillas. Las plantas de peyote también se reproducen por medios vegetativos y esta vía de reproducción es comúnmente utilizada en condiciones de cultivo. Los nuevos brotes o retoños producidos por las areolas laterales, al alcanzar un tamaño suficiente, pueden ser desprendidos, sembrados en otro sitio y sobrevivir, debido a la capacidad que tienen para producir raíces

adventicias (Anderson, 2007). *Lophophora diffusa* es una especie autoincompatible, es decir, no puede fecundarse con su propio polen (Sánchez-Martínez *et al.*, 2006).

2.2.2. Demografía.

Una población se define como un grupo de individuos de la misma especie que viven en la misma región. Los individuos pertenecientes a una población tienen altas probabilidades de interactuar y de reproducirse entre sí, debido a que dependen de los mismos recursos y reciben influencia de los mismos factores ambientales (Campbell y Reece, 2007).

La ecología de poblaciones es una disciplina que estudia a las poblaciones de las especies en relación con el medio ambiente. Investiga las causas que determinan: el tamaño de las poblaciones, la densidad (número de individuos por unidad de área), la distribución espacial (ubicación de los organismos en un plano lo cual refleja los patrones de propagación, dispersión y establecimiento), la estructura poblacional (número de individuos por categoría basada en edad, tamaño o estadio de ciclo de vida), además de indagar en el cómo y el por qué dichas propiedades cambian a través del tiempo (Franco, 1990; Challenger, 1998; Campbell y Reece, 2007).

El objetivo fundamental de esta disciplina es lograr hacer tres tipos de inferencias: 1) Conocer el estado actual de la población, es decir, determinar la tasa de crecimiento a través de los nacimientos, las muertes, la inmigración y la emigración; 2) Distinguir los factores de la evolución que han moldeado las características poblacionales tales como: la edad a la primera reproducción, el número de veces que un organismo se

reproduce, el número de descendientes en cada evento reproductivo, la longevidad máxima, entre otras; 3) Modelar el futuro de la población (Franco, 1990).

La ecología de poblaciones se apoya en la demografía, la cual se enfoca en estimar estadísticamente el éxito de los procesos vitales de las poblaciones tales como la natalidad, el desarrollo, la reproducción y la mortalidad, los cuales, permiten describir la dinámica de una población en el tiempo ecológico y la evolución de las historias de vida en el tiempo evolutivo (Caswell, 1989; Franco, 1990; Pianka, 2011).

El estudio de la dinámica poblacional permite entender la diversidad de historias de vida que existen entre las especies, identificar los factores que han influido en su evolución y ayuda a implementar programas para el adecuado manejo y conservación de las especies silvestres (Silvertown *et al.*, 1993; Coates *et al.*, 2006; Jiménez-Sierra *et al.*, 2007).

2.2.3. Modelos matriciales.

El uso de los modelos demográficos permite 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 de transición, sin embargo, también se encuentran los modelos integrales de proyección. Las matrices de transición nos permiten evaluar los valores promedios de las tasas vitales (permanencia, crecimiento y reproducción) (Caswell, 1989; Zuidema y Franco, 2001; Jiménez-Sierra, 2003; Ellner y Rees, 2006; Ferrer-Cervantes *et al.*, 2012).

El uso de modelos matriciales requiere que los individuos de las poblaciones sean agrupados en diversas clases o intervalos. Se reconocen dos tipos de modelos

matriciales de proyección poblacional: El modelo de Leslie (1945) y el modelo de Lefkovitch (1965). La utilización de un modelo u otro, se basa en la forma en que se clasifican a los individuos de la población ya sea por su edad y progresión a subsecuentes clases de edad (matriz de Leslie) o por su tamaño o estadio de desarrollo en donde pueden permanecer en el tiempo (Lefkovitch) (Leslie, 1945; Lefkovitch, 1965, Caswell, 1989; Mandujano, 2007).

En estos modelos los números iniciales de los individuos en cada categoría conforman el vector (n_t) , es decir, el número de individuos iniciales por categoría en el tiempo t , el cual es multiplicado por una matriz "A", para determinar el número de individuos en el tiempo $t+1$. La matriz A, representa las probabilidades de que un elemento de una categoría determinada realice alguno de los procesos demográficos: crecimiento, permanencia y reproducción. Esta matriz es cuadrada (es decir, contiene el mismo número de filas que de columnas) y no negativa. La proyección de la distribución de las categorías por edad, etapa o estadio del ciclo de vida a través del tiempo están dadas por la siguiente ecuación:

$$n_{t+1} = (A)(n_t)$$

Cada entrada de la matriz A, se determinada como a_{ij} , donde la j indica el punto de partida de los elementos y la letra i , indica su destino. Cada entrada representa la contribución a una misma categoría o a otra en un intervalo de tiempo. (Lefkovitch, 1965; Crouse *et al.*, 1987; Caswell, 1989; Mandujano, 2007).

El modelo matricial de Leslie considera a los individuos que transitan de una categoría de edad a la siguiente en un lapso de tiempo t a $t+1$, por lo que la matriz de proyección \mathbf{A} solo contiene valores en el primer renglón (fecundidades) y en las casillas que se encuentran por debajo de la diagonal principal (subdiagonales), las cuales corresponden al crecimiento (Leslie, 1945; Caswell, 1989;). Este tipo de matriz se utiliza para estudiar esencialmente la dinámica poblacional de animales, por ejemplo para aves (LaHaye *et al.*, 2004; Lee *et al.*, 2008), para mamíferos (Montes *et al.*, 2000), entre otros.

En el modelo matricial de Lefkovitch los individuos pueden permanecer en el estadio inicial, retroceder o transitar a una o más clases en el periodo de tiempo considerado (de t a $t+1$). De esta manera la matriz de proyección \mathbf{A} contendrá en la primera fila las fecundidades por clase, en la diagonal principal las probabilidades de permanencia, en las subdiagonales las probabilidades de crecimiento y en las supradiagonales las probabilidades de retrocesos a categorías anteriores (Lefkovitch, 1965, Crouse *et al.*, 1987; Caswell, 1989; Martínez-García, 2006). Este tipo de matriz es generalmente usada en los estudios de dinámica de poblaciones vegetales, aunque también se ha utilizado para algunas poblaciones de animales como corales (Hughes, 1984; Hughes y Jackson, 1985), tortugas marinas (Crouse *et al.*, 1987), entre otros (Caswell, 1989).

La aplicación de estos modelos es relativamente sencilla, y se construyen a partir de la descripción gráfica del ciclo de vida y la valoración de cada uno de los procesos demográficos por intervalo (Caswell, 1989; Martínez-García, 2006; Matias-Palafox, 2007).

En la actualidad, existen una gran cantidad de paquetes estadísticos que nos facilitan los estudios de la dinámica poblacional como: **Pop tools** (Hood, 2010), **Matlab** (The Math Works Inc.) o el paquete **popbio** en R (Stubben y Milligan, 2007) por mencionar algunos.

Sin embargo, los modelos matriciales presentan algunas limitaciones ya que son sensibles al número de categorías elegidas y al número de individuos por categoría. Además, no consideran la estocasticidad demográfica y suponen que las poblaciones son cerradas, los recursos ilimitados, el ambiente constante e ignoran las presiones densodependientes. (Gotelli, 1995; Mandujano; 1995; Matías-Palafox, 2007).

2.2.4. Tasa finita de crecimiento poblacional (λ), estructura estable por categorías (w) y valor reproductivo (v).

Los modelos matriciales poblacionales permiten la determinación del valor de la tasa finita de crecimiento poblacional o lambda (λ), la cual corresponde al **eigenvalor dominante** (el de mayor valor) de la matriz; la estructura estable de edades, etapas o estadios (w) y el valor reproductivo por intervalo (v) los cuales corresponden a los **eigenvectores** derecho e izquierdo respectivamente. Si λ es menor a uno, indica que la población de estudio está decreciendo, si λ es igual a uno, el tamaño de la población es constante y si λ es mayor a uno, la población está creciendo. Es conveniente mencionar que el valor de λ es válido únicamente para el periodo de tiempo en el cual se estudió la población y será aproximado a R_0 (tasa neta de reproducción) sólo si los tiempos de observación corresponden a los tiempos

generacionales (Caswell, 1989; Gotelli, 1995; Jiménez-Sierra, 2003, Jiménez-Sierra *et al.*, 2007).

En un ambiente en condiciones constantes, la proporción de los individuos de las diferentes categorías de edades, etapas o estadios de la población tiende hacia una distribución estable; así la estructura estable por categorías o eigenvalor derecho (\mathbf{w}) se alcanza cuando las iteraciones de la matriz son suficientes para que los valores internos de este vector se estabilicen. Multiplicar la matriz por el vector \mathbf{w} es equivalente a multiplicar el vector por un escalar, siendo dicho escalar la tasa de crecimiento poblacional (λ) (Crouse *et al.*, 1987; Caswell, 1989; Gotelli, 1995; Ramos-López, 2007).

Esto es:

$$\mathbf{A} \mathbf{w} = \lambda \mathbf{w}$$

El valor reproductivo se obtiene de iteraciones de la matriz transpuesta, es decir, las filas se convierten en columnas, y se define como el eigenvalor izquierdo (\mathbf{v}) de la matriz. Este valor estima la contribución reproductiva esperada de cada categoría para el crecimiento de la población:

$$\mathbf{v}' \mathbf{A} = \lambda \mathbf{v}'$$

en donde \mathbf{v}' es el vector transpuesto de \mathbf{v} y \mathbf{A} es la matriz. (Crouse *et al.*, 1987; Caswell, 1989; Gotelli, 1995; Lopez-Ramos, 2007).

2.2.5. Análisis de sensibilidad y elasticidad.

Adicionalmente, el uso de modelos matriciales nos permite identificar a los elementos de la matriz con el mayor efecto absoluto o proporcional de los principales procesos demográficos (permanencia, crecimiento y fecundidad) sobre la tasa de crecimiento poblacional λ , por medio de los análisis de sensibilidad y elasticidad, respectivamente (Caswell, 1989; Valverde y Zavala, 2006; Jiménez-Sierra *et al.*, 2007).

El análisis de sensibilidad se expresa en una nueva matriz. Los elementos de esta matriz, s_{ij} , se pueden estimar directamente de los eigenvectores asociados a λ como:

$$s_{ij} = \partial\lambda/\partial a_{ij} = v_i w_j / \langle vw \rangle$$

donde v_i y w_j corresponden al i -ésimo y j -ésimo elemento de los eigenvectores izquierdo y derecho respectivamente; y $\langle vw \rangle$ describe al producto de los dos eigenvectores (un escalar) (Groenendael *et al.*, 1988; Caswell, 1989).

De la misma manera, el análisis de elasticidad se expresa en una nueva matriz, la cual está definida por elementos e_{ij} , como:

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

es decir, dividiendo cada una de las entradas de la matriz original (a_{ij}) entre λ y después multiplicando este resultado por la entrada correspondiente de la matriz de sensibilidades (s_{ij}). La suma de las elasticidades siempre es igual a uno ($\sum e_{ij}=1$) y cada uno de los valores de elasticidad (e_{ij}) corresponden a cada una de las entradas

de la matriz original (a_{ij}) y por consiguiente nos manifiestan su contribución al valor de λ (Caswell, 1989; de Kroon *et al.*, 1989; de Kroon *et al.*, 2000).

Silvertown *et al.* (1992) sugirieron que los análisis de elasticidad son útiles para clasificar a las especies de acuerdo a la contribución proporcional por proceso demográfico (fecundidad, permanencia y crecimiento) al valor de λ . Con la finalidad de comparar las historias de vida de las especies mediante la utilización de las elasticidades de los procesos demográficos, Silvertown *et al.* (1992) sugirieron el empleo de un espacio delimitado por tres ejes, conocido como triángulo demográfico, el cual representa la contribución relativa (elasticidad) a los valores de λ (Silvertown *et al.*, 1992; Rosas-Barrera y Mandujano, 2002; Jiménez-Sierra *et al.*, 2007).

El triángulo demográfico supone que las variables de historia de vida (fecundidad, permanencia y crecimiento) presentan “trade-offs” (disyuntivas) unas con otras, de tal manera que las especies o poblaciones que tengan mayor valor de fecundidad que de permanencia y de crecimiento serán ruderales, las especies con mayor valor de permanencia que de crecimiento y de fecundidad serán tolerantes al estrés y las especies con mayor valor de crecimiento que de fecundidad y de permanencia serán competidoras (Silvertown *et al.*, 1992; Rosas-Barrera y Mandujano, 2002).

Cabe mencionar que los análisis de sensibilidad y elasticidad han sido ampliamente usados para identificar a los elementos del ciclo de vida que son decisivos para cualquier esfuerzo de conservación y recuperación en especies silvestres (Valverde y Zavala, 2006).

Los estudios demográficos de diversas especies de la familia Cactaceae tienen una gran importancia, debido a que un gran número de especies son endémicas de México y varias se encuentran en alguna categoría de riesgo. En la lista mexicana de especies en peligro se encuentran incluidas 239 especies y 16 subespecies de esta familia. En la Lista Roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza y Recursos Naturales (UICN) se encuentran incluidas 59 especies y 6 subespecies; y en la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES), se encuentran 40 especies incluidas en el Apéndice I, y el resto de la familia en el Apéndice II (Arias *et al.*, 2005; Mandujano *et al.*, 2007). La inclusión de especies en una determinada categoría suele estar basada en evaluaciones subjetivas, por lo que la gran mayoría de las especies se encuentra en la necesidad de alguna evaluación objetiva del estado de sus poblaciones (Jiménez-Sierra, 2003; Mandujano, 2007).

La utilización de los modelos matriciales junto con los análisis de sensibilidad y elasticidad han dado la posibilidad de abordar aspectos importantes de la biología y de la dinámica de las poblaciones de cactáceas, incluidos los temas evolutivos, ecológicos y de conservación. Puntualmente la información demográfica ha sido utilizada para el análisis de historias de vida y políticas de conservación (Valverde y Zavala, 2006; Jiménez-Sierra *et al.*, 2007).

En cuanto al género *Lophophora*, son escasos los estudios relacionados con la demografía de las poblaciones naturales de las dos especies que conforman el género. Para *L. williamsii*, Islas-Huitrón (1999), señala que las poblaciones en San Luis Potosí se encuentran alteradas debido a la actividad agrícola y que presentan

bajos niveles de reclutamiento. García-Naranjo (2004) hace un reporte demográfico sobre una población en Coahuila, la cual se mantiene estable y sin reclutamientos de nuevos individuos durante dos años de estudio. Terry (2011), Terry *et al.* (2011) y Terry *et al.* (2012) señalan que la cosecha de los tallos de *L. williamsii* tiene consecuencias a nivel individuo y poblacional. Indican que *L. williamsii* es capaz de generar nuevos tallos y crecer de manera cespitosa después de sufrir la colecta de sus tallos. También demuestran que la cosecha de los tallos disminuye la tasa de sobrevivencia, la tasa de crecimiento y el tamaño de los individuos.

En cuanto a *L. diffusa* no existen reportes sobre su dinámica poblacional, sin embargo, Álvarez-Hidalgo *et al.*, (1999), reportan que la estructura basada en tamaños encontrada en dos poblaciones distintas indican escasez de individuos juveniles.

2.3. OBJETIVOS

Objetivo General.

Determinar algunas características de la reproducción sexual y de la dinámica poblacional de *Lophophora diffusa* (Croizat) Bravo.

Objetivos Particulares.

- Determinar las características de la biología reproductiva de *L. diffusa*, tales como: la fenología, el comportamiento floral, el sistema de cruza y el éxito reproductivo.
- Determinar la estructura poblacional de *L. diffusa*
- Conocer algunos parámetros de la dinámica poblacional (λ , w , v) de *L. diffusa* mediante el uso del modelo matricial de Lefkovitch.
- Determinar cuáles son los procesos y las categorías que tienen mayor impacto sobre los valores de lambda a través del análisis de elasticidad.
- Comparar las características de historia de vida de *L. diffusa* con la de otras cactáceas a través de su ubicación en el triángulo demográfico de Silvertown (1992).

2.4. MÉTODO

2.4.1. Características reproductivas.

2.4.1.1. Fenología.

Para conocer la fenología reproductiva se realizaron censos mensuales (de noviembre del 2010 a noviembre del 2011) de las estructuras reproductivas (primordios florales, flores y frutos) en 380 individuos de *L. diffusa*.

2.4.1.2. Comportamiento floral.

Para conocer el comportamiento de las flores, se siguieron 13 flores de 13 individuos distintos durante su antesis. Con la ayuda de un vernier digital, se tomaron las siguientes medidas cada dos horas: diámetro del perianto (mm), presencia de polen (dehiscencia de anteras) y la receptividad del estigma (apertura de los lóbulos y humedad). También se intentó cuantificar el néctar con la ayuda de microcapilares y se registró la temperatura ambiental. Se realizó la colecta de insectos que visitaron las flores y estos fueron conservados en alcohol al 70% para su posterior determinación con la ayuda de claves taxonómicas. Con los datos obtenidos se realizaron diagramas que muestran el comportamiento de las variables a través del tiempo.

2.4.1.3. Sistema de cruza.

Para determinar el sistema de cruza presente en la especie, se realizaron experimentos de polinizaciones (10 flores por tratamiento de distintos individuos):

- 1) Control: flores marcadas que no son sometidas a algún tratamiento.
- 2) Entrecruza artificial: flores aisladas de visitantes florales (con bolsas de organza), las cuales fueron polinizadas manualmente con un pincel impregnado de la mezcla de polen de diez flores de individuos distintos.
- 3) Autocruza artificial: Flores aisladas de visitantes florales (con bolsas de organza) y polinizadas manualmente con un pincel con el polen de sus mismas anteras.
- 4) Autocruza natural: flores aisladas de visitantes florales (con bolsas de organza) a las que no se les realizó ninguna manipulación.

Dos meses después de la realización de los experimentos de polinización, se cosecharon los frutos con el fin de estimar el éxito reproductivo (fruit set y seed set) de cada tratamiento. Los resultados fueron comparados mediante una prueba de χ^2 (Zar, 2010).

2.4.2. Estructura y dinámica poblacional.

En el sitio “Ermita” (ver capítulo 1) se seleccionó una zona con alta densidad de peyotes de 40 m x 250 m (1 ha) y se establecieron 10 parcelas de observación permanente de 7 m x 7 m, es decir de 49 m² (Figura 2.1).



Figura 2.1. Sitio de estudio “Ermita”, Cadereyta, Qro.

En cada parcela, todos los individuos de *L. diffusa* fueron marcados con un número consecutivo. Para ello se emplearon etiquetas de aluminio de 1.5 cm de largo por 1 cm de ancho, donde se grabaron los números de cada ejemplar. Cada etiqueta fue fijada al suelo con un clavo pintado de rojo de aproximadamente 3 cm de largo. Las etiquetas se colocaron a un costado de cada individuo y fueron cubiertas parcialmente con sustrato del sitio para evitar su extracción (Figura 2.2).



