

Informe final* del Proyecto L009
Análisis de la distribución y estructura de las poblaciones de Echinocactus platyacanthus
Link et Otto, en el Valle de Zapotitlán, Puebla

Responsable: Dr. Luis E Eguiarte Fruns
Institución: Universidad Nacional Autónoma de México
Instituto de Ecología
Departamento de Ecología Evolutiva
Laboratorio de Evolución Molecular y Experimental
Dirección: Av. Universidad # 3000, Ciudad Universitaria, Coyoacán, México, DF,
04510 , México
Correo electrónico: fruns@servidor.unam.mx
Teléfono/Fax: Tel: 5622 9006 Fax: 5616 1976, 5622 8995
Fecha de inicio: Noviembre 28, 1997
Fecha de término: Enero 4, 2000
Principales resultados: Informe final
Forma de citar el informe final y otros resultados:** Eguiarte Fruns, L. E. y C. Jiménez Sierra. 2000. Análisis de la distribución y estructura de las poblaciones de Echinocactus platyacanthus Link et Otto, en el Valle de Zapotitlán, Puebla. Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Ecología. **Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. L009.** México D. F.

Resumen:

Este trabajo pretende conocer la distribución y estructura de las poblaciones de Echinocactus platyacanthus forma grandis, en el valle de Zapotitlán de las Salinas. Para ello se establecerá cuadrantes permanentes en áreas donde esta especie se encuentre formando manchones densos, y se hará un seguimiento de sus individuos a través del tiempo. Se pretende conocer el tipo de distribución de los organismos en el espacio, la densidad poblacional de los sitios seleccionados y describir la relación de esta especie con algunos factores ambientales (condiciones topográficas y edafológicas) y biológicos (tipo de comunidad), donde se presentan estas poblaciones. Se describirán las poblaciones de los tipos estudiados con base a la altura de los individuos y otras medidas (diámetro, número de costillas, número de areolas). Con el seguimiento en un año, se pretende obtener datos relacionados con el cambio de las variables morfométricas de los individuos. Con los datos obtenidos se elaborarán matrices de transición y se calcularán los principales parámetros demográficos: sobrevivencia, mortalidad, contribución reproductiva por el tamaño, reclutamiento, así como crecimiento poblacional. Mediante este análisis, se diagnosticará el estatus poblacional de la especie y se establecerán recomendaciones tendientes a la conservación de la misma.

-
- * El presente documento no necesariamente contiene los principales resultados del proyecto correspondiente o la descripción de los mismos. Los proyectos apoyados por la CONABIO así como información adicional sobre ellos, pueden consultarse en www.conabio.gob.mx
 - ** El usuario tiene la obligación, de conformidad con el artículo 57 de la LFDA, de citar a los autores de obras individuales, así como a los compiladores. De manera que deberán citarse todos los responsables de los proyectos, que proveyeron datos, así como a la CONABIO como depositaria, compiladora y proveedora de la información. En su caso, el usuario deberá obtener del proveedor la información complementaria sobre la autoría específica de los datos.

**ANÁLISIS DE LA DISTRIBUCIÓN Y ESTRUCTURA DE LAS
POBLACIONES DE *Echinocactus platyacanthus* Link et Otto, EN
EL VALLE DE ZAPOTITLÁN DE LAS SALINAS, PUEBLA.**

INFORME FINAL, segunda versión
30 de noviembre de 1999

CONABIO: L009

Área de Conocimiento: Ecología

Responsables: Luis E. Eguiarte Fruns y Cecilia Jiménez Sierra

Instituto de Ecología, UNAM.

Apdo. Postal 70-275, México 04510, D.F.

Tel: 56-22-90-06

correo electrónico: fruns@servidor.unam.mx

ceci@xanum.uam.mx

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS	i
RESUMEN	ii
INTRODUCCIÓN GENERAL	1
1 ANTECEDENTES	1
1.1. Estatus de conservación de <i>E. platyacanthus</i>	3
1.2. Otros estudios	3
1.3. Importancia económica de <i>E. platyacanthus</i>	4
2. <i>Echinocactus platyacanthus</i>	4
2.1. Descripción de <i>E. platyacanthus</i>	5
2.2. Formas geográficas de <i>E. platyacanthus</i>	6
2.3. Distribución de <i>E. platyacanthus</i> forma <i>grandis</i>	7
3. EL VALLE DE ZAPOTITLÁN	7
3.1. Geología	8
3.2. Clima	8
3.3. Suelos	9
3.4. Vegetación	9
3.5. Importancia de la zona	10
4. OBJETIVOS DEL ESTUDIO	11
4.1. Objetivo general	11
4.2. Objetivos específicos	11
5. EL AMBIENTE DE LAS COMUNIDADES DONDE SE DESARROLLA <i>E. platyacanthus</i>	13
5.1. Metodología	13
5.2. Resultados	16
5.3. Discusión	25
6. ANÁLISIS DEMOGRÁFICO DE LAS POBLACIONES DE <i>E. platyacanthus</i>	29
6.1 Introducción	29
6.2 Antecedentes	30
6.3 Metodología	33
6.4 Resultados	34
6.5 Discusión	38