Figura 2.2. Individuo cespitoso de *Lophophora diffusa* el cual fue etiquetado para su seguimiento a través del tiempo.

Para cada parcela se elaboró un mapa (con coordenadas X, Y) en donde se ubicaron todos los individuos.

Con el fin de determinar si las cabezas o tallos ubicados cercanamente entre sí pertenecían a un mismo individuo, se desenterraron algunas de ellas. De esta manera, se constató que cabezas cuya separación espacial era menor a 0.5 cm

perteneían a un mismo individuo (tallos). El resto de las cabezas fueron consideradas como organismos sin ramificación o solitarios (Figura 2.3).



Figura 2.3. Individuo cespitoso de *L. diffusa*. Se desenterró para comprobar si las cabezas o tallos pertenecen al mismo individuo.

En julio de 2010, se realizó el primer censo poblacional donde con la ayuda de un vernier se determinó para cada cabeza: la altura, el diámetro mayor y menor y se contaron las estructuras reproductivas (botones, flores, frutos). A partir de los dos diámetros obtenidos, para cada cabeza, se estimó un diámetro promedio, con el cual se determinó la cobertura por individuo (cm^2) mediante la fórmula $\pi * r^2$. Para el caso

de los individuos cespitosos su cobertura total se obtuvo a través de la suma de las coberturas de cada uno de sus tallos. La cobertura fue utilizada para estructurar a la población.

En julio de 2011 y de 2012 se llevó a cabo el segundo y tercer censo poblacional, con los cuales se obtuvieron los datos para elaborar las matrices de proyección poblacional de los dos años de estudio (2010-2011 y 2011-2012), así como la matriz de proyección poblacional promedio.

Considerando la cobertura de cada individuo (cm^2), se establecieron seis categorías de tamaño, más la categoría de semilla (Tabla 2.1).

Tabla 2.1. Categorías de tamaño con base en las áreas o coberturas de *L. diffusa*.

Categoría	Coberturas en cm^2
Semilla (S)	-
Plántula (P)	0.1 - 3.5
Juvenil (J)	3.6 - 10.5
Adulto 1 (A1)	10.6 – 19
Adulto 2 (A2)	19.1 – 37
Adulto 3 (A3)	37.1 - 55.9
Adulto 4 (A4)	> 56

La fecundidad total representa la suma de todas las semillas producidas por todos los individuos en el año de observación. Para cada clase se determinó el número de frutos producidos y éste se multiplicó por el número promedio de semillas por fruto. Las tasas finitas de crecimiento poblacional (λ), las estructuras estables de edades (\mathbf{w}), los valores reproductivos por intervalo (\mathbf{v}), así como las matrices de sensibilidad y elasticidad se calcularon con la ayuda del software computacional Pop Tools

(Hood, 2010). Se utilizó el método analítico propuesto por Caswell (1989) para estimar el intervalo de confianza al 95% de los valores de las lambdas.

La importancia relativa de las categorías de tamaño y los procesos demográficos (permanencia, crecimiento, regresión y fecundidad) que más influyen en el valor de lambda fueron obtenidos a través del análisis de las matrices de elasticidad. Los valores de elasticidad se expresaron en porcentajes.

2.5. RESULTADOS

2.5.1. Características reproductivas.

2.5.1.1. Fenología.

Se presentaron dos periodos de floración durante el año: el primero de marzo a abril y el segundo de julio a octubre. Ambos periodos coinciden con las temperaturas más altas y con las precipitaciones más bajas registradas en el sitio (Figuras 2.4 y 2.5). La máxima producción de flores se presentó durante los meses de abril y agosto. Se observaron frutos en los individuos a lo largo de todo el año (excepto en los meses de marzo y abril) (Figura 2.6).

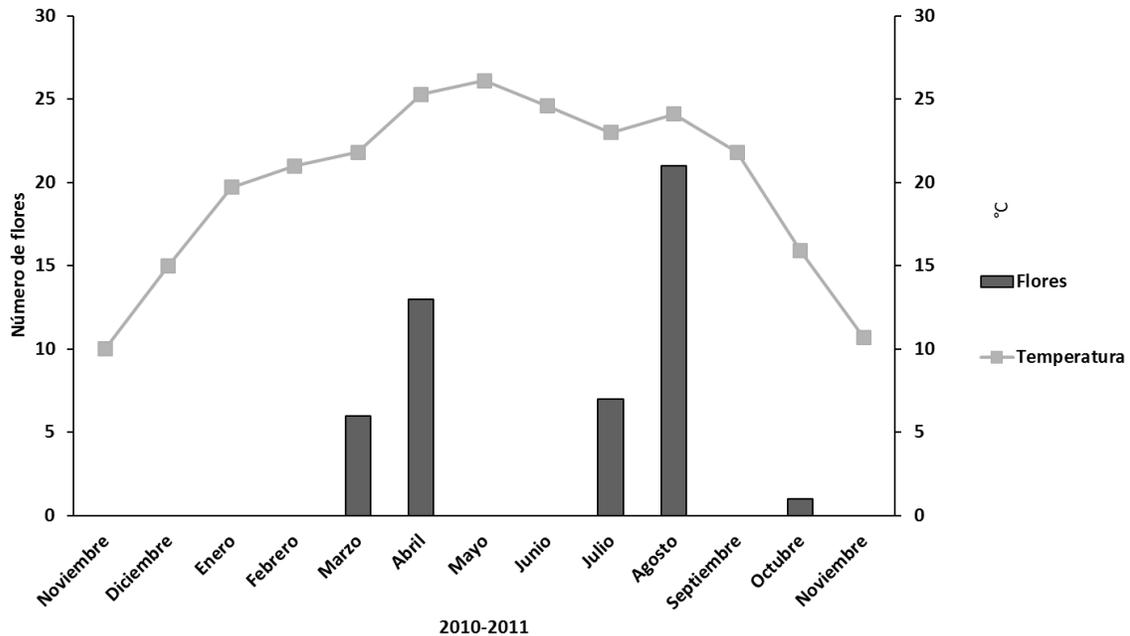


Figura 2.4. Fenología floral de *L. diffusa* y temperatura media mensual del sitio "Ermita" para el año 2010-2011 (N= 380 individuos).

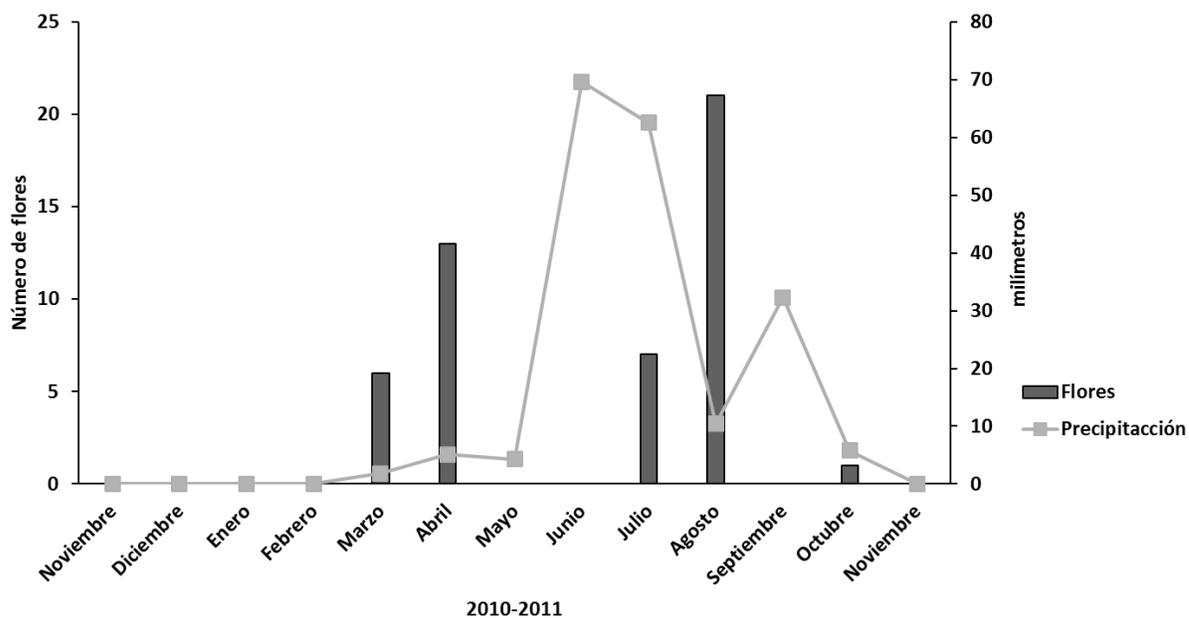


Figura 2.5. Fenología floral de *L. diffusa* y precipitación media mensual del sitio “Ermita” para el año 2010-2011 (N= 380 individuos).

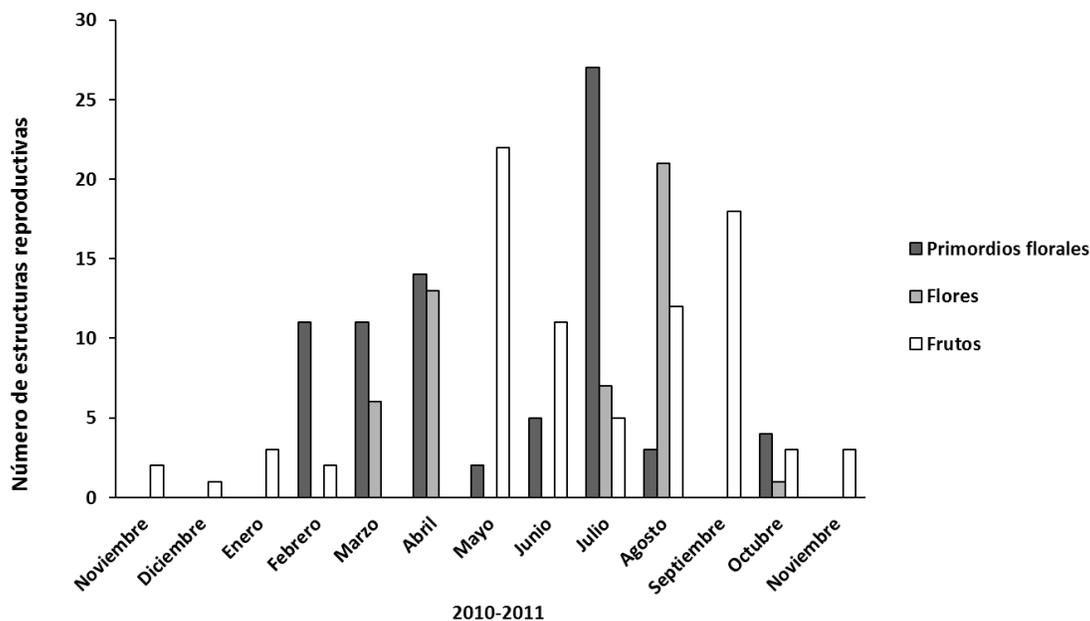


Figura 2.6. Fenología reproductiva (primordios florales, flores y frutos) presentes en la población de *L. diffusa* en el sitio “Ermita” (N= 380 individuos).

2.5.1.2. Comportamiento floral.

Se observó que las flores pueden vivir hasta tres días. Sin embargo, la mayoría de las flores que se utilizaron para la marcha floral, sólo abrieron un día, quizás como consecuencia de la manipulación de las mismas.

El seguimiento del comportamiento de las flores se realizó el 14 de septiembre de 2010. Las flores son diurnas, la antesis comenzó a las 09:00 h. y finalizó a las 17:00 h. La apertura máxima del perianto se presentó antes del registro más alto de la temperatura ambiental (Figura 2.7).

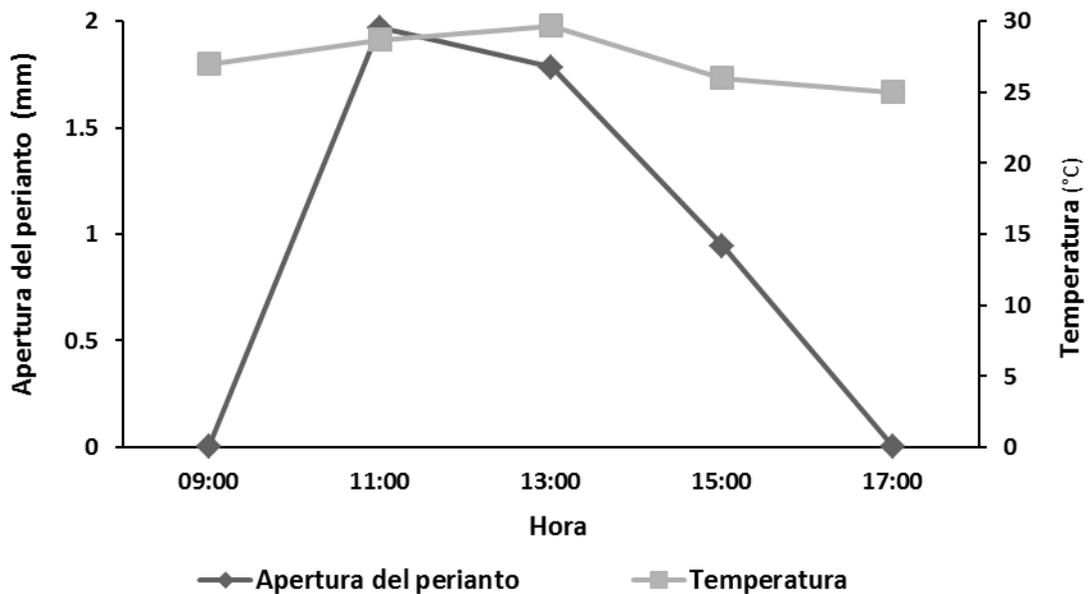


Figura 2.7. Comportamiento de la flor de *L. diffusa* (N= 13 flores).

Durante toda la antesis se registró que los estigmas de diversas flores presentaron receptividad. La frecuencia de estigmas receptivos presentó su máximo a las 13:00

h. Coincidiendo con la temperatura ambiental más alta (29 °C). La mayoría de las flores presentan polen disperso (presente en perianto) después del inicio de la antesis (11:00 h.), lo cual coincide con la mayor frecuencia de los visitantes florales (Figura 2.8). Los estambres presentan tigmotaxia, desplazándose hacia el centro de la flor como respuesta a un estímulo físico, lo que podría favorecer el traslado de polen de las anteras al cuerpo de los insectos. A pesar de los intentos por coleccionar néctar a diferentes intervalos de tiempo en distintas flores, no se pudo obtener el mismo, por lo cual éste no pudo ser cuantificado.

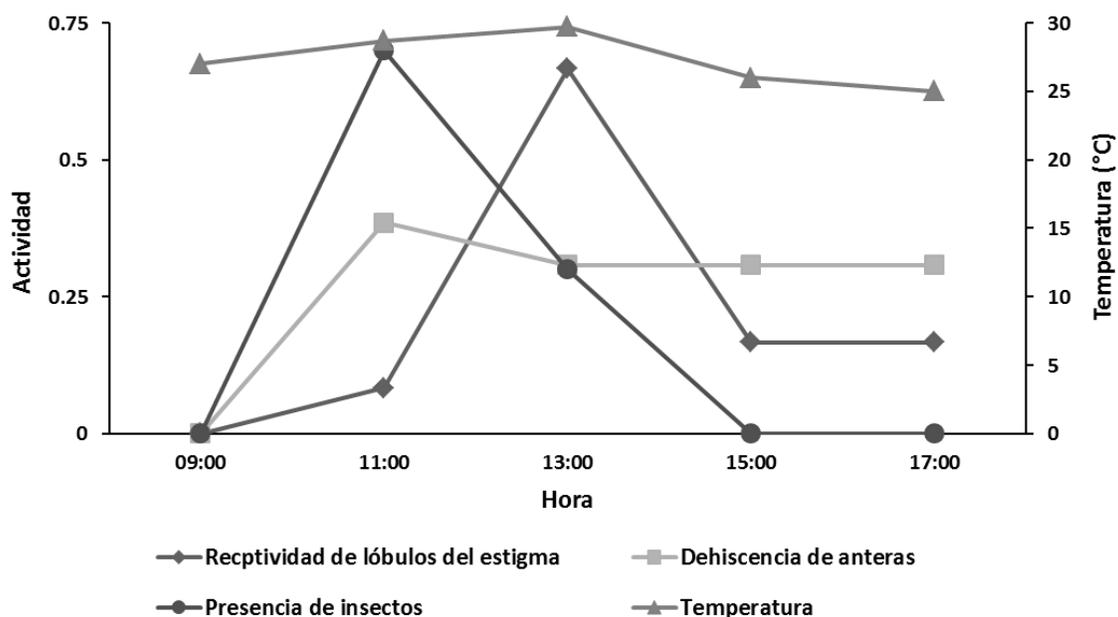


Figura 2.8. Comportamiento de las estructuras florales y frecuencia de las visitas de insectos a lo largo del día (N= 13 flores).

Todos los visitantes florales pertenecieron al Orden Himenóptera, los cuales pueden estar actuando como polinizadores. Se observaron también ortópteros depredando flores de peyote (Figura 2.9).

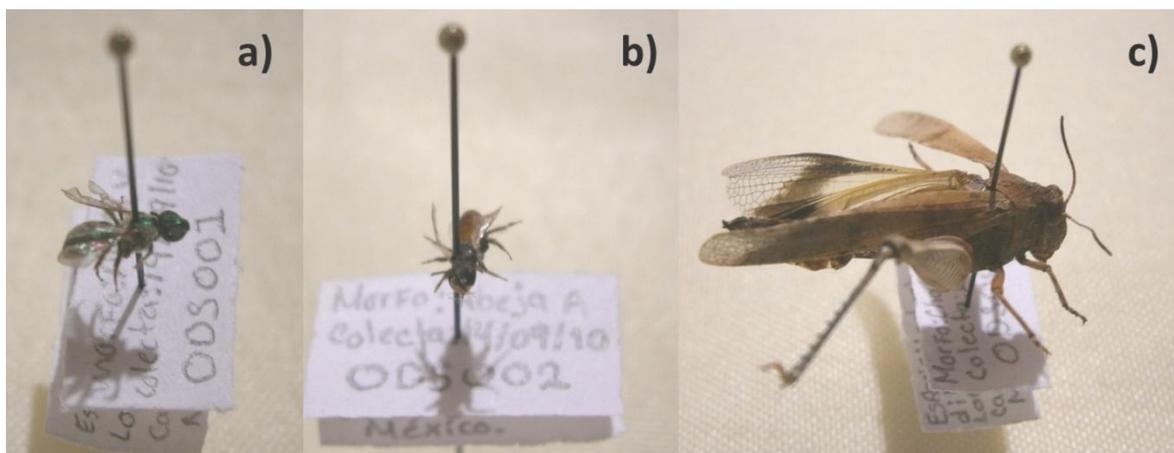


Figura 2.9. Visitantes florales de *L. diffusa* en la población “Ermita”: a) y b) Orden Himenóptera; c) Orden Ortóptera.

2.5.1.3. Sistema de cruza.

En lo que se refiere a “fruit set”, sólo se formaron frutos en el tratamiento control (70%) y en la entrecruza artificial (60%), no encontrándose diferencias significativas entre ambos tratamientos ($\chi^2 = 0.14$, $P = 0.7$) (Tabla 2.2), lo que señala que la especie es autoincompatible y requiere del polen de flores de otros individuos. Desafortunadamente no se pudo determinar el “seed set” de los experimentos debido a que los frutos son retenidos entre los tricomas apicales de la planta, lo que dificulta su extracción completa. Gracias a las colectas de frutos completos realizados eventualmente a lo largo del año en este sitio y en otras localidades ($n=14$), se

determinaron las siguientes características: 1) el peso promedio de los frutos secos es de $42 \text{ mg} \pm 13$ desviación estándar (DE); 2) El número promedio de semillas/fruto es de 27.6 ± 7.7 DE y 3) El peso promedio por semilla es de $1 \text{ mg} \pm 0.3$ DE, lo cual coincide con lo reportado por Trujillo-Hernández (2002), quién reporta el peso promedio de semillas de $0.966 \text{ mg} (\pm 0.11 \text{ DE})$.

Tabla 2.2. Resultados de los experimentos de polinización. Control: flores marcadas que no fueron sometidas a algún tratamiento. Entrecruza artificial: flores aisladas y polinizadas con polen de individuos distintos. Autocruza artificial: Flores aisladas y polinizadas con el polen de sus mismas anteras. Autocruza natural: flores aisladas a las que no se les realizó ninguna manipulación.

Tratamiento	Número de flores	Número de frutos	Proporción de frutos formados
Control	10	7	0.7
Entrecruza artificial	10	6	0.6
Autocruza artificial	10	0	0
Autocruza natural	10	0	0

2.5.2. Estructura y Dinámica poblacional.

Los censos realizados en el sitio Ermita permiten determinar que la mayoría de los individuos (84%) son solitarios (una cabeza) y que sólo una pequeña parte (16%) son cespitosos (más de una cabeza). La altura promedio de los individuos solitarios es de 1.5 cm y la de los individuos cespitosos es de 2.5 cm. La cobertura promedio de los individuos solitarios es de 15.9 cm^2 y la de los individuos cespitosos es de 68.1 cm^2 . Los individuos solitarios presentan en promedio siete areolas mientras que los individuos cespitosos presentan en promedio 35 areolas (Tabla 2.3).

Los individuos son reproductivos a partir de los 10.6 cm² de cobertura (≈4 cm de diámetro).

La estructura poblacional observada en los tres censos es multimodal y nos muestra un bajo porcentaje de plántulas, adultos 3 y adultos 4. La categoría mejor representada fue la de adultos 2 (Figura 2.10.). Las estructuras observadas en los tres censos no difirieron significativamente entre ellas (2010-2011, $X^2 = 0.77$, $P > 0.05$; 2011-2012, $X^2 = 0.29$, $P > 0.05$ y 2010-2012, $X^2 = 0.80$, $P > 0.05$).

Tabla 2.3. Características morfométricas de los individuos de *L. diffusa* en la población “Ermita”. Cobertura promedio, altura promedio y número de tallos promedio de los individuos.

	Número	Porcentaje	Tallos promedio ± EE (min-máx)	Cobertura promedio (cm ²) ± EE (min-máx)	Altura promedio (cm) ± EE (min-máx)	Areolas promedio ± EE (min-máx)
Individuos solitarios	320	84	1	15.9 ± 0.7 (0.4 - 60.8)	1.5 ± 0.04 (0.3 - 5)	6.72 ± 0.4 (0-32)
Individuos cespitosos	60	16	4 ± 0.4 (2 - 22)	68.1 ± 8.2 (6.4 - 404.2)	2.5 ± 0.25 (0.50 - 13)	35 ± 0.4 (0-153)
Total	380	100				

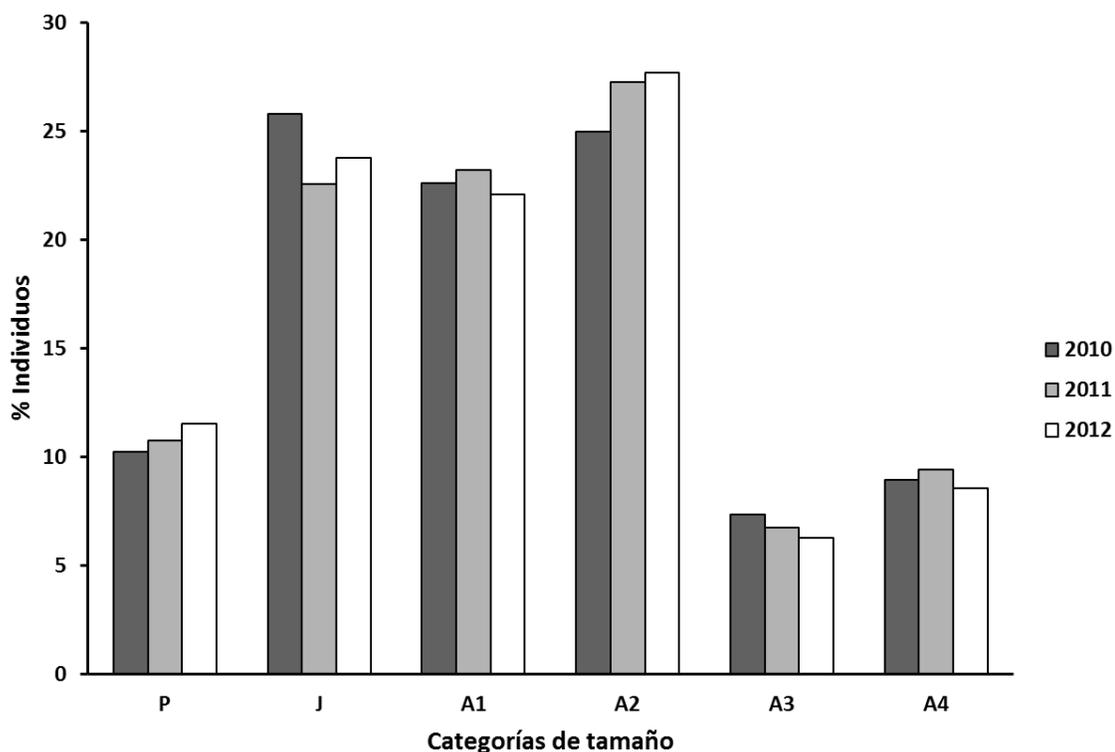


Figura 2.10. Estructura poblacional observada (%) en los tres años de estudio. P = plántulas, J = juveniles, A1 = Adultos 1, A2 = Adultos 2, A3 = Adultos 3, A4 = Adultos 4.

A partir del diagrama del ciclo de vida de *L. diffusa*, se construyeron las matrices de transición de Lefkovitch (Figura 2.11; Tabla 2.4).

La tasa finita de crecimiento poblacional (λ) obtenida para *L. diffusa* en el periodo 2010-2011 fue de 0.79 ± 0.10 (intervalo de confianza al 95%) lo que implica una disminución poblacional. Si estos valores por debajo de uno continúan a través del tiempo, la población desaparecerá. Para el periodo 2011-2012 se obtuvo una λ de 0.98 ± 0.12 (intervalo de confianza al 95%), este valor no difiere significativamente a

la unidad, por lo cual podemos pensar que la población para este año se mantuvo estable.

La matriz promedio muestra una tasa finita de crecimiento poblacional menor a la unidad $\lambda = 0.89$, lo que indica que la población disminuye en un 11% anual.

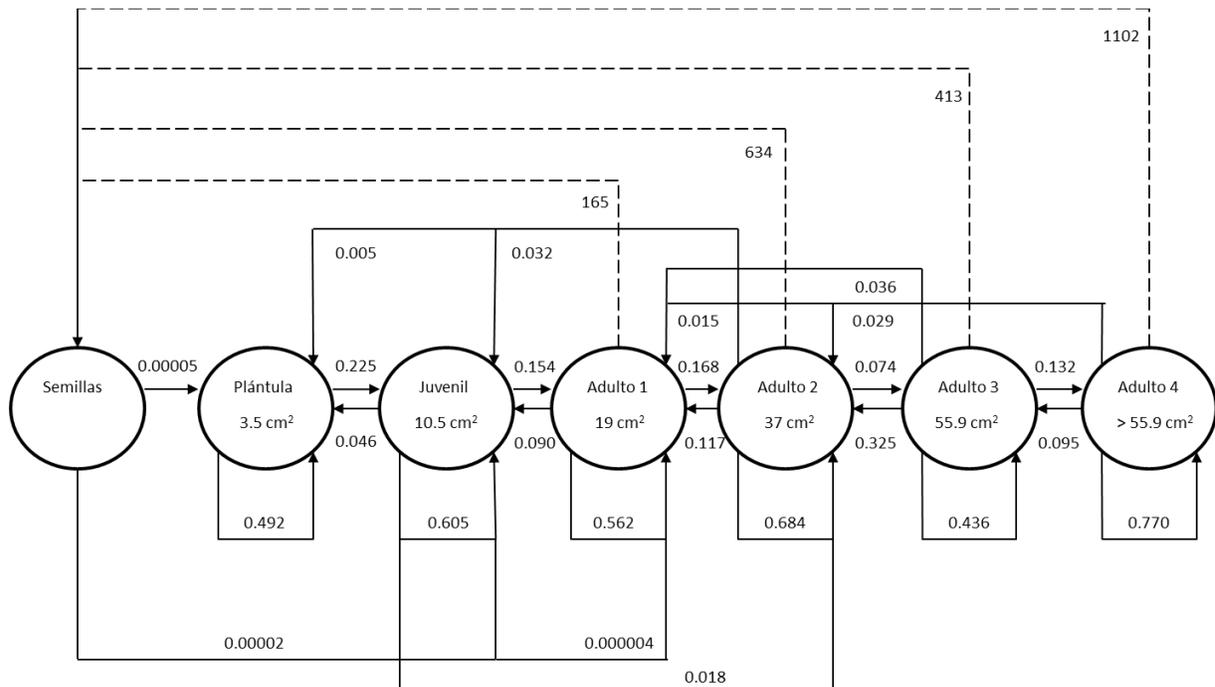


Figura 2.11. Ciclo de vida promedio (2010-2011, 2011-2012) de *Lophophora diffusa*. Los datos se obtuvieron del sitio Ermita, Querétaro. Los nodos (círculos) representan las categorías de tamaño. Las flechas que van hacia la derecha indican crecimiento, las flechas hacia la izquierda indican regresión. Las flechas discontinuas que corren por arriba de los nodos indican la contribución anual de semillas por categoría de tamaño (fecundidad). Las flechas que caen sobre el mismo nodo indican permanencia en la misma categoría. Los números representan la probabilidad de los procesos demográficos que se producen.

Tabla 2.4. Matrices de proyección poblacional anuales y promedio de *L. diffusa*. a) Matriz (2010-2011), b) Matriz (2011-2012) y c) Matriz promedio. Etapas: Semillas (S), Plántulas (P), Juveniles (J), Adulto 1 (A1), Adulto 2 (A2) Adulto 3 (A3) y Adulto 4 (A4). Lambda (λ), estructura estable (w) y valor reproductivo por intervalo (v), número de individuos en cada categoría (n_x) y probabilidad de muerte en cada categoría (q_x). Las entradas de la diagonal principal están subrayadas.

Matriz a)	Etapas								$\lambda_{2010-2011} = 0.79 \pm 0.10$	
		S	P	J	A1	A2	A3	A4	w	v
	S	<u>0</u>	0	0	165	634	413	1102	0.9980	1
	P	4.8E-05	<u>0.359</u>	0.061	0	0.011	0	0	0.0002	14295
	J	4.3E-06	0.231	<u>0.449</u>	0.093	0.053	0	0	0.0003	27099
	A1	0	0	0.143	<u>0.442</u>	0.147	0.071	0.029	0.0005	47393
	A2	0	0	0.020	0.163	<u>0.589</u>	0.250	0.059	0.0006	86724
	A3	0	0	0	0	0.074	<u>0.321</u>	0.118	0.0002	118797
	A4	0	0	0	0	0	0.214	<u>0.647</u>	0.0002	144429
	n_x		39	98	86	95	28	34		
	q_x		0.410	0.327	0.302	0.126	0.143	0.147		

Matriz		$\lambda_{2011-2012} = 0.98 \pm 0.12$								
b)	Etapas	S	P	J	A1	A2	A3	A4	w	v
	S	<u>0</u>	0	0	165	634	413	1102	0.9970	1
	P	5.6E-05	<u>0.625</u>	0.030	0	0	0	0	0.0002	8108
	J	3.0E-05	0.219	<u>0.761</u>	0.087	0.012	0	0	0.0007	13204
	A1	8.6E-06	0	0.164	<u>0.681</u>	0.086	0	0	0.0007	14619
	A2	0	0	0.015	0.174	<u>0.778</u>	0.400	0	0.0010	17673
	A3	0	0	0	0	0.074	<u>0.550</u>	0.071	0.0002	20739
	A4	0	0	0	0	0	0.050	<u>0.893</u>	0.0001	29223
	n_x		32	67	69	81	20	28		
	q_x		0.156	0.030	0.058	0.049	0.000	0.036		

Matriz		$\lambda_{\text{promedio}} = 0.89$								
Promedio	ETAPA	S	P	J	A1	A2	A3	A4	w	v
	S	<u>0</u>	0.000	0	165	634	413	1102	0.9976	1
	P	5.19E-05	<u>0.492</u>	0.046	0	0.005	0	0	0.0002	9533
	J	1.73E-05	0.225	<u>0.605</u>	0.090	0.032	0	0	0.0005	16786
	A1	4.32E-06	0.000	0.154	<u>0.562</u>	0.117	0.04	0.015	0.0006	23897
	A2	0	0.000	0.018	0.168	<u>0.684</u>	0.33	0.029	0.0008	36353
	A3	0	0.000	0	0	0.074	<u>0.44</u>	0.095	0.0002	45990
	A4	0	0.000	0	0	0	0.13	<u>0.770</u>	0.0002	58329
	q_x		0.28	0.18	0.18	0.09	0.07	0.09		
	total	7.35E-05	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	190889

2.5.2.1. Estructura de tamaños.

En la Figura 2.12 y 2.13, se comparan las estructuras observadas con las estructuras estables por intervalo (w), para el año correspondiente (2011 y 2012), en donde se observa que no existen diferencias significativas para ninguno de los dos años. (2011, $\chi^2 = 3.2$, $P > 0.05$ y 2012, $\chi^2 = 10.4$, $P > 0.05$).

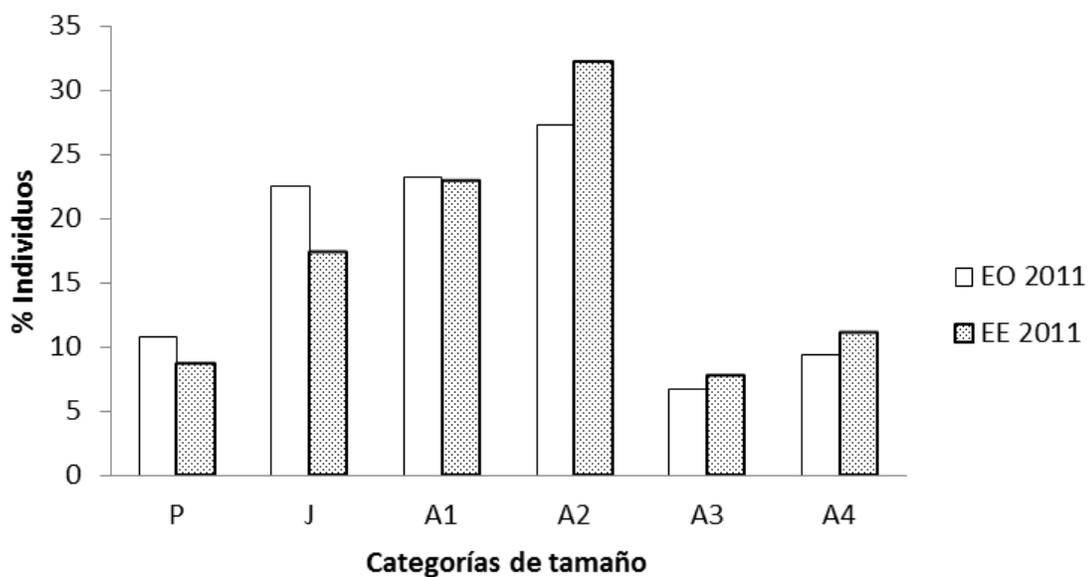


Figura 2.12. Estructura poblacional observada (EO) y estructura estable calculada (EE) para *L. diffusa* en el año 2011.

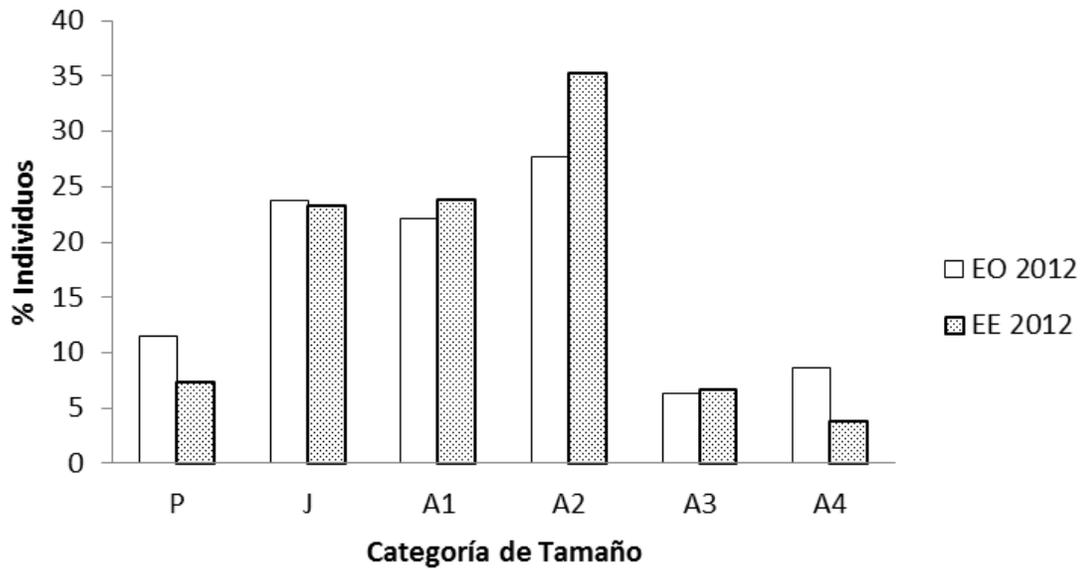


Figura 2.13. Estructura poblacional observada (EO) y estructura estable calculada (EE) para *L. diffusa* en el año 2012.