7. BIOLOGÍA FLORAL Y ECOLOGÍA REPRODUCTIVA	
DE <i>E. platyacanthus</i>	41
7.1 Introducción	41
7.2 Antecedentes	42
7.3. Objetivos	48
7.4. Metodología	49
7.5. Resultados	52
7.6. Discusión	62
8. USO DE <i>E. platyacanthus</i> EN LA REGIÓN DEL VALLE DE ZAPOTITLÁN	
DE LAS SALINAS	64
8.1. Antecedentes	64
8.2. Metodología	64
8.3. Resultados y Discusión	64
9. PROPUESTAS PRELIMINARES PARA EL MANEJO Y CONSERVACIÓN DE	
<i>E. platyacanthus</i> EN LA REGIÓN DEL VALLE DE ZAPOTITLÁN	68
10. CONCLUSIONES GENERALES.	71
11. LITERATURA CITADA	76

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo se realizó en el laboratorio de Ecología Evolutiva del Centro de Ecología de la UNAM y se concluyó en el Departamento de Biología de la UAM-Iztapalapa. Su realización fue posible gracias al apoyo de la CONABIO (Proyecto L-009) y a la ayuda de muchos compañeros, tanto en el trabajo de campo, como en el laboratorio. Agradecemos de manera especial a René Cerritos por su colaboración en el trabajo de campo y de laboratorio, así como a Roberto Torres-Orozco B., Marco Aurelio Pérez Hernández, Miriam Sotero y César Sosa, su apoyo en distintas fases de este proyecto.

ANÁLISIS DE LA DISTRIBUCIÓN Y ESTRUCTURA DE LAS POBLACIONES
DE *Echinocactus platyacanthus* Link et Otto, EN EL VALLE DE
ZAPOTITLAN DE LAS SALINAS, PUEBLA.

RESUMEN

Echinocactus platyacanthus es una cactácea toneliforme endémica de México que se conoce como biznaga dulce, ya que con ella se elabora el dulce tradicional mexicano conocido como acitrón. Tiene importancia ecológica y económica, ya que se encuentra distribuida en diferentes regiones y es empleada como recurso alimenticio para los humanos y para el ganado. La especie ha sido catalogada como especie amenazada (categoría 4) por Hernández y Godínez (1994), como vulnerable por la IUCN (1990), y como sujeta a protección especial por la SEMARNAP (1994). Sin embargo, la falta de estudios ecológicos de sus poblaciones hace difícil una evaluación objetiva. El presente trabajo contiene los primeros datos detallados de distribución y ecología poblacional de *E. platyacanthus* en el Valle de Zapotitlán de las Salinas.

El Valle de Zapotitlán de las Salinas se localiza al sudeste del estado de Puebla y pertenece a la región florística de Tehuacán-Cuicatlán. Aquí habita *E. platyacanthus* forma *grandis*, aislada del resto de las poblaciones de la misma especie que se encuentran al Norte del Eje Volcánico Transversal. Entre 1997 y 1999 estudiamos 6 poblaciones localizadas en distintos sitios del área, utilizando cuadrantes permanentes de 2,500 m² cada uno y tratando de incluir la diversidad de ambientes en donde habita esta planta. En general, estos sitios poseen las siguientes características: a) pendientes con inclinación y orientación variables, pero con cierta preferencia por la orientación hacia el norte; b) suelos de origen calcáreo, con pH básico, cantidad de nitrógeno variable y alto contenido de calcio y potasio; c) presencia de vegetación xerófila, principalmente tetecheras, cardonales y matorral espinoso. La distribución espacial de *E. platyacanthus* en el valle es discontinua, pero dentro de los sitios de estudio es agregada. La distribución de los individuos por categorías de altura presenta diferencias entre las poblaciones. En algunas poblaciones son muy escasos los individuos

pequeños (0-10 cm de altura), lo cual sugiere un bajo reclutamiento, mientras que en otras son escasos los individuos de más de 80 cm de altura.

Las tasas finitas de crecimiento poblacional (λ) promedio, calculadas tomando en cuenta los dos años de estudio, oscilan entre 0.9387 y 1.0011. Cuatro de las seis poblaciones presentaron en ambos años un valor de lambda (λ) menor a la unidad.

Las flores muestran diferencias morfométricas entre los sitios. Son diurnas, con una vida media de dos días y una máxima de tres. Tanto su morfología como su comportamiento son típicos de una especie melitófila y sus principales polinizadores son himenópteros. Los individuos inician su actividad reproductiva al alcanzar 21 cm de altura. La floración tiene lugar durante todo el año, pero presenta un máximo entre mayo y agosto. La cantidad de frutos producida por un individuo depende de su tamaño y del número de ramas que posee. Los frutos contienen entre 1 y 600 semillas. Actualmente las cabras son los principales consumidores de frutos y dispersores de semillas de la planta.

En el transcurso de los dos años de estudio desapareció el 16.5% de los organismos inicialmente presentes en nuestros cuadrantes. Estas pérdidas se deben tanto a la extracción de ejemplares por parte de colectores como a la mortalidad. Las causas de mortalidad están relacionadas con el tamaño de los individuos: los individuos menores de cinco centímetros pueden ser dañados mecánicamente (pisoteo) y aquellos mayores de 40 cm de altura son dañados intencionalmente con machete, dejando el tejido interior de la planta accesible para ser consumido por el ganado.

La situación actual de las poblaciones de *E. platyacanthus* hace necesaria la creación de un plan de manejo que, integrado al "Plan general de manejo de la reserva de Tehuacán -Cuicatlán", permita el aprovechamiento sustentable de los recursos de la zona. Finalmente, se proponen algunas medidas prácticas que podrían favorecer el uso racional del recurso así como su preservación.