2.5.2.2. Valor reproductivo.

Para los dos años de estudio (2010-2011 y 2011-2012) se observa que los valores reproductivos se incrementan hacia los últimos intervalos de tamaños, siendo la categoría A4, la más importante, llegando a ser su contribución entre 4 y 10 veces mayor que el valor que presentan las plántulas. Sin embargo, es importante notar que la contribución al valor reproductivo fue bastante mayor en el periodo 2010-2011 que para el periodo 2011-2012 (Figura 2.14).

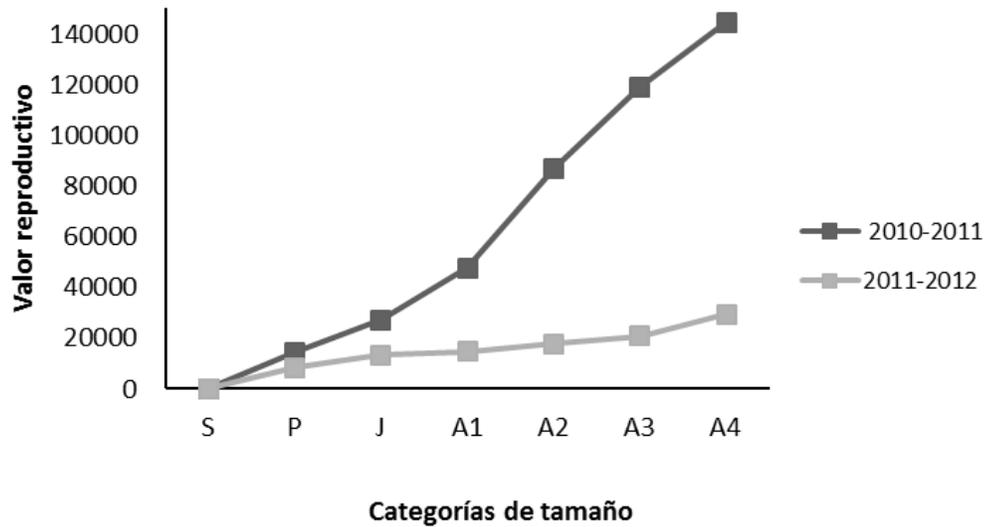


Figura 2.14. Valores reproductivos de *L. diffusa* por categorías de tamaño para ambos periodos de estudio (2010-2011 y 2011-2012).

2.5.2.3. Mortalidad.

En la Figura 2.15 se presenta el porcentaje de mortalidad por intervalo de tamaño para los dos años de estudio. La mortalidad difirió significativamente entre el primer y segundo año ($P < 0.0001$). En el primer año se presentó una mayor mortalidad en cada categoría de tamaño en comparación con la mortalidad para cada categoría en el segundo año.

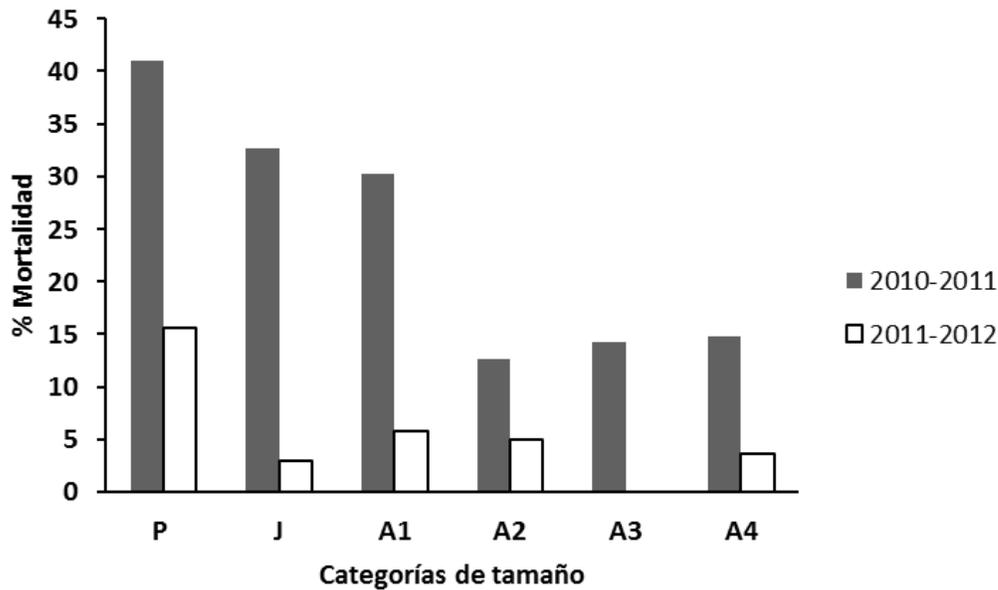


Figura 2.15. Porcentaje de mortalidad por categoría de tamaño para la especie *L. diffusa* durante los dos años de estudio (2010-2011 y 2011-2012) en el sitio “Ermita”.

2.5.2.4. Análisis de elasticidad.

En la Tabla 2.5 se presentan las matrices de elasticidad de *L. diffusa* para los dos años de estudio. Se observa para ambos años que la permanencia de los A2 tiene los valores más altos, lo que significa que cambios en la permanencia de estos individuos tendría mayor influencia sobre el valor de lambda. Se encontraron diferencias al comparar las elasticidades entre años, ya que para el primer año, la permanencia de A4 tiene especial importancia, mientras que en el segundo año, el valor más importante lo encontramos en la permanencia de los A1. La comparación de la contribución relativa por categoría para ambos años se muestra en la Figura 2.16, en donde existen diferencias significativas en los valores de elasticidades

obtenidos en el primer y segundo año para la categoría J ($X^2 = 8.0$, $P < 0.05$) y A4 ($X^2 = 37.5$, $P < 0.0001$).

Al analizar la contribución relativa de los procesos demográficos sobre los valores de lambda, encontramos para ambos años que la permanencia es mayor que el crecimiento, el cual es mucho mayor que la fecundidad. En ambos años se presentaron regresiones, es decir, disminución en el tamaño de los organismos. Esto se debe a la muerte de algunos de los tallos o cabezas (13.7% y 8.6%, para el primero y segundo año respectivamente). No existen diferencias significativas entre los valores obtenidos por categoría para el primer y segundo año ($X^2 = 5.5$, $P > 0.05$) (Tabla 2.5; Figura 2.17).

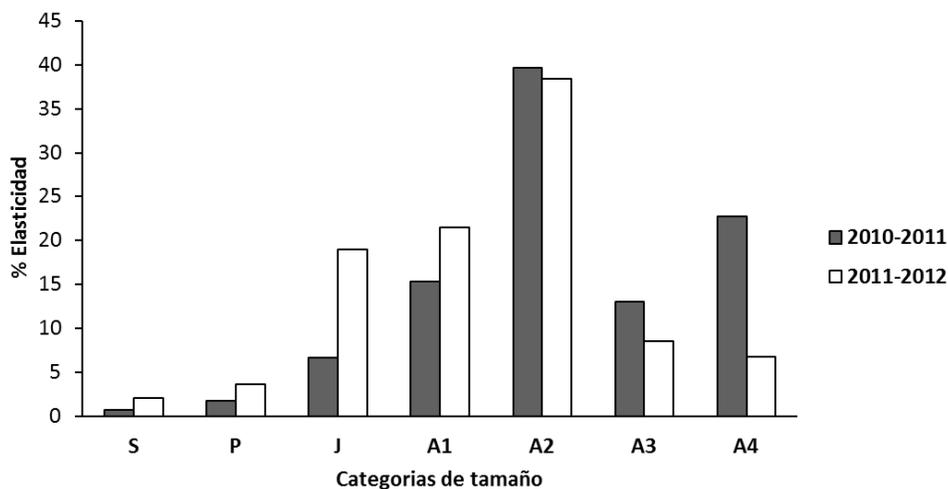


Figura 2.16. Valores de elasticidad (%) por categoría de tamaño para la especie *L. diffusa* durante los dos años de estudio (2010-2011 y 2011-2012) en el sitio “Ermita”. Las categorías J y A4 presentan diferencias significativas en sus valores de un año a otro ($P < 0.05$ y $P < 0.0001$ respectivamente).

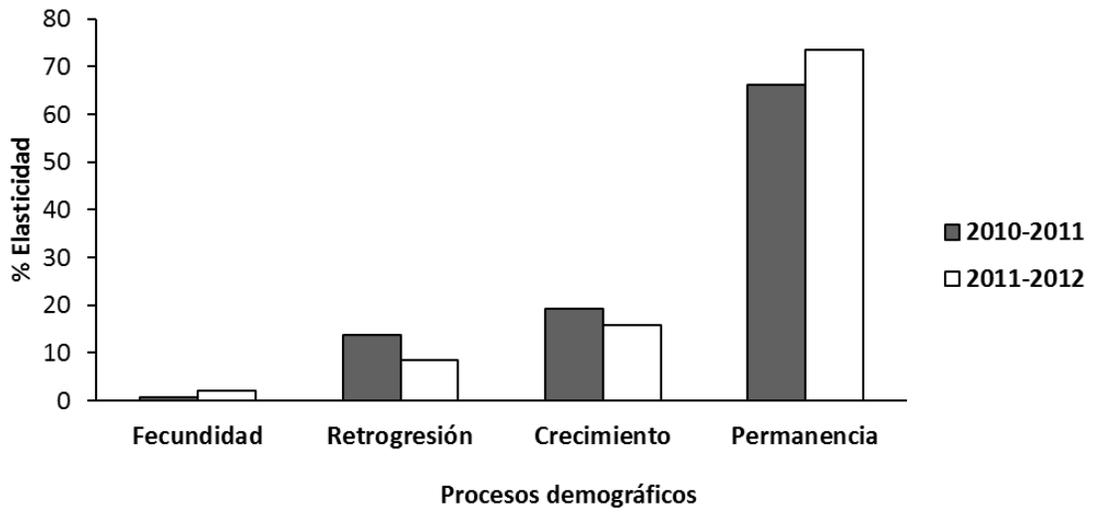


Figura 2.17. Valores de elasticidad (%) por proceso demográfico para la especie *L. diffusa* durante los dos años de estudio (2010-2011 y 2011-2012) en el sitio “Ermita”.

Tabla 2.5. Matrices de elasticidad a) 2010-2011 y b) 2011-2012. Semillas (S), Plántulas (P), Juveniles (J), Adultos 1 (A1), Adultos 2 (A2), Adultos 3 (A3), Adultos 4 (A4). Los valores de cada una de las matrices de elasticidad están expresados en proporción y la suma de ellos, para cada matriz, es igual a 1. La suma de los valores de la diagonal principal estima el valor relativo de la permanencia de los individuos en su misma categoría. La suma de los valores de la primera fila indican la importancia relativa de la fecundidad; la suma de los valores que se encuentran por debajo de la diagonal principal muestran el valor relativo del crecimiento y la suma de los valores que se encuentran por arriba de la diagonal principal nos muestra el valor relativo de las regresiones de los individuos a categorías de tamaño anteriores. Las entradas de la diagonal principal están subrayadas. Se resaltan con negrita los valores más altos. PD = Procesos Demográficos. Los valores por PD están expresados en porcentaje.

Matriz Elasticidad										
a)										
2010-2011	Etapas	S	P	J	A1	A2	A3	A4	PD	Elasticidad (%)
	S	<u>0</u>	0	0	0.001	0.004	0.001	0.002	Permanencia	66.2
	P	0.006	<u>0.008</u>	0.003	0	0.001	0	0	Fecundidad	0.7
	J	0.001	0.010	<u>0.038</u>	0.010	0.008	0	0	Crecimiento	19.4
	A1	0	0	0.021	<u>0.085</u>	0.040	0.005	0.003	Regresión	13.7
	A2	0	0	0.005	0.058	<u>0.293</u>	0.030	0.010		
	A3	0	0	0	0	0.050	<u>0.053</u>	0.028		
	A4	0	0	0	0	0	0.043	<u>0.185</u>		
	Total	0.007	0.018	0.067	0.154	0.397	0.131	0.228	Total	100

Matriz Elasticidad										
b)										
2011-2012	Etapas	S	P	J	A1	A2	A3	A4	PD	Elasticidad (%)
	S	<u>0</u>	0	0	0.002	0.014	0.002	0.003	Permanencia	73.4
	P	0.010	<u>0.023</u>	0.004	0	0	0	0	Fecundidad	2.1
	J	0.008	0.013	<u>0.147</u>	0.017	0.004	0	0	Crecimiento	15.9
	A1	0.003	0	0.035	<u>0.149</u>	0.028	0	0	Regresión	8.6
	A2	0	0	0.004	0.046	<u>0.304</u>	0.030	0		
	A3	0	0	0	0	0.034	<u>0.048</u>	0.004		
	A4	0	0	0	0	0	0.006	<u>0.062</u>		
	Total	0.021	0.036	0.190	0.215	0.384	0.085	0.068	Total	100

2.6. DISCUSIÓN

2.6.1. Características reproductivas.

En la población estudiada, se presentaron dos picos de producción de flores, (de marzo-abril y de julio a octubre) los cuales coinciden con las temperaturas más altas y las precipitaciones más bajas del año. Trujillo-Hernández (2002) menciona que el inicio de la floración para *L. diffusa* y *L. williamsii* comienza en el mes de mayo y se extiende hasta el mes de agosto, sin embargo, hace mención que el comienzo de la floración coincide con las primeras lluvias abundantes. Los datos obtenidos en este estudio indican que *L. diffusa* produce flores prácticamente todo el año excepto en la época de lluvias y en la estación de invierno, posiblemente debido a las bajas temperaturas. El número de flores observadas en la población fue bajo y no se presentó sincronía floral. Se observaron frutos durante todo el año, contrastando con lo reportado por Trujillo-Hernández (2002) quien señala que, para ambas especies, los frutos se presentan solamente de julio a septiembre. El proceso de maduración de los frutos es largo, en este estudio se observó que dicho proceso requiere de cerca de 5 meses y conforme el fruto madura emerge de entre los tricomas apicales. Sin embargo, se ha reportado que el proceso de maduración requiere de un año (Anderson, 2007).

Se ha documentado que comúnmente los cactus globosos producen un bajo número de semillas por fruto (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003). *Lophophora diffusa* no es la excepción ya que en este estudio se encontró un promedio 27.6 ± 7.7 DE semillas/fruto. Otros trabajos con esta misma especie confirman este dato: Sánchez-

Martínez *et al.* (2006), señalan un promedio de 30 ± 11 DE semillas/fruto, mientras que Trujillo-Hernández (2002) de 35 semillas/fruto. Por otro lado, para la otra especie del mismo género, *L. williamsii*, se ha reportado un promedio de 32 semillas/fruto (Trujillo-Hernández, 2002). Al parecer, la cantidad de semillas contenidas por fruto en ambas especies es similar.

De igual manera, se encontró que la semilla de *L. diffusa* pesa en promedio $1 \text{ mg} \pm 0.3$ DE, lo cual concuerda con lo reportado por Trujillo-Hernández (2002) ($0.966 \text{ mg} \pm 0.11$ DE). Cabe señalar que el peso promedio de la semilla de *L. diffusa* es mayor al peso promedio reportado para las semillas de *L. williamsii* ($0.509 \text{ mg} \pm 0.06$ DE) (Trujillo-Hernández, 2002).

El sistema de cruce evidenciado a través de los experimentos de polinización, indican que la especie requiere de entrecruza, ya que no se tuvo éxito en los experimentos de autopolinización, por lo cual la función de los polinizadores es de vital importancia para alcanzar el éxito reproductivo. En este estudio encontramos visitas de Hymenópteros, los cuales han sido señalados como polinizadores de otras especies de cactáceas (Martínez-Peralta, 2007; Matías-Palafox, 2007; Ossa y Medel, 2011). Por otro lado, la producción de flores es costosa y éstas resultan atractivas a los depredadores. En este estudio se encontró que los ortópteros son depredadores de estas efímeras estructuras. Se ha documentado que la florivoría disminuye el número disponible de flores para la reproducción, aminora la atracción hacia los polinizadores, restringe el éxito reproductivo (fruit set y seed set) y consecuentemente reduce la adecuación (Sánchez-Lafuente, 2007). Algunos trabajos como el de Piña *et al.* (2010) y Martínez-Peralta y Mandujano (2011) han

demostrado que la florivoría hacía algunas cactáceas, por parte de larvas de Lepidópteros y Coleópteros pertenecientes a la familia Tenebrionidae respectivamente, limita su reproducción y por consiguiente el éxito reproductivo. Lo anterior hace suponer que la florivoría por parte de los ortópteros hacia las flores de *L. diffusa* puede ser un factor que condiciona el éxito reproductivo de la especie.

2.6.2. Estructura poblacional.

La estructura poblacional observada es el resultado de los reclutamientos en diferentes tiempos y del éxito en la permanencia y crecimiento de los individuos a través del tiempo. Diversos factores como la cantidad de semillas producidas, las tasas de germinación, los bancos de semillas en el suelo, la propagación vegetativa, la herbivoría y los patrones climáticos, determinan la estructura poblacional (Silvertown, 1987; Godínez-Álvarez *et al.*, 2003).

La estructura poblacional de *L. diffusa* es multimodal, similar a la estructura poblacional obtenida para distintas especies de cactus (*e. g. Echinocactus horzonthalonius*, *Echinocactus platyacanthus*, *Ferocactus cylindraceus*, entre otros), lo que sugiere que el reclutamiento ocurre en pulsos, posiblemente asociado a que las condiciones óptimas para la germinación y el establecimiento de nuevos individuos son infrecuentes o excepcionales a cierta combinación de factores tales como la precipitación, la temperatura, la luminosidad entre otros (Esparza-Olguín *et al.*, 2002; Godínez-Álvarez *et al.*, 2003, Jiménez-Sierra *et al.*, 2007).

2.6.3. Dinámica poblacional.

La tasa finita de crecimiento poblacional encontrada en el sitio Ermita para *L. diffusa* en el periodo 2010-2011 fue significativamente menor a la unidad ($\lambda = 0.79 \pm 0.10$), indicándonos que la población se redujo en un 21%. Sin embargo, para el periodo 2011-2012, la tasa finita de crecimiento poblacional estuvo cercana a la unidad ($\lambda = 0.98 \pm 0.12$) la cual no difirió significativamente de uno por lo que nos muestra una población que se mantiene estable. La tasa finita de crecimiento poblacional promedio nos indica que la población se reduce en un 11% por año.

El resultado obtenido para 2010-2011 y en la matriz promedio es de consideración, debido a que, la mayor parte de los estudios que discuten la dinámica poblacional de cactáceas mediante el uso de modelos matriciales nos muestran una tasa finita de crecimiento poblacional cercana a la unidad, lo cual señala que la mayoría de las poblaciones de cactáceas estudiadas se encuentran en equilibrio numérico (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003). Pocos estudios contrastan con lo general, tal es el caso de *Mammillaria pectinifera* y *Mammillaria crucigera* cuyas lambdas mostraron valores significativamente inferiores a la unidad (Contreras y Valverde, 2002; Godínez-Álvarez *et al.*, 2003, Valverde y Zavala-Hurtado, 2006).

Para el periodo 2011-2012 se aprecia una población en equilibrio, pero hay que resaltar que el número de individuos es menor al encontrado en el periodo 2010-2011. Actualmente los sitios de establecimiento de *Lophophora diffusa* están sujetos principalmente a la perturbación humana debido a la construcción de grandes obras de infraestructura y al cambio de uso de suelo. Por otro lado, se ha documentado la

extracción ilegal de peyote (Scheinvar, 2004; Anderson, 2007). Debido a esto, las poblaciones de esta especie se encuentran amenazadas.

Al evaluar una matriz promedio para los dos años de estudio, podemos dar cuenta que la población de peyotes se encuentra disminuyendo en un 11%.

Mandujano *et al.*, (2007) mencionan que los estudios demográficos para especies longevas deberían comprender más de dos años para poder abarcar acontecimientos (periodos de reclutamiento o disminución de la supervivencia) que pueden no ser vistos en periodos de tiempo cortos.

A través de estos dos años de estudio se encontraron diferencias interanuales en las tasas de crecimiento poblacional. El futuro de la población estudiada estará determinado por la frecuencia con la que se presenten años donde se logren valores de lambda superiores a la unidad o años buenos y la frecuencia de años malos con valores de lambda por debajo de la unidad.

2.6.4. Mortalidad.

Los estudios realizados en poblaciones de cactáceas indican que el riesgo de la mortalidad decrece conforme se incrementa el tamaño de las plantas (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003). Este mismo patrón fue encontrado para la población de *L. diffusa* en el sitio Ermita.

En el periodo 2010-2011 se obtuvieron los porcentajes de mortalidad más altos en comparación con los porcentajes de mortalidad para el periodo 2011-2012. La categoría de plántula fue la que obtuvo mayor mortalidad para los dos años de

estudio, lo cual es congruente con lo reportado en otros casos en donde indican que la mortalidad en cactáceas es enormemente alta durante las fases iniciales del ciclo de vida (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003).

La gran diferencia en la mortalidad de un año a otro, posiblemente se deba a que el año de estudio 2010-2011 fue particularmente frío y con muy poca precipitación.

Otros supuestos que se tienen acerca de las causas de muerte particularmente en la etapa inicial del ciclo de vida de *L. diffusa* son: los cambios bruscos de temperatura que se registran en la zona; el excesivo ganado asnar feral el cual puede llegar a pisar las plantas y principalmente ramonear la vegetación arbustiva bajo la cual se establecen las plántulas, quedando así descubiertas y vulnerables a los cambios de temperatura extremos; el posible herbivorismo de las plantas por parte de ortópteros; por disturbios antropogénicos y el saqueo ilegal de plantas. Este último supuesto también afecta a los individuos de mayor tamaño (*i. e.* A3 y A4) ya que son especialmente apreciados por coleccionistas y traficantes ilegales.

2.6.5. Estructura estable de tamaños.

Los datos indican que la población ha alcanzado la estructura estable de tamaños, lo cual significa que las tasas vitales han sido constantes en los últimos años. Esto permite lo que se denomina crecimiento asintótico de la población y nos acerca a un pronóstico confiable sobre el futuro de la población mediante la interpretación de la tasa finita de crecimiento poblacional (Caswell, 1989; Bierzychudek, 1982; Bierzychudek, 1999).

2.6.6. Valor reproductivo.

Los individuos se convierten en reproductivos al alcanzar 4.5 cm de diámetro. Su valor reproductivo se incrementa conforme aumenta el tamaño de las plantas, patrón que ha sido observado en diferentes especies de cactáceas con diferentes formas de vida (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). Debido a esto, los individuos más grandes son de especial importancia en la producción de semillas ya que favorecen la preservación de la población.

2.6.7. Elasticidad.

Los resultados obtenidos de los análisis de elasticidad nos muestran que el proceso demográfico del cual depende principalmente la dinámica poblacional de *L. diffusa* es el de la permanencia de los individuos pertenecientes a la categoría adultos 2. Se ha documentado que las estrategias de historias de vida de la familia Cactaceae son tan diversas como su número de especies. Sin embargo, los resultados obtenidos con *L. diffusa* son similares a las observaciones generales publicadas para dicha familia, en donde nos muestran que la permanencia es el proceso demográfico con mayor elasticidad, seguido por las transiciones (crecimiento y regresión), mientras que la fecundidad tiene bajos valores. En lo que se refiere a la contribución relativa de las categorías de tamaño, nuestra población mostró la tendencia que se ha encontrado en muchas especies longevas, donde las categorías de adultos son las que muestran un mayor aporte a la tasa finita de crecimiento poblacional (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).

Al comparar las características de la historia de vida de *L. diffusa* con otras cactáceas globosas y columnares: *Ariocarpus scaphirostris*, *Carnegiea gigantea*, *Mammillaria crucigera*, *M. magnimamma*, *M. pectinifera*, *M. supertexta*, *Neobuxbaumia tetetzo*, *Turbincarpus horripilus* y *Pachycereus pringlei*, se observa que *L. diffusa* presenta una estrategia similar al de las cactáceas globosas (Figura 2.1.8) (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).

Este comportamiento ha sido comparado al de las hierbas iteróparas, las cuales son tolerantes al estrés presentando altas probabilidades de supervivencia o permanencia, con crecimiento lento y bajas tasas reproductivas (Silvertown *et al.*, 1992; Rosas-Barrera y Mandujano, 2002).

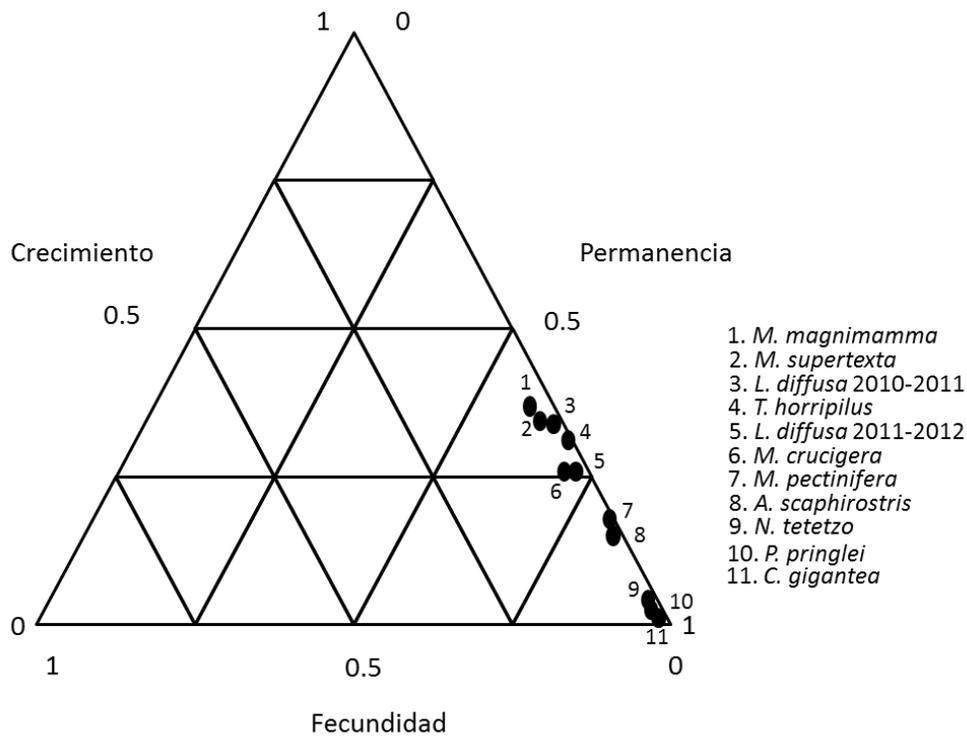


Figura 2.18. Triángulo demográfico de Silvertown *et al.*, (1992) para distintas especies de cactáceas (*Neobuxbaumia tetetzo*, Godínez-Álvarez *et al.*, 1999; *Pachycereus pringlei*, Silva, 1999; *Mammillaria crucigera*, Contreras y Valverde, 2002; *Carnegiea gigantea*, Godínez-Álvarez *et al.*, 2003; *Mammillaria magnimamma*, Valverde *et al.*, 2004; *Mammillaria pectinifera*, Valverde y Zavala-Hurtado, 2006; *Mammillaria supertexta*, Avendaño-Calvo, 2007; *Ariocarpus scaphirostris*, Mandujano *et al.*, 2007; *Turbincarpus horripilus*, Matias-Palafox, 2007).

2.7. CONCLUSIONES

- La floración ocurre en un periodo largo de tiempo, presentándose una baja densidad de flores sincrónicas. La especie es autoincompatible por lo que requiere de polinización cruzada y los himenópteros parecen ser los polinizadores principales.
- La estructura observada no difiere de la estructura estable. Se presenta un bajo número de plántulas, de adultos 3 y adultos 4. El valor reproductivo aumenta conforme aumenta el tamaño de los individuos.
- La tasa finita de crecimiento poblacional para el primer año de estudio presentó un valor inferior a la unidad ($\lambda = 0.79 \pm 0.10$) y para el segundo año, el valor encontrado no difirió con la unidad ($\lambda = 0.98 \pm 0.12$), por lo que la población se mantuvo estable. La tasa finita de crecimiento poblacional promedio ($\lambda = 0.89$) nos indica que la población decrece en un 11%
- 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. El intervalo de tamaño con mayor sensibilidad de lambda es la categoría de A2.
- 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, la cual consiste en presentar altas probabilidades de permanencia, lento crecimiento y bajas tasas reproductivas.
- Los datos obtenidos en este estudio establecen las bases para cambiar de categoría a la especie de amenazada (A) a especie en peligro de extinción (P) aplicando el MER-Plantas (NOM-059-SEMARNAT-2010) (ver capítulo 3).

2.8. BIBLIOGRAFÍA

- Álvarez-Hidalgo S., C. González-Salvatierra, K. Juárez-Arriaga, M. Y. Pazaran-Navarrijo y H. Suzán. 1999. *Análisis poblacional de Lophophora diffusa en la zona de Higuerillas-Peña blanca Querétaro*. En cactáceas y otras plantas suculentas. II congreso mexicano, I congreso latinoamericano y del caribe. Sociedad mexicana de cactología. Oaxaca, México. Pág. 74.
- Anderson E. F. 2007. *Peyote el cactus divino*. Laertes. Barcelona, España. 254 pp.
- Arias S., U. Guzmán, M. C. Mandujano, M. Soto y J. Golubov. 2005. Las especies mexicanas de cactáceas en riesgo de extinción: una comparación entre los listados NOM-ECOL-2001 (México), la lista roja (UICN) y CITES. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. **50**: 100-125.
- 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.
- Bierzychudek P. 1982. The demography of jack-in-the-pulpit, a forest perennial that changes sex. *Ecological Monographs*. **52** (4): 335-351.
- Bierzychudek P. 1999. Looking Backwards: Assessing the Projections of a Transition Matrix Model. *Ecological Applications*. **9** (4): 1278-1287.

- Caswell H. 1989. *Matrix population models: construction, analysis and interpretation*. Sinauer, Sunderland, MA. U. S. A. 328 pp.
- Campbell N. A. y J. B. Reece. 2007. *Biología*. Médica Panamericana. Madrid, España. 1532 pp.
- Challenger A. 1998. *Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México, pasado, presente y futuro*. CONABIO. Instituto de Biología, Sierra Madre. México. D.F.
- Clark R. 2004. *Estructura clonal, demografía y biología reproductiva de *Stenocereus eruca* (Cactaceae) en las planicies de Magdalena, B.C.S.* Tesis de Doctorado en Ciencias. Instituto de Ecología Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. México.
- Coates F., I. D. Lunt y R. L. Tremblay. 2006. Effects of disturbance on population dynamics of the threatened orchid *Prasophyllum correctum* D. L. Jones and implications for grassland management in south-eastern Australia. *Biological Conservation*. **129**: 59-69.
- 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.

- De Bie S., P. Ketner, M. Paasse y C. Geerling. 1998. Woody plant phenology in the West African savanna. *Journal of Biogeography*, **25** (5): 883–900.
- De Kroon H., A. Plaisier, J. V. Groenendael y H. Caswell. 1986. Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology*. **67** (5): 1427-1431.
- De Kroon H., J. van Groenendael y J. Ehrlén. 2000. Elasticities: a review of methods and model limitations. *Ecology*. **81** (3): 607-618.
- Ellner S. P. y M. Rees. 2006. Integral projection models for species with complex demography. *The American Naturalist*. **167** (3):410–428.
- 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.
- Franco M. 1990. Ecología de poblaciones. *Ciencias*. **4**: 4-9.
- Ferrer-Cervantes M. E., M. E. Méndez-González, P. F. Quintana-Ascencio, A. Dorantes, G. Dzib y R. Durán. 2012. Population dynamics of the cactus *Mammillaria gaumeri*: an integral projection model approach. *Population Ecology*. **54**: 321-334.
- Futuyma D. J. 1998. *Evolutionary Biology*. 3ª ed. Sinauer. Sunderland. Massachusetts. U. S .A. 763 pp.
- García-Naranjo Ortiz de la Huerta A. 2004. *Estructura poblacional, sitios de establecimiento y clonalidad de Lophophora williamsii (Lem ex. Salm-Dyck) J. M. Coult. en Cuatro Ciénegas, Coahuila, México*. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. México.

- 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.
- Groenendael J. V., H. de Kroon y H. Caswell. 1988. Projection matrices in population biology. *Trends in Ecology and Evolution*. **3** (10): 264-269.
- 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>.
- Hughes T. P. 1984. Population dynamics based on individual size rather than age: a general model with a reef coral example. *American Naturalist*. **123**: 778-795.
- Hughes T. P. y J. B. C. Jackson. 1985. Population dynamics and life histories of foliaceous corals. *Ecological Monographs*. **55**: 141-166.
- 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.
- LaHaye W. S., G. S. Zimmerman y R. J. Gutiérrez. 2004. Temporal variation in the vital rates of an insular population of spotted owls (*Strix occidentalis occidentalis*): contrasting effects of weather. *The Auk*. **121** (4): 1056-1069.
- Lee D. E., C. L. Abraham, P. M. Warzybok, R. W. Bradley y W. J. Sydeman. 2008. Age-specific survival, breeding success and recruitment in common murrelets (*Uria aalge*) of the California current system. *The Auk*. **125** (2): 316-325.
- 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.
- Lieth H. 1974. *Phenology and Seasonality Modeling*. Springer-Verlag. New York. U. S. A. 444 pp.
- Mandujano Sánchez M. C. 1995. *Establecimiento por semilla y propagación vegetativa de Opuntia rastrera en dos ambientes contrastantes en la reserva de la biosfera de Mapimi, Durango*. Tesis de Doctorado en Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. México.

- 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.
- Martínez-García E. 2006. *Dinámica poblacional de Tillandsia makoyana Baker (Bromeliaceae) en la selva baja caducifolia de la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla, Morelos*. Tesis de Maestría en Ciencias. Instituto de Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México. México. D. F. México.
- Martínez-Peralta C. 2007. *Biología floral de Ariocarpus fissuratus (Engelmann) Schumann (Cactaceae) en Cuatro Ciénegas, Coahuila, México*. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias Universidad Nacional Autónoma de México. México. D.F. México.
- Martínez-Peralta C. y M. C. Mandujano. 2011. Reproductive ecology of the endangered living rock cactus, *Ariocarpus fissuratus* (Cactaceae). *Journal of the Torrey Botanical Society*. **138** (2): 145-155.

- 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.
- McIntosh M. E. 2002. Flowering phenology and reproductive output in two sister species of *Ferocactus* (Cactaceae). *Plant Ecology*. **159**: 1-13.
- 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.
- Montes C., D. A. De Lamo y J. Zavatti. 2000. Distribución de abundancias de guanacos (*Lama guanicoe*) en los distintos ambientes de Tierra del Fuego, Argentina. *Mastozoología Neotropical / Journal of Neotropical Mammalogy*. **7** (1): 23-31.
- Nassar J. M. y N. Ramírez. 2004. Reproductive biology of the melon cactus. *Melocactus curvispinus* (Cactaceae). *Plant Systematics and Evolution*. **248**: 31-44.
- Ossa C. G. y R. Medel. 2011. Notes on the floral biology and pollination syndrome of *Echinopsis chiloensis* (Colla) Friedrich & G.D.Rowley (Cactaceae) in a population of semiarid Chile. *Gayana Botánica*. **68** (2): 213-219.
- Pianka E. R. 2011. *Evolutionary Ecology*. 7^a ed. E-book. 512 pp.
- Piña H. H., C. Montaña y M. C. Mandujano. 2010. *Olycella* aff. *Junctolineella* (Lepidoptera: Pyralidae) florivory on *Opuntia microdasys*, a Chihuahuan Desert endemic cactus. *Journal of Arid Environments*. **74**: 918-923.
- 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.

- Ramos-López A. L. 2007. *Estudio poblacional de Mammillaria dixanthocentron Backeb. Ex Mottram en el valle de Cuicatlán, Oaxaca*. Tesis de Maestría en Ciencias. Centro interdisciplinario de investigación para el desarrollo integral regional. Instituto Politécnico Nacional. Santa Cruz Xoxocotlán Oaxaca, México.
- 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.
- Ruiz A., M. Santos, J. Cavelier y P. J. Soriano. 2000. Estudio fenológico de cactáceas en el enclave seco de la Tatacoa, Colombia. *Biotropica*. **32** (3): 397-407.
- Sahley C. T. 1996. Bat and hummingbird pollination of an autotetraploid columnar cactus, *Weberbauerocereus weberbaueri* (Cactaceae). *American Journal of Botany*. **83** (10): 1329-1336.
- Sánchez-Lafuente A. M. 2007. Corolla herbivory, pollination success and fruit predation in complex flowers: an experimental study with *Linaria lilacina* (Scrophulariaceae). *Annals of Botany*. **99** (2): 355-364.
- Sánchez-Martínez E., R. J. Chávez-Martínez, J. G. Hernández-Oria y M. M. Hernández-Martínez. 2006. *Especies de Cactaceae prioritarias para la conservación en la zona árida Queretano-Hidalguense*. Consejo de Ciencia y Tecnología del Estado de Querétaro. México.
- Scheinvar L. 2004. *Flora cactológica del estado de Querétaro. Diversidad y riqueza*. Fondo de cultura económica. México, D.F. México. 390 pp.

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. W. 1987. *Introduction to plant population ecology*. 2^a ed. Longman Scientific & Technical, Essex, England. 229 pp.

- 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.

- 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.

- Stubben C. y B. Milligan. 2007. Estimating and analyzing demographic models using the popbio package in R. *Journal of Statistical Software*. **22**: 1-23.