INTRODUCCIÓN GENERAL

El presente estudio representa el primer análisis de la distribución y estructura de las poblaciones de la biznaga dulce, *Echinocactus platyacanthus*, en el Valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla.

Esta especie es una cactácea toneliforme, endémica de México, con importancia tanto ecológica como económica, ya que es una especie relativamente abundante en la zona y es empleada como recurso alimenticio para los humanos y para el ganado en las zonas áridas donde habita. La forma *grandis* de *E. platyacanthus* es endémica del Valle de Tehuacán y está aislada de las otras formas de la especie que habitan al Norte del Eje Neovolcánico.

Echinocactus platyacanthus ha sido catalogada como especie amenazada (categoría 4) por Hernández y Godínez (1994), como vulnerable por la IUCN (1990), y como sujeta a protección especial por la SEMARNAP (1994). Sin embargo la falta de estudios demográficos precisos sobre sus poblaciones hace difícil una evaluación objetiva.

Por las razones anteriores decidimos estudiar algunos aspectos sobre su distribución, demografía y biología floral de sus poblaciones que se encuentran dentro del Valle de Tehuacán. Consideramos que los conocimientos aportados por este trabajo son de utilidad para el planteamiento racional de estrategias de conservación realistas para ésta especie en el valle de Tehuacán-Cuicatlán, el cual ha sido reciente decretado Reserva de la Biósfera (Diario Oficial de la Federación, 18 de septiembre de 1998).

1. ANTECEDENTES

México es uno de los países con mayor diversidad biológica a escala mundial (Mittermeir, 1988; Toledo, 1988; Ramamoorthy et al., 1993; Toledo y Ordóñez, 1998). Se ha sugerido que esta alta diversidad se debe a varios factores: a) la su posición latitudinal, ya que se encuentra en la zona intertropical, que es donde generalmente existe la mayor diversidad de especies; 2) su biogeografía: el territorio mexicano se encuentra en la intersección entre los dos reinos o dominios biogeográficos propios de

nuestro continente (Neártico y Neotropical) y 3) su complejo relieve y su intrincada historia geológica. (Toledo, 1988). La diversidad de ambientes existentes en nuestro territorio ha propiciado el desarrollo de una alta diversidad de comunidades adaptadas a las condiciones particulares de los mismos. Además, el aislamiento de muchas de estas zonas ha favorecido el desarrollo de numerosos endemismos, tanto de plantas como de animales.

Las zonas áridas y semiáridas tienen una importancia especial en nuestro país, ya que representan más del 60% de la extensión de nuestro territorio y es en ellas donde se han registrado el mayor número de endemismos (Rzedowski 1962; Toledo, 1988; Ramamoorthy *et al.*, 1993). Esto ha propiciado el desarrollo de investigaciones científicas en estos ambientes, y ha llevado a la elaboración de propuestas tendientes a la conservación de las mismas.

Las diferentes especies que componen la familia de las cactáceas juegan un papel importante dentro de los ecosistemas áridos y semiáridos, ya que son componentes estructurales importantes dentro de estas comunidades. Nuestro país es el centro más importante de concentración de cactáceas en el mundo, con un total de 48 géneros y 563 especies (Hunt, 1992), y posee un alto índice de endemismo tanto al nivel de géneros (73%) como de especies (78%).

En las últimas décadas muchas especies de cactáceas han sufrido disminución de sus poblaciones naturales. Esto se debe a: 1) la colecta directa de ejemplares en el campo; por ejemplo, se estimó que en el año de 1979, cerca de 5.5 millones de especímenes de cactáceas fueron introducidas a Estados Unidos, de las cuales al menos unas 100 000 ejemplares debieron provenir de los desiertos mexicanos (Toledo, 1988) y 2) a la pérdida de hábitats naturales, ya que se estima que la pérdida de vegetación natural a escala nacional es de cerca de 1.5 millones de hectáreas al año (Toledo, 1988). Aunado esta sobrecolecta y destrucción del hábitat, se debe tomar en cuenta la limitada habilidad que presentan las cactáceas para restablecerse demográficamente después de un evento de perturbación (Hernández y Godinez, 1994).

Por estas razones, la familia completa de las cactáceas ha sido incluida en los Apéndices de la Convención Internacional sobre el Tráfico de Especies Silvestres y de

Flora y Fauna Amenazadas (CITES, 1990). Además, muchas de sus especies están incluidas en el listado de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza y los Recursos Naturales (IUCN). En la actualidad se enlistan 197 especies de cactáceas en peligro de extinción, número que representa el 35% de todas las especies de cactáceas conocidas para el país (Hernández y Godínez, 1994).

1.1. ESTATUS DE CONSERVACION DE *E. platyacanthus*.

En general es difícil asignar objetivamente categorías de conservación (p. ej. especie rara, vulnerable, amenazada, extinta, etc.) a las plantas, y el problema es especialmente complicado en cactáceas, debido sobre todo a la escasez de datos demográficos y genéticos de sus poblaciones naturales.

Hernández y Godínez (1994), basándose en el listado nomenclatural de Hunt (1992), proponen considerar a *E. platyacanthus* como una especie amenazada, asignándole la categoría 4, misma que corresponde a especies que tienen áreas de distribución relativamente extendidas, llegando a ocupar porciones de varios estados de la República, pero cuyos individuos frecuentemente se presentan en densidades evidentemente bajas. En esta categoría se encuentran especies cuyos individuos son conspicuos, relativamente fáciles de detectar, y cuyas densidades se han reducido debido a factores antropogénicos. Del Castillo y Trujillo (1991) señalan que es necesario la protección del hábitat donde se desarrolla *E. platyacanthus*, así como elaborar programas de propagación artificial, con el fin de evitar su extinción.

Adicionalmente, la IUCN ha asignado a esta especie la categoría de vulnerable, y la Norma Oficial Mexicana (NOM-0590-ECOL-1994) la clasifica como especie sujeta a protección especial, es decir, que es una especie sujeta a limitaciones en su aprovechamiento por tener poblaciones reducidas o una distribución geográfica restringida.

1.2. ESTUDIOS PREVIOS EN *E. platyacanthus*

Además de los estudios taxonómicos y de distribución general de la especie, prácticamente no se han realizado trabajos ecológicos donde se hayan calculado

densidades poblacionales u otros aspectos demográficos. Trujillo (1982) y Del Castillo y Trujillo (1991), reportan a las poblaciones de *E. platyacanthus* del estado de San Luis Potosí, como calcícolas, cuya distribución muestra una preferencia por los siguientes factores ambientales: 1) altitudes entre los 1180 a 2350 msnm; 2) pendientes superiores a 20°; 3) climas secos; y 4) suelos poco profundos y alcalinos (litosoles). Las 20 poblaciones reportadas se encontraban en diversos tipos de vegetación xerófila: matorral desértico rosetófilo, submontano y micrófilo. Señalan que las características edafológicas son determinantes en los patrones de distribución observados en esta especie, tanto a escala geográfica (macrodistribución) como ecológica (microdistribución). A partir de pruebas de germinación en el laboratorio, Del Castillo (1996) y Del Castillo y Trujillo (1997) comprobaron que *E. platyacanthus* manifiesta una preferencia por sustratos calcáreos.

1.3. IMPORTANCIA ECONÓMICA DE *E. platyacanthus*

Es una especie relativamente importante en las zonas semiáridas de México, ya que es utilizada para la alimentación humana y animal, y como elemento decorativo (Trujillo, 1984). Indudablemente, su mayor importancia ha sido el uso de sus tallos en la preparación del "acitrón", un dulce tradicional (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991). Los frutos maduros son consumidos por el ganado caprino, al igual que las semillas son consumidas por los pobladores de la región (obs. pers.). Del Castillo y Trujillo (1991) señalan que, hasta hace poco, el indumento apical de *E. platyacanthus*, era usado para como relleno de cojines y para la elaboración de tejidos. Mencionan que la importancia de esta especie se incrementa con la aridez de la tierra y lo inadecuado que resulta esta para el uso agrícola. Adicionalmente, las plantas son utilizadas como alimento para el ganado caprino y asnar cuando el follaje de los arbustos es escaso.

2. *Echinocactus platyacanthus*

El género *Echinocactus* (Tribu Echinocactae, Subtribu Echinocactinae) se distribuye exclusivamente en la región denominada Megamexico por Rzedowski (1991), ya que las seis especies que contiene (*E. grusonii*, *E. platyacanthus*, *E. polycephalus*, *E.*

parry, *E. horizonthalonium* y *E. texensis*) viven en México, entrando algunas al suroeste de EUA; las cuatro primeras son endémicas de nuestro país. *E. platyacanthus* es conocida comúnmente como "biznaga dulce", debido a su principal uso.

2.1. DESCRIPCIÓN DE *E. platyacanthus*

Los siguientes datos fueron tomados de Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991. Los organismos de esta especie presentan tallos desde globosos a toneliformes según su tamaño. Pueden llegar a alcanzar hasta 2 m de alto y 80 cm de diámetro. Son de color verde oscuro a glauco. Su principal característica, es que en su ápice hundido, presenta abundante lana amarillenta, en forma circular más o elíptica. Sus costillas son gruesas y duras y su número aumenta con la edad llegando a ser de 60 en las formas columnares viejas. En los individuos jóvenes las areolas, están distantes entre sí entre 1 a 3 cm, mientras que en los individuos adultos, se unen por medio de un surco.

Presenta espinas grandes y gruesas, más o menos aplanadas, estriadas transversalmente, al emerger estas son amarillentas con tintes rojizos, y con el tiempo se vuelven castañas o negruzcas. El número de espinas por areolas varía con la edad de los organismos; los organismos jóvenes presentan de ocho a 10 espinas radiales (de 3 a 4 cm de longitud), más cuatro espinas centrales más largas (de 5 a 10 cm de longitud). Los organismos más grandes producen un menor número de espinas por areola.

Cada año producen numerosas flores, las cuales emergen de entre la lana del ápice, son diurnas y se abren ampliamente, de unos 5 a 7 cm de diámetro, de color amarillo intenso. El pericarpelo y la región receptacular están indiferenciados. El nectario se encuentra en la periferia del estilo, formando una cavidad de cerca de 1 cm de profundidad. Los estambres son muy numerosos, entre 1,400 a 2,500 (Cap.7), con filamentos amarillos, anteras de color amarillo cromo. El estilo es grueso, de 3 a 3.5 cm de longitud, amarillento, estriado longitudinalmente y el estigma presenta varios lóbulos (de 10 a 12).

Los frutos son secos, alargados, de 5 a 7 cm de longitud, amarillentos, con muchas escamas, escariosas, con lana y pelos axilares que cubren la pared del fruto, y conservan adheridos los restos del perianto. Las semillas son pequeñas y negras, de

alrededor de 2.5 mm de longitud (para una descripción más detallada, ver Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991).