- The MathWorks Inc. 2010. MATLAB. Natick, Massachusetts. URL. <http://www.mathworks.com/products/matlab/>

- Trujillo-Hernández A. 2002. *Ecología Fisiológica de la germinación de las cactáceas del género Lophophora*. Tesis de Maestría en Ciencias. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. México.
- 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.
- Zar J. H. 2010. *Biostatistical Analysis*. 5ª Ed. Pearson. New Jersey, U.S.A. 944 pp.
- Zuidema P. A. y M. Franco. 2001. Integrating vital rate variability into perturbation analysis: an evaluation for matrix population models of six plant species. *Journal of Ecology*. **89** (6): 995-1005.

XI. Capítulo 3.

EVALUACIÓN DEL RIESGO DE EXTINCIÓN DE LAS POBLACIONES DE *Lophophora diffusa* (CROIZAT) BRAVO “PEYOTE” (CACTACEAE) ENDÉMICA DEL ESTADO DE QUERÉTARO, MÉXICO.

Se presenta en un anexo, el artículo publicado en la revista *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 55 (3):68-85, con el contenido correspondiente a este capítulo.

Cactáceas y suculentas mexicanas, es una revista trimestral de circulación internacional publicada por la Sociedad Mexicana de Cactología A.C. Esta revista está disponible para toda contribución original científica o de divulgación sobre las cactáceas y otras plantas suculentas. Se encuentra indizada a CAB Abstracts, Latindex y Periodica.

ANEXO

Evaluación del estado de conservación del peyote queretano *Lophophora diffusa* Croizat (Bravo), cactácea endémica del desierto Querétaro-Hidalguense, México

Díaz-Segura Omar^{1*}, Jiménez-Sierra Cecilia Leonor^{1*}, Matías-Palafox María Loraine¹
& Vázquez-Díaz Erasmo¹

Resumen

El “peyote queretano”, *Lophophora diffusa*, es una cactácea endémica de la región semiárida Querétaro-Hidalguense. Las poblaciones de esta especie son mermadas por el saqueo directo de individuos debido a sus supuestas propiedades químicas y curativas. Además, los sitios en donde habita están sujetos a transformaciones constantes por cambios de uso del suelo. La especie es señalada como amenazada (A) en la NOM-059-SEMARNAT-2010, como vulnerable (Vu) en la Lista Roja de la UICN y está incluida en el Apéndice II de CITES. Sin embargo, la asignación de estas categorías ha sido un tanto subjetiva debido a la carencia de información sobre muchos aspectos de la biología de la especie. En este trabajo se aplicó el Método de Evaluación del Riesgo de Extinción de las Especies Silvestres en México (MER) (Anexo I de la NOM-059-SEMARNAT-2010) con el fin de justificar la re-categorización de *L. diffusa* como especie en peligro de extinción (P).

Palabras clave: Conservación, disturbio, especie en peligro, MER, Peyote.

Abstract

The “peyote queretano” *Lophophora diffusa*, is an endemic cactus from the semiarid region Querétaro-Hidalguense. Their populations have decreased by direct plunder of individuals due to their supposed healing and chemical properties. In addition, sites are subject to constant changes in land use. The species is designated as threatened (A) in the NOM-059-SEMARNAT-2010, as Vulnerable (VU) in the IUCN Red List and is listed in Appendix II of CITES. However, the designation of this species into those categories is somewhat subjective because of the lack of information on many aspects of the biology of the species. In this paper we apply the “Método de Evaluación del Riesgo de Extinción de las Especies Silvestres en México” (MER) (Annex I of the NOM-059-SEMARNAT-2010) to justify the reclassification of *L. diffusa* as endangered species (P).

Key words: Conservation, disturbance, endangered species, MER, Peyote.

¹ Departamento de Biología, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, Apartado postal 55-535, CP 09340 México, D. F., México.

*Correspondencia: diso_007@hotmail.com, ceci@xanum.uam.mx



FOTO 1. Individuos de *Lophophora diffusa* o “peyote queretano” en su hábitat natural (Qro).

Introducción

La familia Cactaceae se encuentra conformada por un grupo de plantas nativas del Continente Americano y se distribuyen principalmente en las regiones áridas y semiáridas desde Canadá hasta Argentina (Bravo-Hollis 1978; Anderson 2001). México posee una alta riqueza de especies de cactáceas. Se han registrado más de 900 de las cuales aproximadamente el 84% son endémicas (Bravo-Hollis 1978; Guzmán *et al.* 2003; Ferrer-Cervantes *et al.* 2012). La principal amenaza para la familia Cactaceae proviene de las actividades humanas, tales como: la modificación del hábitat para la agricultura, la ganadería, el desarrollo industrial, la construcción de caminos y carreteras, los

tendidos de líneas eléctricas y telefónicas, los asentamientos humanos, la extracción de materiales para la construcción y la construcción de presas, así como la colecta ilegal y el comercio nacional e internacional (Reyes & Terrazas 1991; Mandujano *et al.* 2002; Nobel 2002; Ortega-Baes & Godínez-Álvarez 2005). Aunado a esto, las cactáceas poseen características que las hacen más vulnerables a las perturbaciones ambientales, tales como: una restringida distribución geográfica, ciclos de vida largos y bajas tasas de crecimiento individual (Godínez-Álvarez *et al.* 2003; Arias *et al.* 2005; Ortega-Baes & Godínez-Álvarez 2005).

En la zona árida Querétaro-Hidalguense –una región discontinua perteneciente al desierto Chihuahuense–, la familia Cac-

taceae está representada por alrededor de 100 especies, de las cuales una quinta parte se encuentran como especies amenazadas. (Hernández-Oria *et al.* 2003; Scheinvar 2004; Sánchez-Martínez *et al.* 2006; Hernández-Oria *et al.* 2007). Los ambientes naturales del estado de Querétaro –al igual que otros ambientes de la zona centro del país–, se han visto afectados continuamente debido a cambios de uso de suelo con fines urbanos e industriales. Esto ha reducido la cubierta vegetal y ha incrementado el riesgo de extinción de las especies endémicas que presentan hábitats de distribución reducidos. Una de estas especies en peligro es el peyote queretano *Lophophora diffusa* (Hernández-Oria *et al.* 2003).

Lophophora diffusa Croizat (Bravo) es una cactácea endémica y exclusiva del estado de Querétaro, aunque algunos autores mencionan que hace una década era posible encontrarla en Hidalgo (Guzmán *et al.* 2003; Scheinvar 2004).

El peyote queretano es una planta no ramificada aunque en ocasiones pueden encontrarse nuevos brotes a los lados del tallo principal, lo que da lugar a la formación de grandes clones extendidos (Fotos 5 y 8). Su tallo es globoso y algo aplanado, de 2 a 7 cm de altura y 5 a 12 cm de diámetro, es suave y suculento de color verde amarillento. Las plantas jóvenes poseen escasos tubérculos anchos, redondeados y grandes. Las plantas adultas poseen hasta 13 costillas espiraladas poco definidas. Las aréolas son circulares de hasta 3 mm de diámetro, se encuentran provistas de un pincel pequeño de pelos blancos y cortos (Foto 1). Sus flores son de color blanco, a veces blanco amarillento. El polen es colgado. El fruto es una baya claviforme. Las semillas son piriformes de 1 a 1.5 mm de longitud y de testa negra. (Bravo-Hollis & Sánchez-Mejorada 1991).

Desafortunadamente las poblaciones conocidas de *L. diffusa* se encuentran cercanas a sitios ocupados por poblaciones humanas, algunas han quedado en terrenos privados y otras en zonas federales, lo que a provocado con el paso del tiempo que los sitios favorables para su establecimiento, se transformen. Además estas plantas están expuestas a la extracción directa y son sujetas a comercio y tráfico ilegal. La extracción de individuos se debe a su uso ornamental y sobre todo a que se le atribuye equivocadamente las mismas propiedades químicas y curativas de otra especie congénere, *Lophophora williamsii* (Lem. ex Salm-Dyck) J.M. Coult., la cual es una especie que se distribuye desde la región sur de Estados Unidos de América hasta el Norte de la República Mexicana, ocupando los estados de Chihuahua, Coahuila, Nuevo León, San Luis Potosí, Tamaulipas y Zacatecas (Guzmán *et al.* 2003; Anderson 2007).

Debido al saqueo al que sus poblaciones han estado expuestas, el peyote queretano ha sido considerado como una especie Amenazada (A) en la NOM-059-SEMARNAT-2010, como Vulnerable (Vu) por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN 2012) e incluida en el Apéndice II de la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies de Flora y Fauna Silvestres (CITES 2012). Sin embargo, hasta ahora ha existido una carencia de datos biológicos que sustenten estas categorizaciones.

La Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, tiene como propósito señalar a las especies o poblaciones de flora y fauna silvestres que se encuentran en riesgo en la República Mexicana y establece los criterios de inclusión, exclusión o cambio de categoría de riesgo para las especies o poblaciones mediante el empleo del Método de

Omar Díaz-Segura



FOTO 2. Relleno sanitario instalado en la localidad Ermita. Se puede observar que las bolsas de plástico cubren la comunidad vegetal.

Omar Díaz-Segura



FOTO 3. Ganado asnar feral en el sitio Ermita. El ganado asnar ramonea plantas perennes las cuales pueden servir como nodrizas para *L. diffusa*.

Omar Díaz-Segura



FOTO 4. Alteración del hábitat de *L. diffusa* por la ampliación y modernización de la carretera federal 120. Tramo carretero Cadereyta-Peñamiller.

Ma. Loraine Matias-Palafox



FOTO 5. Organismo clonal de *L. diffusa* establecido en un área sin vegetación en el sitio Solidaridad.



Erasmio Vázquez-Díaz

FOTO 6 Agujero dejado tras la extracción de un individuo de *L. diffusa*.

Evaluación del Riesgo de Extinción (MER). El MER para especies vegetales, se basa en cuatro criterios independientes a los cuales se les asignan valores numéricos: criterio A, características de la distribución geográfica del taxón; criterio B, características del hábitat con respecto al desarrollo natural del taxón; criterio C, vulnerabilidad biológica intrínseca del taxón y criterio D, impacto de la actividad humana sobre el taxón. Los cuatro criterios tienen la misma importancia y el valor máximo que se obtiene para cada uno de ellos es 1. La norma acentúa cuatro categorías de riesgo y estas se establecen dependiendo del puntaje obtenido: Mayor o igual a 1.5 y menor que 1.7=sujeta a protección especial (Pr); mayor a 1.7 y menor que 2=amenazada (A); mayor o igual que 2=en peligro de extinción (P) y Probablemente extinta en medio silvestre (E)=aquella especie nativa de México cuyos ejemplares en vida libre dentro de la República Mexicana han desaparecido, y de la cual se conoce la existencia de ejemplares

vivos en confinamiento o fuera del Territorio Mexicano. (SEMARNAT 2010).

El objetivo de este trabajo fue evaluar a través del Método de Evaluación del Riesgo de Extinción de las Especies Silvestres en México (MER), el estado de conservación del peyote queretano, *Lophophora diffusa*, considerando la información de diferentes estudios realizados hasta la fecha y tomando en consideración las observaciones de campo realizadas en una población durante dos años continuos.

Material y métodos

Criterio A: Amplitud de la distribución del taxón en México.

Para determinar la distribución geográfica de *L. diffusa*, se realizaron consultas de herbario (Herbario Nacional de México, MEXU, IBUNAM) y se recabó información en el Jardín Botánico Regional de Cadereyta “Ing. Manuel González de Cosío” (Querétaro). Además se realizó una búsqueda bibliográfica para ubicar los sitios donde se habían reportado poblaciones de esta

especie. Tomando en cuenta la información obtenida, se realizaron exploraciones de campo durante el periodo 2010-2011. Con ello se consiguió identificar las poblaciones aún existentes y se recorrieron zonas aledañas que presentaban hábitats similares a los reportados para la especie. Todas las poblaciones encontradas de *L. diffusa* fueron georreferenciadas y ubicadas en un mapa de la región (Programa Arc View; versión 3.2a).

Criterio B: Estado del hábitat con respecto al desarrollo natural del taxón.

Para evaluar el estado del hábitat natural se registraron las características bióticas (tipo de vegetación y especies acompañantes) y abióticas (altitud, pendiente, pedregosidad y tipo de suelo) de los sitios en donde se presenta la especie.

Criterio C: Vulnerabilidad biológica del taxón.

En cada localidad visitada se estimó la densidad de la población de peyotes. Para ello se utilizaron transectos de distintas medidas tomando en cuenta el área de cada sitio donde se presentaba la especie. En el sitio Ermita se realizaron censos poblacionales en dos años consecutivos (2010-2011), de donde se obtuvieron los datos del patrón de distribución intrapoblacional, la asociación del peyote con elementos de la vegetación arbustiva, la estructura poblacional (basada en cobertura de los individuos en cm^2) y se estimó la dinámica poblacional a través del cálculo de la tasa finita de crecimiento poblacional λ . Aunado a esto, visitas mensuales permitieron obtener datos sobre la fenología reproductiva y conocer algunos aspectos de la biología reproductiva como el tiempo de vida de la flor y visitantes florales.

Criterio D: Impacto de la actividad humana sobre el taxón.

El impacto de la actividad humana sobre las poblaciones de *L. diffusa* se determinó utilizando

la metodología de evaluación del disturbio del hábitat propuesto por Martorell & Peters (2000).

Resultados y discusión

Criterio A: Amplitud de la distribución del taxón en México.

Lophophora diffusa se encuentra distribuida en una pequeña parte de la provincia biogeográfica del Altiplano sur (Zacatecano-Potosino) (CONABIO 1997). Los antecedentes bibliográficos señalan que el área ocupada por la especie es muy pequeña: Fitz Maurice y Fitz Maurice (2002) estimaron que la extensión del área ocupada por la especie es de 400 km^2 , mientras que Anderson (2007) estimó un área de 775 km^2 .

Nosotros, a partir de la información obtenida de los especímenes herborizados, de los registros bibliográficos y de los recorridos realizados en campo, ubicamos diez localidades. Sólo una de ellas hace referencia al estado de Hidalgo, mientras que el resto se encuentran en el Estado de Querétaro. La distribución histórica señala que la especie ocupaba diversas localidades dentro del municipio de Cadereyta en Querétaro y la única población existente en el estado de Hidalgo se encontraba en el municipio de Zimapán. El rango latitudinal corría de los $21^\circ 03'$ (San Juanico) a los $20^\circ 41'$ (Bella vista del Río), lo que representa una distancia máxima de 42.5 km . En lo que se refiere a longitud, la especie se presentaba desde los $99^\circ 29'$ (Xajhá) a los $99^\circ 48'$ (San Juanico) lo que representa una distancia máxima de 37.5 km (Figura 1).

Nuestras observaciones muestran que cinco de las diez localidades reportadas han desaparecido: Bellavista del Río, La florida, Cadereyta, Cadereyta 1 y Xajhá (Cuadro 1).

El área del polígono que conforman las cinco localidades existentes, ocupa un área

CUADRO 1. Localización geográfica y características de las poblaciones de *L. diffusa*. Para el caso de los ejemplares de herbario se presenta su número. JBRC = Jardín Botánico Regional de Cadereyta; MEXU = Herbario Nacional de México. Perturbación: OI = Obras de Infraestructura; AGR = Agricultura.

Localidad (Fuente)	Estado	Municipio	Latitud	Longitud	Altitud msnm	Comunidad vegetal	Población extinta=0 presente=1	Perturbación
Solidaridad (JBRC)	Querétaro	Cadereyta	20° 58'	99° 46'	1443	Matorral xerófilo	1	OI
Agua del Ángel (MEXU-1249495)	Querétaro	Cadereyta	20° 56'	99° 43'	1498	Matorral xerófilo	1	OI AGR
San Juanico (MEXU-769114)	Querétaro	Peñamiller	21° 08'	99° 48'	1393	Matorral xerófilo	1	AGR
Peñamiller (MEXU-733956)	Querétaro	Peñamiller	21° 03'	99° 45'	1393	Matorral xerófilo	1	OI
Ernita (Obs. Personales)	Querétaro	Cadereyta	20° 58'	99° 44'	1425	Matorral xerófilo	1	OI
Bellavista del Río (JBRC)	Querétaro	Cadereyta	20° 41'	99° 34'	1891	Matorral xerófilo	0	OI
La Florida (JBRC)	Querétaro	Cadereyta	20° 52'	99° 46'	1684	Matorral xerófilo	0	OI AGR
Cadereyta (MEXU-1148219)	Querétaro	Cadereyta	20° 57'	99° 41'	1650	Matorral xerófilo	0	OI AGR
Cadereyta 1 (MEXU-649057)	Querétaro	Cadereyta	20° 53'	99° 42'	1740	Matorral xerófilo	0	OI AGR
Xajhá (JBRC)	Hidalgo	Zimapán	20° 43'	99° 29'	1934	Matorral xerófilo	0	AGR

Omar Díaz-Segura



FOTO 7. Individuos de *L. diffusa* desenterrados en el sitio Agua del Ángel.

Ma. Lorraine Matias-Palafox



FOTO 8. Ejemplar de *L. diffusa* en donde se aprecia la ramificación a partir de la raíz tuberosa. Escala en pulgadas.



Ma. Loraine Matias-Palafox

FOTO 9. Pequeño grupo de hormigas (*Formicidae*), sobre el fruto de *L. diffusa*. Estos insectos ramonean los frutos dejando expuestas las semillas.

CUADRO 2. Características demográficas y especies acompañantes de las poblaciones de *L. diffusa*.

Localidad	Pendiente (°)	Área estimada (m ²)	Área muestreada (m ²)	Individuos censados	Densidad (ind/m ²)	Individuos totales	Comunidad vegetal	Especies acompañantes
Ermita	30	38500	19250	525	0.03	1155	Matorral xerófilo micrófilo	<i>Larrea tridentata</i> , <i>Fouquieria splendens</i> , <i>Jatropha dioica</i> , <i>Bursera fagaroides</i> , <i>Hectia</i> sp, <i>Prosopis laevigata</i> , <i>Myrtillocactus geometrizans</i> , <i>Echinocactus platyacanthus</i> , <i>Opuntia microdasys</i> , <i>O. Lepiocaulis</i> , <i>Thelocactus</i> sp, <i>Mammillaria</i> sp, <i>Coryphantha</i> sp, <i>Strombocactus</i> sp.
Solidaridad	0	66000	10500	472	0.04	2640	Matorral xerófilo micrófilo	<i>Larrea tridentata</i> , <i>Fouquieria splendens</i> , <i>Jatropha dioica</i> , <i>Euphorbia antisiphilitica</i> , <i>Hectia</i> sp, <i>Prosopis laevigata</i> , <i>Myrtillocactus geometrizans</i> , <i>Opuntia microdasys</i> , <i>O. Lepiocaulis</i> , <i>O. imbricata</i> , <i>Thelocactus</i> sp, <i>Ferocactus</i> sp, <i>Mammillaria</i> sp, <i>Coryphantha</i> sp.
Agua del Ángel	7	5000	755	97	0.13	650	Matorral xerófilo micrófilo	<i>Larrea tridentata</i> , <i>Karwinskia mollis</i> , <i>Lippia graveolens</i> , <i>Acacia vernicosa</i> , <i>Mimosa biuncifera</i> , <i>Fouquieria splendens</i> , <i>Jatropha dioica</i> , <i>Prosopis laevigata</i> , <i>Hectia</i> sp, <i>Myrtillocactus geometrizans</i> , <i>Opuntia microdasys</i> , <i>O. Lepiocaulis</i> , <i>O. imbricata</i> , <i>Echinocactus platyacanthus</i> , <i>Thelocactus</i> sp, <i>Mammillaria elongata</i> , <i>Mammillaria</i> sp, <i>Coryphantha</i> sp.
San Juanico	25	20000	1590	142	0.09	1800	Matorral xerófilo micrófilo	<i>Karwinskia mollis</i> , <i>Lippia graveolens</i> , <i>Acacia vernicosa</i> , <i>Mimosa biuncifera</i> , <i>Fouquieria splendens</i> , <i>Jatropha dioica</i> , <i>Prosopis laevigata</i> , <i>Hectia</i> sp, <i>Cnidoscolus tubulosus</i> , <i>Bursera fagaroides</i> , <i>Myrtillocactus geometrizans</i> , <i>Opuntia microdasys</i> , <i>O. imbricata</i> , <i>O. streptacanta</i> , <i>Echinocactus platyacanthus</i> , <i>Astrophitium ornatum</i> , <i>Mammillaria elongata</i> .
Peñamiller	0	3000	1023	108	0.11	6575	Matorral xerófilo micrófilo	<i>Karwinskia mollis</i> , <i>Lippia graveolens</i> , <i>Acacia vernicosa</i> , <i>Fouquieria splendens</i> , <i>Bursera fagaroides</i> , <i>Jatropha dioica</i> , <i>Prosopis laevigata</i> , <i>Hectia</i> sp, <i>Opuntia microdasys</i> , <i>O. imbricata</i> , <i>Thelocactus</i> sp, <i>Mammillaria elongata</i> , <i>Mammillaria</i> sp.
Total		132500			0.08 ± 0.02 EE			

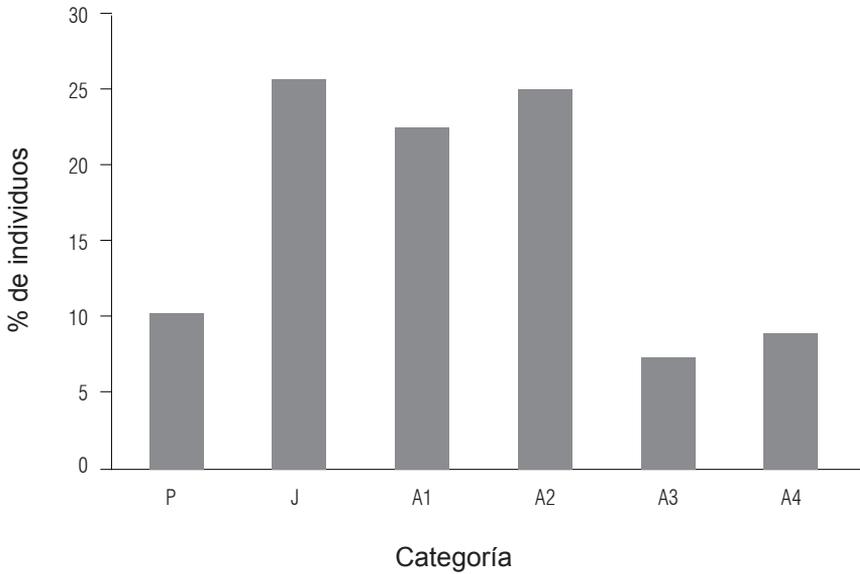
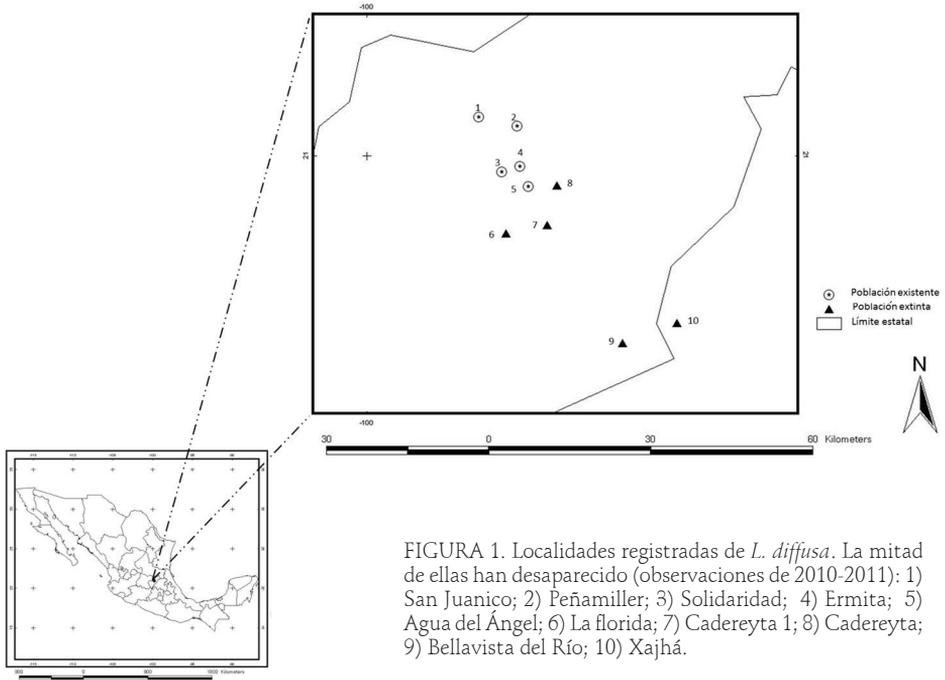


FIGURA 2. Categorías de los individuos de *L. diffusa* a partir de su cobertura en cm^2 (N=380). Plántula (P), Juvenil (J), Adulto 1 (A1), Adulto 2 (A2), Adulto 3 (A3), Adulto 4 (A4).

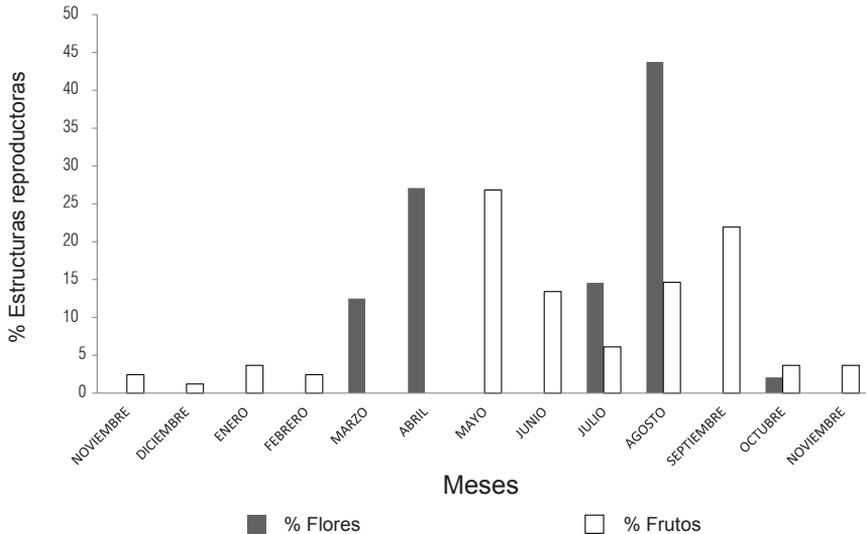


FIGURA 3. Fenología reproductiva de *L. diffusa* de noviembre del 2010 a noviembre del 2011 en el sitio Ermita.

de tan solo 50 km², lo cual representa un octavo de la superficie calculada por Fitz Maurice y Fitz Maurice en 2002 o un 6.5% del área calculada por Anderson (Anderson 2007).

El área de la distribución actual de la especie resulta ser menor al 1% del territorio nacional (ca. 1964 000 km²). Debido a lo anterior, el puntaje asignado para el criterio A es de 0.73.

Criterio B: Estado del hábitat con respecto al desarrollo natural del taxón.

L. diffusa se establece principalmente en planicies y en ocasiones en la parte inferior de las laderas de los cerros sobre lajas de lutita de origen calcáreo. Estos suelos son pedregosos con un pH básico (de 7.9 a 8.3), ricos en carbonatos y pobres en iones de amonio, así mismo, los elementos como el fósforo, potasio, hierro, cloro, sulfatos, manganeso y aluminio se encuentran en pequeñas can-

tidades o en la mayoría de los casos ausentes (Scheinvar 2004; Anderson 2007).

L. diffusa ha sido reportada en altitudes que van de 1393 a 1934 msnm, puntualmente Anderson (2007) reporta que se encuentra a una altitud de 1500 msnm. En nuestras observaciones encontramos que las poblaciones existentes se distribuyen de los 1390 a los 1500 msnm.

El tipo de vegetación al que se encuentra asociada la especie es el matorral xerófilo en donde las especies acompañantes principales son: *Larrea tridentata* Coville, *Acacia vernicosa* Standley, *Mimosa depauperata* Benthams, *Agave lechuguilla* Torrey, *Fouquieria splendens* Engelmans, *Prosopis laevigata* (Humboldt & Bonpland ex Willdenow) M. C. Johnston, *Bursera fagaroides* Engler, *Cnidioscolus tubulosus* I. M. Johnston, *Euphorbia antisiphilitica* Zuccarini, *Jatropha dioica* Sessé, *Karwinskia mollis* Schlechtendal, *Lippia graveolens* Kunth,



Omar Díaz-Segura

FOTO 10. Crecimiento cespitoso de *L. diffusa* bajo la fronda de *Acacia vernicosa* en el sitio Ermita.

Yucca filifera Chabaud, *Opuntia microdasys* (Lehmann) Pfeiffer, *O. stenopetala* Engelman, *Echinocactus platyacanthus* Link & Otto, *Mammillaria elongata* de Candolle, *Neolloydia conoidea* (de Candolle) Britton & Rose, *Strombocactus disciformis* (de Candolle) Britton & Rose, *Thelocactus leucacanthus* (Zuccarini) Britton & Rose, *Coryphantha* sp. (Engelmann) Lemaire, entre otras. (Scheinvar 2004).

A pesar de que el tipo de vegetación donde ocurre *L. diffusa* es de amplia distribución, ya que el matorral xerófilo ocupa cerca del 28% del estado de Querétaro (Scheinvar

2004), la especie solamente se distribuye en algunos parches muy limitados dentro de este matorral. Debido a la especificidad del hábitat donde se desarrolla la especie y a su susceptibilidad, se le asignó el puntaje de 0.89 a este criterio.

Criterio C: Vulnerabilidad biológica del taxón.

La densidad encontrada para *L. diffusa* en las distintas localidades visitadas va de 0.03 individuos/m² en Ermita hasta 0.13 individuos/m² en Agua del Ángel. La densidad promedio, tomando en cuenta los datos

CUADRO 3. Índice de disturbio ID (Martorell y Peters 2000), de las cinco poblaciones existentes de *L. diffusa* y valor porcentual por factor de disturbio: ganadería, actividades humanas y deterioro natural del hábitat.

Sitio	ID	% Ganadería	% Actividades humanas	% Deterioro natural del hábitat
Solidaridad	62.3	6.1	64.7	29.1
Ermita	50.4	30.3	33.2	36.5
Agua del Ángel	38.9	11.8	38.1	50.2
San Juanico	56.6	4.3	63.7	32.1
Peñamiller	37.7	30.7	17.6	51.7
(promedio)	49.2	16.6	43.4	39.9

obtenidos de todas las poblaciones, es de 0.08 ± 0.02 EE individuos/m² (Cuadro 2). Las densidades obtenidas son similares a las reportadas por Islas-Huitrón (1999) para la especie *L. williamsii* en sitios severamente alterados, lo que podría indicar que los sitios en donde ocurre *L. diffusa* se encuentran con un cierto grado de perturbación.

Tomando en cuenta el área estimada de los pequeños parches donde se encuentra la especie y las densidades obtenidas en cada una de ellas, hemos determinado que actualmente se cuenta con un aproximado de tan sólo 6575 individuos en hábitat natural.

Los censos realizados en el sitio Ermita nos permitieron determinar que sólo el 16% de los individuos son ramificados es decir que presentan varias cabezas. La distribución espacial intra-poblacional es agregada y un alto porcentaje de individuos (78%) se encuentran bajo la protección del dosel de alguna planta perenne, presentándose preferencias hacia algunos elementos arbustivos como ha sido señalado en estudios anteriores (Zuñiga *et al.* 2005; Santini *et al.* 2007) (Foto 10).

Los peyotes apenas sobresalen del suelo. Los individuos no ramificados generalmente

presentan una altura inferior a 2 cm, mientras que los individuos ramificados presentan una altura media de 2.5 ± 0.25 cm. La estructura poblacional de *L. diffusa* –estimada a partir de la cobertura en cm²–, presenta un patrón multimodal encontrándose un bajo porcentaje de individuos en la categoría de plántulas, así como en algunas categorías de adultos (Figura 2).

La tasa finita de crecimiento poblacional λ , encontrada en el sitio Ermita (2010-2011), fue inferior a la unidad, y se observó una disminución del 21% de los individuos iniciales (Díaz-Segura *et al.* en preparación).

La reproducción comienza cuando los organismos alcanzan cerca de 4.5cm de diámetro. La floración se presenta de marzo a abril y de julio a octubre (Figura 3). La antesis es diurna y las flores viven de dos a tres días. Los principales visitantes florales son insectos del orden Hymenoptera. Los frutos tardan en madurar de 4 a 6 meses, al iniciar la fructificación son pequeños y de color blanco y conforme maduran se vuelven de color rosa claro y después magenta (Foto 9).

Las semillas tienen un peso promedio de 1 ± 0.1 mg (Díaz-Segura *et al.* en prepa-

ración) y según Trujillo-Hernández (2002) presentan fotoblastismo positivo.

En lo que se refiere a germinación, Rojas-Aréchiga (datos no publicados) obtuvo un porcentaje de germinación del 82.6% a 25 °C. Trujillo-Hernández (2002) obtuvo un porcentaje de germinación por arriba del 50% a 25 °C aplicando tratamientos de escarificación y giberelinas. Sánchez-Martínez *et al.* (2006) obtuvieron un 47% de germinación con temperatura alternante de 26/16 °C y una sobrevivencia del 97% a los tres meses de desarrollo. El puntaje asignado a este criterio fue de 0.57.

Criterio D: Impacto de la actividad humana sobre el taxón.

Las actividades antropogénicas son las principales causas de perturbación en los lugares donde habita *L. diffusa*. A los alrededores de las poblaciones existentes y extintas se pueden observar obras de infraestructura y desarrollo humano tales como: ampliación y mantenimiento de carreteras, colocación de puentes, asentamientos humanos, tendidos de líneas eléctricas, ermitas, basureros y zonas federales (retenes militares). En suma, las actividades como la agricultura, el ramoneo causado por el ganado asnar feral y la extracción de leña son actividades que complementan el empobrecimiento del hábitat (Fotos 2, 3 y 4).

Por otro lado, las poblaciones de *L. diffusa* han sido víctimas de colecta y tráfico ilegal por parte de coleccionistas y por personas aficionadas a experimentar sus efectos psicotrópicos debido a que se le atribuyen las mismas características químicas que contiene *L. williamsii*, especie con gran cantidad de alcaloides capaces de alterar los sentidos, esto a pesar de que existen estudios químicos sobre ejemplares de *L. diffusa*

que demuestran la ausencia o presencia en diminutas cantidades de los alcaloides encontrados en *L. williamsii* (Todd 1969; Bruhn & Holmstedt 1974; Anderson 2007; Aragane *et al.* 2011).

Históricamente se han reportado importantes extracciones de ejemplares de *L. diffusa* en el estado de Querétaro. Anderson (2007) menciona un reporte de extracción masiva al Norte del poblado de Vizarrón en 1967. También hace mención que en 1991 se confiscó en Holanda un envío de 7 200 plantas de las cuales 1 206 eran ejemplares de *L. diffusa* y el resto de *L. williamsii*.

En nuestras observaciones (2010-2011) pudimos constatar la extracción de plantas en el sitio Ermita y Agua del Ángel (Foto 5). En esta última localidad se encontraron plantas desenterradas y agrupadas a la orilla de una vereda, al parecer en espera de ser recogidas (Foto 6).

Aunado a esto, Scheinvar (2004) hace mención sobre la existencia de laboratorios clandestinos donde se extrae el jugo de las plantas y se envía a laboratorios farmacéuticos. Así mismo, la autora menciona que las poblaciones de peyote se han visto reducidas con el paso del tiempo y que algunas de ellas ya se encuentran extintas.

El análisis de disturbio realizado en las cinco poblaciones siguiendo la metodología de Martorell y Peters (2000), señalan que aunque los factores de transformación presentan diferencias entre sitios, el valor medio de perturbación de los sitios es alto (promedio=49.2 puntos) (Cuadro 3). El puntaje asignado a este criterio fue de 0.8.

Conclusión

De acuerdo con la Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, mediante

la aplicación del Método de Evaluación del Riesgo de Extinción (MER), el puntaje total obtenido de la evaluación de los cuatro criterios anteriormente mencionados es de 3.0, el cual corresponde a una especie en Peligro de Extinción (P). Por lo que proponemos que *L. diffusa* sea re-categorizada en la NOM-059-SEMARNAT-2010 de especie Amenazada (A) a especie en Peligro de Extinción. Así mismo, se propone que la especie sea re-categorizada en la Lista Roja de la IUCN de especie Vulnerable (Vu) a especie en Peligro (EN) y que a su vez sea reubicada del Apéndice II al Apéndice I en el CITES.

Agradecimientos

Agradecemos al personal del Jardín Botánico Regional de Cadereyta “Ingeniero Manuel González de Cosío” por la información brindada. Al Herbario Nacional MEXU del Instituto de Biología de la UNAM. A la Biol. Erika Arroyo por su valiosa colaboración en el trabajo de campo y al CONACYT por la beca 248848 otorgada al primer autor para realizar sus estudios de Maestría. Este trabajo se realizó con el apoyo económico de los proyectos “Ecología Genética y aprovechamiento de los recursos vegetales en las comunidades semiáridas de México” y “Dinámica poblacional de cactáceas amenazadas” (CONABIO 14344142) a cargo de CIJS.

Literatura citada

Anderson E. F. 2001. *The Cactus Family*. Timber Press. Inc. Portland, Oregon. USA.

Anderson E. F. 2007. *Peyote el Cactus Divino*. Ed. Laertes. Barcelona.