La clasificación del grupo ha sido compleja, ya que como para otras cactáceas, se ha realizado con base en los pocos ejemplares colectado, donde los patrones de espinación han sido tomados como caracteres taxonómico importantes. Sin embargo, como se mencionó anteriormente, estos patrones de espinación varían con la edad de los individuos, lo que ha ocasionado confusiones y la proliferación de sinonimias. Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991) distinguen tres formas o variedades dentro de esta especie. En la tabla 1 se resumen las principales diferencias entre estas formas.

Tabla 1. Características de las distintas formas (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991)

CARACTERISTICAS	<i>grandis</i>	<i>platyacanthus</i>	<i>viznaga</i>
Localidad tipo	Tehuacán, Pue.	Edo. de Mexico	Concepción del Río, Zacatecas
Distribución	Puebla, Oaxaca	Hidalgo, Querétaro	S.L.P., Zacatecas, Coahuila, N. León, Tamaulipas
Color del tallo	verde oscuro	verde claro	glauco
Espinas			
Color	negruzcas	amarillas-negruzcas	amarillas-rojizas
Núm. esp. radiales	5-6 (3-4cm long)	4 (12-16mm long)	?
Núm. esp. centrales	1(4-5cm long)	3-4 (6-8 cm longitud, ligeramente curvas)	4 (6-10 cm longitud, rectas)
Flor:			
tamaño (diámetro)	4-5 cm	3-4 cm	7-8cm
color	amarillo	amarillas	amarillas
segmentos exterior del perianto	oblongos, apiculados	lanceolados	aserrados
lóbulos del estilo	8-12	10	12 - 20
Sinonimias	<i>Echinocactus grandis</i>	<i>E. platyacanthus</i> <i>E. karwinskii</i> <i>E. ingens</i>	<i>E. viznaga</i> , <i>E. saltillensis</i> <i>E. ingens subinermis</i> , <i>E. ingens subinermis</i> , <i>E. ingens viznaga</i> , <i>E. palmeri</i>

2.2. FORMAS GEOGRÁFICAS DE *E. platyacanthus*

La distribución geográfica de *E. platyacanthus* queda comprendida entre los paralelos 18° y 25° Norte y los meridianos 97° y 102° W, siguiendo una distribución SSE-NNW (Trujillo, 1984). Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991) proponen el reconocimiento de tres formas geográficas o variedades dentro de la especie, mismas

que se encuentran espacialmente separadas por el Eje Volcánico: 1) la forma *grandis* habita en el valle de Tehuacán, Puebla; 2) la forma *visnaga*, se distribuye en el norte, en los estados de Guanajuato, San Luis Potosí, Zacatecas, Nuevo León y el suroeste de Tamaulipas, ocupando la región del desierto Chihuahuense, y 3) la forma *platyacanthus*, que se encuentra distribuida en los valles intermontanos y barrancas profundas de los estados de Hidalgo y Querétaro (**Fig 1.1**).

2.3. DISTRIBUCIÓN DE *Echinocactus platyacanthus* FORMA *grandis*.

Como varias especies de ambientes desérticos, su distribución es irregular, encontrándose manchones de densidad importante sólo en algunos sitios. Los límites de distribución mencionados en la bibliografía son: al Norte hasta Azumbilla, al Sur hasta Huajuapán de León, Oax., al Noreste hasta Tecamachalco, y al Sureste, hasta Sta. María Tecomavaca, Oax. (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991) (**Fig 1.2**).

Meyrán (1980) menciona 4 localidades importantes para la forma, de las cuales actualmente 3 se encuentran fuertemente alteradas por actividades humanas: dos de ellas (San Lorenzo y El Riego) han sido prácticamente englobadas por el crecimiento de la Ciudad de Tehuacán, mientras que la tercera localidad se encuentra a 8 Km al Suroeste de Tehuacán y actualmente colinda con terrenos que han sido destinados para el establecimiento de un centro de recolección de basura. Además de estas zonas, se puede mencionar la zona Noreste de Santiago Acatepec (Anónimo, 1995). Sin embargo, gran parte de esta zona ha sido abierta para la agricultura, y solo permanecen algunos manchones de vegetación natural (obs. pers.)

3. EL VALLE DE ZAPOTITLÁN

El Valle de Zapotitlán de las Salinas se encuentra dentro del Valle de Tehuacán - Cuicatlán, el cual se localiza en la región meridional del sudeste del Estado de Puebla y noreste del estado de Oaxaca, entre los 17° 39' y 18° 53' de latitud norte, y entre los 96° 55' y 97° 44' de longitud oeste (Villaseñor, *et. al.*, 1990) (**Fig. 1.3**). La orientación general

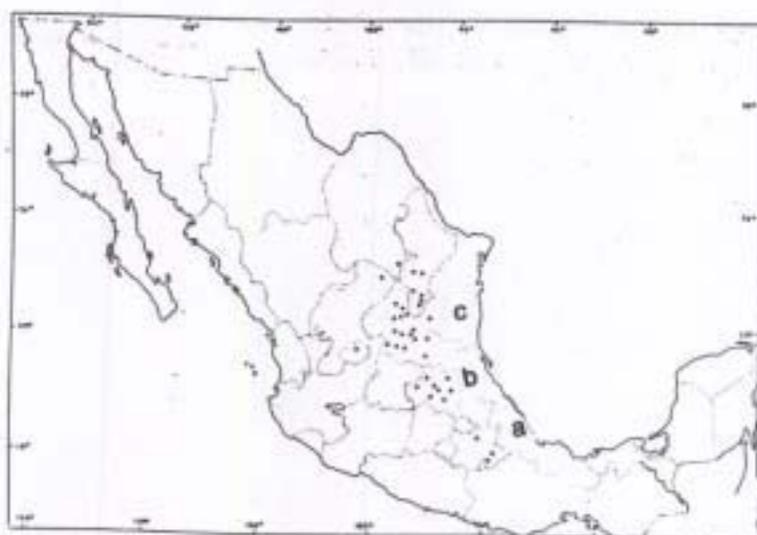


Figura 1.1.- Distribución geográfica de *Echinocactus platyacanthus*
a) forma *grandis*; b) forma *platyacanthus* c) forma *visnaga*

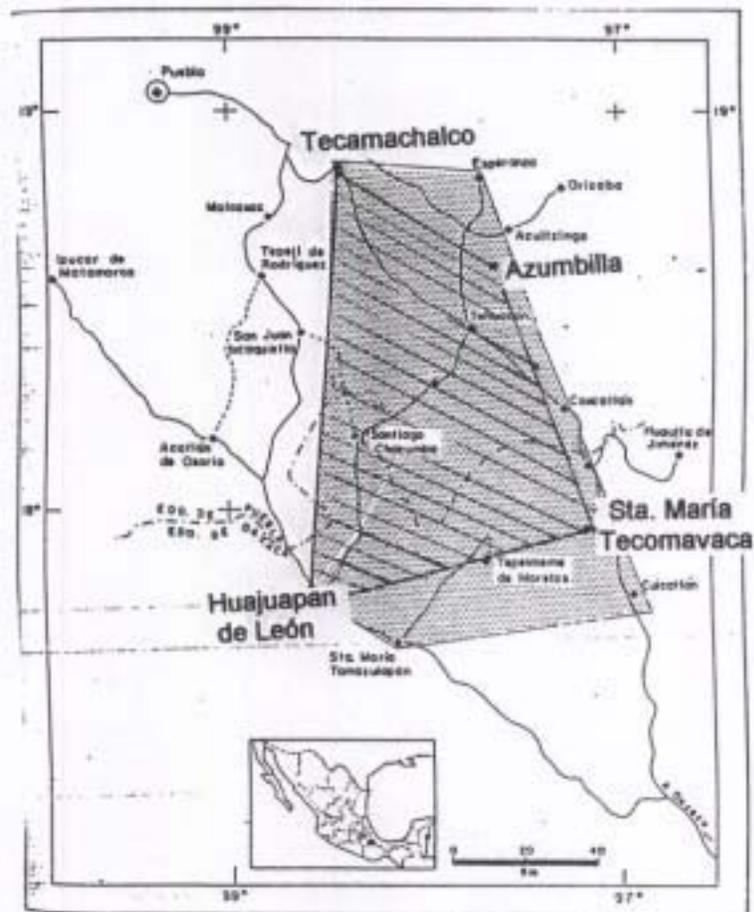


Figura 1.2.- Distribución de *E. platyacanthus* var *grandis* dentro del Valle de Tehuacán-Cuicatlán.

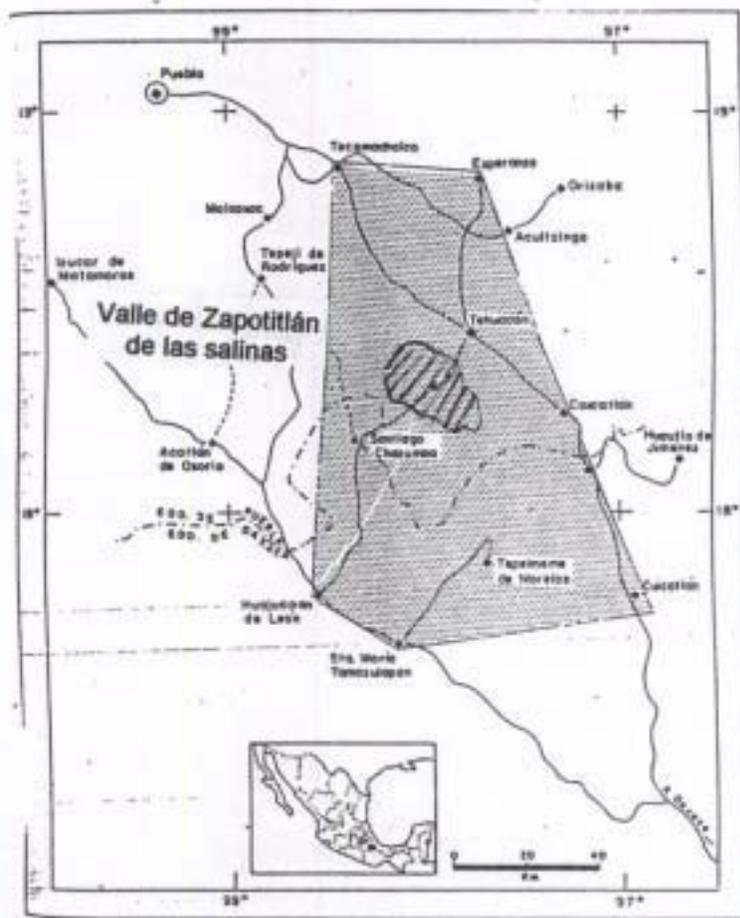


Figura 1.3.- Valle de Zapotitlán de las Salinas, dentro de la Provincia de Tehuacán- Cuicatlán.