Aragane M, Sasaki Y, Nakajima J, Fukumori N, Yoshizawa M, Suzuki Y, Kitagawa S, Mori K, Ogino S, Yasuda I & Nagumo S.

2011. Peyote identification on the basis of differences in morphology, mescaline content and *trnL/trnF* sequence between *Lophophora williamsii* and *L. diffusa*. *J Nat Med*. **65**:103-110.

Arias S, Guzmán U, Mandujano MC, Soto-Galván M & Golubov J. 2005. Las especies mexicanas de cactáceas en riesgo de extinción I. una comparación entre los listados NOM-059-ECOL-2001 (México), La lista roja (IUCN) y CITES. *Cact Suc Mex*. **50**:100-125.

Bravo-Hollis H. 1978. *Las Cactáceas de México*. Vol. I. Universidad Nacional Autónoma de México. México.

Bravo-Hollis H & Sánchez-Mejorada H. 1991. *Las cactáceas de México*. Vol II. Universidad Nacional Autónoma de México. México.

Bruhn J G & Holmstedt B. 1974. Early peyote research: an interdisciplinary study. *Econ Bot*. **28**:353-390.

CITES. 2012. Apéndices I, II y III. Convención sobre el comercio internacional de especies amenazadas de fauna y flora silvestres. <<http://www.cites.org>>

CONABIO. 1997. Provincias biogeográficas de México. <<http://www.conabio.gob.mx>>

Fitz Maurice W A & Fitz Maurice B. 2002. *Lophophora diffusa* en: IUCN 2012. IUCN Red List of Threatened Species. <www.iucnredlist.org>.

Ferrer-Cervantes M E, Méndez-González M E, Quintana-Ascencio P F, Dorantes A, Dzib G & Durán R. 2012. Population Dynamics of the cactus *Mammillaria gaumeri*: an integral projection model approach. *Popul Ecol*. **54**:321-334.

Godínez-Álvarez H, Valverde T & Ortega-Baes P. 2003. Demographic trends in the Cactaceae. *Bot Rev*. **69**:173-203.

Guzmán U, Arias S & Dávila P. 2003. *Catálogo de Cactáceas Mexicanas*. Universidad Nacional Autónoma de México. Comisión Nacional

- Para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México D.F.
- Hernández-Oria J G, Chávez-Martínez R J, Galindo-Sotelo G, Hernández-Martínez M M, Laguna-Solís G, Martínez-Romero R, Mendoza-Aguilar T, Sánchez-Hernández J L & Sánchez-Martínez E. 2003. Evaluación de aspectos ecológicos de una nueva población de *Mammillaria mathildae* Kraehenbuehl & Krainz en Querétaro. *Cact Suc Mex.* **48**:100-110.
- Hernández-Oria J G, Chávez-Martínez R J & Sánchez-Martínez E. 2007. Factores de riesgo en las Cactaceae amenazadas de una región semiárida en el sur del desierto chihuahuense, México. *Interciencia.* **32**:728-734.
- Islas-Huitron H. 1999. Estudio ecológico de *Lophophora williamsii* (Lem.) Coulter en una comunidad vegetal perturbada del desierto de San Luis Potosí. Tesis Licenciatura. Iztacala. UNAM.
- IUCN. 2012. IUCN Red List of Threatened Species. <<http://www.iucnredlist.org>>
- Mandujano MC, Gulovob J & Reyes J. 2002. Lo que usted siempre quiso saber de las cactáceas y nunca se atrevió a preguntar. CONABIO. *Biodiversitas* **40**:4-7.
- Martorell E & Peters C. 2000. *Conocimiento y conservación de las mamilarias endémicas del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*. Reporte final del proyecto R. 166-CONABIO. México.
- Nobel P S. 2002. *Cacti. Biology and Uses*. University of California Press, Los Angeles, USA.
- 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.
- Ortega-Baes P & Godínez-Álvarez H. 2005. Global diversity and conservation priorities in the Cactaceae. *Biodivers Conserv.* **15**:817-827.
- Reyes J & Terrazas T. 1991. Cactáceas raras, amenazadas y en peligro de extinción de las colecciones del jardín botánico, IB-UNAM. *Amaranto* **4**:7-10.
- Sánchez-Martínez E, Chávez-Martínez R J, Hernández-Oria J G & Hernández-Martínez M M. 2006. *Especies de Cactaceae prioritarias para la conservación en la zona árida Queretano-Hidalguense*. Consejo de ciencia y tecnología del estado de Querétaro. México.
- Santini N, Flores-Moreno H, Ávila Muñoz M E, Díaz Coránguez M, Gasteazoro Piñeiro F & Martorell C. 2007. La cobertura de espinas de los cactus determina que éstos se establezcan bajo nodrizas con distinta fenología. *Cact Suc Mex.* **52**:36-45.
- Scheinvar L. 2004. *Flora Cactológica del Estado de Querétaro Diversidad y Riqueza*. Fondo de Cultura Económica. México D.F.
- Todd J S. 1969. Thin-layer chromatography analysis of mexican populations of *Lophophora* (Cactaceae). *Lloyd.* **32**:395-398.
- Trujillo-Hernández A. 2002. Ecología Fisiológica de la Germinación de las Cactáceas del Género *Lophophora*. Tesis de Maestría en Ciencias (Biología Vegetal). UNAM. Facultad de Ciencias. México D.F.
- Zuñiga B, Malda G & Suzán H. 2005. Interacciones planta-nodrizas en *Lophophora diffusa* (Cactaceae) en un desierto subtropical de México. *Biotropica.* **37**:351-356.

Recibido: mayo 2012; aceptado: agosto 2012.
Received: May 2012; accepted: August 2012.

XII. CONCLUSIONES GENERALES

- *Lophophora diffusa* es una especie microendémica de México que crece exclusivamente en el desierto queretano y que tiene una gran importancia ecológica y cultural, cuyas poblaciones han disminuido tanto por la extracción directa de individuos como por transformaciones de sus hábitats.

Los estudios realizados con la especie en la localidad Ermita, indican:

a) Una densidad poblacional baja (0.03 ind/m^2), con una distribución espacial agregada y relacionada con los parches de vegetación formados principalmente por *Larrea tridentata* y *Bursera fagaroides* para todas sus categorías de tamaño, presentando ubicación preferencial hacia el Este de las plantas nodrizas y un rechazo hacia el Norte.

b) En lo que respecta a la biología reproductiva: La floración ocurre en un periodo largo de tiempo, presentándose una baja densidad de flores sincrónicas. La especie es autoincompatible y los himenópteros parecen ser los polinizadores principales.

c) La estructura poblacional observada no difirió de la estructura estable, presentándose un bajo número de plántulas y de adultos 3 y 4. El valor reproductivo de los individuos, se incrementa conforme aumenta el tamaño de los individuos.

d) En lo que se refiere a la dinámica poblacional: la tasa finita de crecimiento poblacional para el primer año presentó un valor inferior a la unidad ($\lambda = 0.79 \pm 0.10$) y para el segundo año, este valor no difirió con la unidad ($\lambda = 0.98 \pm 0.12$). La tasa finita de crecimiento poblacional promedio ($\lambda = 0.89$) indica que la población decrece en un 11%; La permanencia es el proceso demográfico al que lambda es más sensible seguida por el crecimiento y por último la fecundidad y la categoría A2, es la

etapa con mayor importancia relativa en la dinámica poblacional; 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.

e) La aplicación del Método de Evaluación del Riesgo de Extinción (MER), el cual se encuentra en el anexo de la Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, llevó a presentar la propuesta de que *L. diffusa* sea re-categorizada en la legislación mexicana, de especie Amenazada (A) a especie en Peligro de Extinción (P). Además se propone que la especie sea re-categorizada de especie Vulnerable (Vu) a especie en Peligro (EN) en la Lista Roja de la IUCN, y a su vez que la especie sea reubicada del Apéndice II, al Apéndice I de CITES.

XIII. BIBLIOGRAFÍA DE INTRODUCCIÓN

- Álvarez-Hidalgo S., C. González-Salvatierra, K. Juárez-Arriaga, M. Y. Pazaran-Navarijo y H. Suzán. 1999. *Análisis poblacional de Lophophora diffusa en la zona de Higuierillas-Peña blanca Querétaro*. En cactáceas y otras plantas suculentas. II congreso mexicano, I congreso latinoamericano y del caribe. Sociedad Mexicana de Cactología. Oaxaca, México. Pág. 74.
- Anderson E. F. 1969. The biogeography, ecology and taxonomy of *Lophophora* (Cactaceae). *Brittonia*. **21**: 299-310.
- Anderson E. F. 2001. *The cactus family*. Timber press Inc. Portland, Oregon. USA. 776 pp.
- Anderson E. F. 2007. *Peyote el cactus divino*. Laertes. Barcelona, España. 254 pp.
- Batis A. y M. Rojas. 2002. El Peyote y otros cactus alucinógenos de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. *Biodiversitas*. **40**: 12-17.
- Bravo-Hollis H. 1978. *Las cactáceas de México*. Vol. I. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. México.
- Bravo-Hollis H. y H. Sánchez-Mejorada. 1991. *Las cactáceas de México*. Vol II. Universidad Nacional Autónoma de México. México. D.F. México.
- Bravo-Hollis H. y L. Scheinvar. 1999. *El interesante mundo de las cactáceas*. Fondo de cultura económica. México D.F. México.
- Bruhn J. G. y C. Bruhn. 1973. Alkaloids and ethnobotany of Mexican peyote cacti and related species. *Economic Botany*. **27**: 241-251.

- Bruhn J. G. y B. Holmstedt. 1974. Early peyote research an interdisciplinary study. *Economic Botany*. **28** (4): 353-390.
- Boke N. H. y E. F. Anderson. 1970. Development, and taxonomy in the genus *Lophophora*. *American Journal of Botany*. **57**: 569-578.
- Butterworth C. A., J. H. Cota-Sánchez y R. S. Wallace. 2002. Molecular systematics of tribe Cacteeae (Cactaceae: Cactoideae): a phylogeny based on rpl16 intron sequence variation. *Systematic Botany*. **27**(2): 257-270.
- Bye R. 1979. Hallucinogenic plants of the Tarahumar. *Journal of Ethnopharmacology*. **1**: 23-48.
- Casas A. 2002. Uso y manejo de cactáceas columnares mesoamericanas. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. *Biodiversitas*. **40**: 18-23.
- Casas A., J. Caballero y A. Valiente-Banuet. 1999. Use, management and domestication of columnar cacti in south-central Mexico: A historical perspective. *Journal of Ethnobiology*. **19**: 71-95.
- Challenger A. 1998. *Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México, pasado, presente y futuro*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Instituto de Biología, Sierra Madre. México D. F. México. 847 pp.
- Cronquist A. 1988. *The evolution and classification of flowering plants*. 2nd Edition. The New York Botanical Garden. New York. USA. 555 pp.
- Dixon W. E. 1899. The physiological action of the alkaloids derived from *Anhalonium lewinii*. *The Journal of Physiology*. **25**: 69-86.

- Escalante-Pliego P., A. G. Navarro-Sigüenza y A. T. Peterson. 1993. A geographic, ecological, and historical analysis of land bird diversity in Mexico. En T. P. Ramamoorthy; R. Bye; A. Lot y J. Fa. *Biological diversity of Mexico: origins and distribution*. Oxford University Press. New York, USA. 812 pp.
- Flores-Villela O. 1993. Herpetofauna of Mexico: Distribution and endemism. En T. P. Ramamoorthy; R. Bye; A. Lot y J. Fa. *Biological diversity of Mexico: origins and distribution*. Oxford University Press. New York. USA. 812 pp.
- García-Méndez G. 2006. *Capital natural y bienestar social*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la biodiversidad. México. D. F. México. 71 pp.
- García-Naranjo Ortiz de la Huerta A. 2004. *Estructura poblacional, sitios de establecimiento y clonalidad de Lophophora williamsii (Lem ex Salm-Dyck) J.M. Coult. en Cuatrociénegas, Coahuila, México*. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. México.
- Godínez-Álvarez H., T. Valverde y P. Ortega-Baes. 2003. Demographic trends in the Cactaceae. *The Botanical Review*. **69**: 173-203.
- Guzmán U., S. Arias y P. Dávila. 2003. *Catálogo de cactáceas mexicanas*. Universidad Nacional Autónoma de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México D.F. México. 315 pp.
- Islas-Huitrón H. 1999. *Estudio ecológico de Lophophora williamsii (Lem.) Coulter en una comunidad vegetal perturbada del desierto de San Luis Potosí*. Tesis de licenciatura. Facultad de Estudios Superiores-Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México. Estado de México, México.

- Jiménez-Sierra C. L. 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.
- Lefkovich L. P. 1965. The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrika*. **21**: 1-18.
- Leslie P. H. 1945. On the uses of matrices in certain population mathematics. *Biometrika*. **33**: 183-212.
- Mandujano M. C., J. Golubov y J. Reyes. 2002. Lo que usted siempre quiso saber de las cactáceas y nunca se atrevió a preguntar. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. *Biodiversitas*. **40**: 4-7.
- Mc Neely J. A., K. R. Miller, W. V. Reid, R. A. Mittermeier y T. B. Werner. 1990. *Conserving the world's biodiversity*. International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, Gland, Switzerland. World Resources Institute. Conservation International. World wildlife fund-US. world bank, Washington, D. C. U. S. A. 193 pp.
- Montero-Anaya D. y O. R. García-Rubio. 2010. *Análisis espacial por índices de distancia (SADIE) de Lophophora williamsii en tres parcelas con diferente grado de perturbación en San Luís Potosí*. VII Simposio Internacional sobre la Flora Silvestre en Zonas Áridas. Universidad de Sonora. Hermosillo, Sonora, México.
- Neyra-González L. y L. Durand-Smith. 1998. Biodiversidad. En A. Peña-Jiménez L., L. Neyra-González, L. Loa-Loza y L. Durand-Smith. *La diversidad biológica de México: Estudio de país*. 1998. Comisión nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad. México D.F. México. 341 pp.

- Nobel P S. 2002. *Cacti. Biology and uses*. University of California Press, Los Angeles, USA. 280 pp.
- 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.
- Rojas M. 2008. El controvertido peyote. *Ciencias*. Universidad Nacional Autónoma de México. **1** (91): 44-49.
- Rzedowski J. 1993. Diversity and origins of the phanerogamic flora of Mexico. En T. P. Ramamoorthy; R. Bye, A. Lot y J. Fa. *Biological Diversity of Mexico: Origins and distribution*. Oxford University Press. New York. USA. 812 pp.
- Sánchez-Salas J., G. Muro-Pérez, E. Estrada- Castillón, M. García-Aranda y J. A. Alba-Ávila. 2011. Registro de una nueva localidad de *Lophophora williamsii* (Cactaceae) a punto de extinción por saqueo en Coahuila, México. *Journal of the Botanical Research Institute of Texas*. **5**(2): 685-687.
- Sarukhán J., P. Koleff; J. Carabias, J. Soberón, R. Dirzo, J. Llorente-Bousquets, G. Halffter; R. González, I. March, A. Mohar, S. Anta y J. de la Maza. 2009. *Capital natural de México. Síntesis: conocimiento actual, evaluación y perspectivas de sustentabilidad*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D. F. México. 100 pp.
- Scheinvar L. 2004. *Flora cactológica del estado de Querétaro*. Diversidad y riqueza. Fondo de cultura económica. México D.F. México. 390 pp.

- Schultes R. E. 1938. The appeal of peyote (*Lophophora williamsii*) as a medicine. *American Anthropologist*. **40** (4): 698-715.
- Schultes R. E. 1982. *Plantas alucinógenas*. México: la Prensa médica mexicana. México, D. F. México. 161 pp.
- Schultes R. E. y A. Hoffmann. 1982. *Las plantas de los dioses: Orígenes del uso de los alucinógenos*. Fondo de cultura económica. México, D. F. México. 192 pp.
- Terry M. 2008. Stalking the wild *Lophophora* part 3: San Luis Potosí (central), Querétaro and Mexico City. *Cactus and Succulent Journal*. **80** (6): 310-317.
- Terry M. 2011. Regeneration of *Lophophora williamsii* (Cactaceae) following mummification of its crown by natural freezing events and some observations on multiple stem formation. *Phytologia*. **93**(3): 330-340.
- Terry M, K. Trout, B. Williams, T. Herrera y N. Fowler. 2011. Limitations to natural production of *Lophophora williamsii* (Cactaceae) I. Regrowth and survivorship two years post harvest in a south Texas population. *Journal of the Botanical Research Institute of Texas*. **5**(2): 661-675.
- Terry M, K. Trout, B. Williams, T. Herrera y N. Fowler. 2012. Limitations to natural production of *Lophophora williamsii* (Cactaceae) II. Effects of repeated harvesting at two-year intervals in a south Texas population. *Journal of the Botanical Research Institute of Texas*. **6**(2): 567-577.
- Trujillo-Hernández A. 2002. *Ecología fisiológica de la germinación de las cactáceas del género Lophophora*. Tesis de maestría en Ciencias. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. México.

- Zuñiga B., G. Malda y H. Suzán. 2005. Interacciones planta-nodrizas en *Lophophora diffusa* (cactaceae) en un desierto subtropical de México. *Biotrópica*. **37**(3): 351-356.



Casa abierta al tiempo

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

ACTA DE EXAMEN DE GRADO

No. 00083

Matrícula: 210389131

DINAMICA POBLACIONAL DE *Lophophora diffusa* "PEYOTE" (CACTACEAE) EN UNA LOCALIDAD DEL ESTADO DE QUERETARO

En México, D.F., se presentaron a las 11:00 horas del día 13 del mes de septiembre del año 2013 en la Unidad Iztapalapa de la Universidad Autónoma Metropolitana, los suscritos miembros del jurado:

M. EN C. FERNANDO VITE GONZALEZ
DRA. MARIA DEL CARMEN MANDUJANO SANCHEZ
DR. JOEL DAVID FLORES RIVAS
DR. JORDAN KYRIL GOLUBOV FIGUEROA

Bajo la Presidencia del primero y con carácter de Secretario el último, se reunieron para proceder al Examen de Grado cuya denominación aparece al margen, para la obtención del grado de:

MAESTRO EN BIOLOGIA
DE: OMAR DIAZ SEGURA

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

aprobarlo

Acto continuo, el presidente del jurado comunicó al interesado el resultado de la evaluación y, en caso aprobatorio, le fue tomada la protesta.



OMAR DIAZ SEGURA
ALUMNO

REVISÓ

LIC. JULIO CÉSAR DE LANA ISASSI
DIRECTOR DE SISTEMAS ESCOLARES

DIRECTOR DE LA DIVISIÓN DE CBS

DR. RUBEN ROMAN RAMOS

PRESIDENTE

M. EN C. FERNANDO VITE GONZALEZ

VOCAL

DRA. MARIA DEL CARMEN MANDUJANO SANCHEZ

VOCAL

DR. JOEL DAVID FLORES RIVAS

SECRETARIO

DR. JORDAN KYRIL GOLUBOV FIGUEROA