del valle es nor-noroeste y sur-sureste, con una extensión aproximada de 170 km de largo por 40 de ancho. Está limitado al Noreste por la Sierra Madre Oriental, que en esta zona se denomina Sierra de Zongolica, la cual limita los estados de Veracruz y Oaxaca, al Norte colinda con el Cerro Tlacotepec y el labio sur de la Mesa Central, al suroeste por la Sierra de Zapotitlán y al sur por la Sierra de Juárez (Zavala, 1980). Esta región abarca varios valles: Cuicatlán, Huajuapán, Tehuacán, Tepelmeme y Zapotitlán. Los valles están limitados por una serie de serranías, que en conjunto se conocen como Sierra Mixteca. Estos valles forman parte de la Cuenca del Río Papaloapan y en menor proporción de la Cuenca del Río Balsas. La altitud media de esta zona es de 1,500 msnm, aunque oscila entre los 545 y 2.458 m, debido a lo accidentado del relieve (Villaseñor, *et al.*, 1990).

3.1. GEOLOGÍA

Desde el punto de vista geológico, el Valle de Tehuacán-Cuicatlán presenta afloramientos de diversa naturaleza y edad, que hacen de la región una serie de mosaicos con características singulares, perteneciendo a la provincia geológica de Tlaxiaco (López, 1981). El terreno en general corresponde al Terciario Inferior, las rocas sedimentarias corresponden a calizas y evaporitas del Cretácico Inferior y Medio. En los límites con Oaxaca se encuentran depósitos continentales del Cenozoico con afloramientos rojizos. Cerca de Zapotitlán existen terrenos fosilíferos que corresponden al Cretácico Medio, y sus partes bajas están en contacto con el Cretácico Inferior (Brunet, 1967, en Zavala, 1980).

3.2. CLIMA

El clima del Valle de Tehuacán está determinado en gran parte por la Sierra de Zongolica, que detiene los vientos húmedos provenientes del Golfo de México al formar con sus crestas de hasta 2,600 msnm sombra de lluvias sobre el Valle. Aunque parte de la humedad del Golfo atraviesa la cima de la Sierra, la precipitación en los valles es escasa, sobre todo en los alrededores de Tehuacán y de la Sierra de Zapotitlán.

El clima es semiárido con lluvias irregulares, que se acumulan en ciertas épocas, produciendo el desbordamiento de ríos, que aunado al relativamente reciente y accidentado relieve, hacen que el Valle esté sujeto a una intensa erosión natural. El clima corresponde de acuerdo con la clasificación de Köppen modificada por García (1973), a BShw"(w)(e) g, (Zavala, 1980). Es decir, un clima de tipo semiárido, con temperatura alta, régimen de lluvias de verano con canícula y con poca a extremosa oscilación de temperatura (Villaseñor, *et al.*, 1990).

3.3. SUELOS

Dentro del Valle se encuentran cambisoles cálcicos, los cuales han sufrido cambios en color, estructura y consistencia debido a intemperismo *in situ*. También se encuentran Xerosoles cálcicos, que son suelos propios de zonas áridas y semiáridas y Litosoles que son suelos con 10 cm o menos de espesor sobre tepetate (Zavala, 1980).

3.4. VEGETACIÓN

La vegetación de esta zona conforma la provincia florística de Tehuacán-Cuicatlán, que forma parte de la región xerófita mexicana (Rzedowski, 1978). Dentro del valle existen diversos tipos de vegetación: bosque tropical caducifolio, bosque espinoso, bosque de encinos, pastizal y el matorral xerófilo. Este último es el que se encuentra más ampliamente distribuido y presenta gran variación dependiendo del elemento fisonómico dominante; entre los más evidentes están las tetecheras de *Neubuxbaumia tetetzo* (Weber) Backeberg, los izotales de *Yucca periculosa* Baker, los cardonales de *Cephalocereus columna-trajani*, los quiotillales de *Escontria chiotilla* (Weber) Rose y diversos tipos de matorrales espinosos, inermes o parvifolios-esclerófilos. Bordeando los ríos y algunos arroyos intermitentes, se encuentran bosques de galería (Villaseñor *et al.*, 1990).

Por su diversidad, complejidad geográfica y gran cantidad de endemismos, la zona ha llamado la atención de gran número de botánicos entre algunos de los primeros trabajos se encuentran los de Smith (1965) y Miranda (1947;1948). Más recientemente

están los trabajos de Cruz-Cisneros y Rzedowski, (1980); Ledezma (1979); Jaramillo y González Medrano (1983); Dávila (1983); Dávila *et al.* (1993; 1995), Zavala (1980;1983) Osorio *et al.* (1996) y Montaña y Valiente-Banuet (1998) entre otros.

Se ha propuesto que esta diversidad y alto grado de endemismos se deben a su posición fitogeográfica, su relieve y sus condiciones climáticas (Dávila *et al.*, 1995). Hasta 1995 se habían identificado 922 géneros de plantas vasculares, incluidas 189 familias y cerca de 2703 especies y se habían detectado cerca de 600 especies endémicas, las cuales representan cerca del 30% de todas las especies registradas en el valle (Dávila, *Op.cit.*). Este porcentaje de endemismos es muy superior al endemismo presente en otras zonas. Para tener una idea, en la Península de Baja California, que posee un área 15 veces más extensa que el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, sólo presenta 2,994 especies, con 20% de ellas endémicas de la zona (Dávila *et al.*, 1995). El alto porcentaje de endemismos que se presenta en el valle, sigue siendo un misterio, pero puede deberse principalmente al fuerte aislamiento al que ha estado sujeto esta zona, tal vez desde la aparición del Eje Neovolánico Transversal durante el Plioceno (Rzedowski, 1978).

Para destacar la importancia de la familia Cactaceae dentro de la flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, podemos mencionar que ésta ocupa el cuarto lugar por el número de géneros (21) que presenta en el valle. Sólo le anteceden la familia Compositae con 82 géneros, Gramineae con 51, y Leguminosae con 48. Aunque no se tiene todavía una lista total de las especies endémicas, de las 34 especies ya detectadas claramente como endémicas del valle, 15 pertenecen a la familia Cactaceae (Dávila, *et al.*, 1995).

3.5. IMPORTANCIA DE LA ZONA

La International Union for the Conservation of Nature (IUCN, 1990), considera a México como una de las 12 regiones prioritarias en el mundo, para la investigación y protección debido a su alta diversidad y queda incluida dentro de la región "Middle America", junto con Guatemala, Honduras, Costa Rica y Panamá. Adicionalmente, dentro del territorio Nacional, el Valle de Tehuacán se ha contempla como una de las 7 regiones más importantes por su alta diversidad (Dávila, *et al.*, 1995).

La necesidad de proteger esta zona y su biodiversidad se concretó en la acción de decretar la Reserva de la Biósfera de Tehuacán-Cuicatlán en mayo de 1997 y septiembre de 1998. La zona de reserva abarca una superficie de casi 500,000 ha. y actualmente se trabaja en la creación de un plan de manejo para la misma (Diario Oficial de la Federación, 28 de mayo, 1997 y 18 sept., 1998).

4. OBJETIVOS DEL PRESENTE ESTUDIO

4.1. OBJETIVO GENERAL

Conocer y describir el estado poblacional y las principales características demográficas y reproductivas de *Echinocactus platyacanthus*, forma *grandis*, dentro del Valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla, que nos permitan diseñar prácticas adecuadas para su manejo y conservación.

4.2. OBJETIVOS ESPECIFICOS

1. Determinar las localidades donde *Echinocactus platyacanthus* se encuentra preferentemente y sus relaciones generales con algunos factores ambientales y bióticos.
2. Determinar la densidad poblacional de *Echinocactus platyacanthus* en sitios representativos.
3. Determinar la distribución espacial intrapoblacional de *Echinocactus platyacanthus*.
4. Determinar las variables morfométricas de los individuos y la relación existente entre ellas, con el fin de seleccionar alguna de ellas para estimar el cambio de los individuos en el tiempo.
5. Determinar las características demográficas de la población (tamaños, reproducción y reclutamiento), y realizar un análisis demográfico matricial a partir de estos datos.
6. Conocer las principales características de su biología reproductiva: a) determinar la época de floración y fructificación; b) conocer el número de flores por individuo; c) determinar el número de frutos por individuo; d) estimar el número de semillas por

fruto; e) determinar la tasa de germinación de las semillas en condiciones de laboratorio.

7. Conocer a través de entrevistas informales y encuestas el uso del recurso en la zona de estudio.
8. A partir de toda esta información, elaborar una propuesta preliminar para el manejo y conservación de la especie en el Valle de Zapotitlán.

La metodología, resultados y conclusiones de este estudio se presentan en los siguientes tres secciones. En la sección 5, "Ambiente de las comunidades donde se desarrolla *E. platyacanthus*", analizamos las características abióticas y bióticas de las comunidades estudiadas. En la sección 6, "Análisis demográfico de las poblaciones de *E. platyacanthus*", presentamos información sobre la densidad, distribución, estructura de población y demografía de las poblaciones. En la sección 7, "Biología floral y ecología reproductiva de *E. platyacanthus*", discutimos datos obtenidos acerca del comportamiento floral de esta planta y de sus visitantes florales. En la sección 8 "Uso de *E. platyacanthus* en la región del valle de Zapotitlán" se presenta un panorama general del uso de esta biznaga y en la sección 9 "Propuestas preliminares para el manejo y conservación de *E. platyacanthus*", se presenta algunas propuestas preliminares para favorecer la conservación de la especie en el Valle de Zapotitlán.

5. EL AMBIENTE DE LAS COMUNIDADES DONDE SE DESARROLLA *E. platyacanthus*.

5.1. METODOLOGÍA

a) DISTRIBUCIÓN DE *Echinocactus platyacanthus*, EN EL VALLE DE ZAPOTITLÁN.

Con base en la información bibliográfica y la realización de recorridos por la zona, se reconocieron las localidades principales donde se desarrolla *E. platyacanthus* dentro del valle de Zapotitlán de las Salinas. Estas zonas fueron ubicadas con la ayuda de un geoposicionador (Ensing GPS Trimble Navigation) y señaladas en una carta topográfica (Escala 1:50,000; INEGI: Tehuacán E14B75) (**Figura 5.1**). En cada sitio se registró: a) pedregosidad; b) topografía; c) tipo de vegetación, y d) estado de conservación de la comunidad: empleando una escala del 1 al 4: 1 para las zonas con poca alteración, es decir con evidencias escasas de pastoreo; 2 y 3 para zonas con evidencia de pastoreo moderado e intenso respectivamente, y 4 para las zonas altamente perturbadas con muy poca cobertura vegetal y evidencias de erosión del suelo.

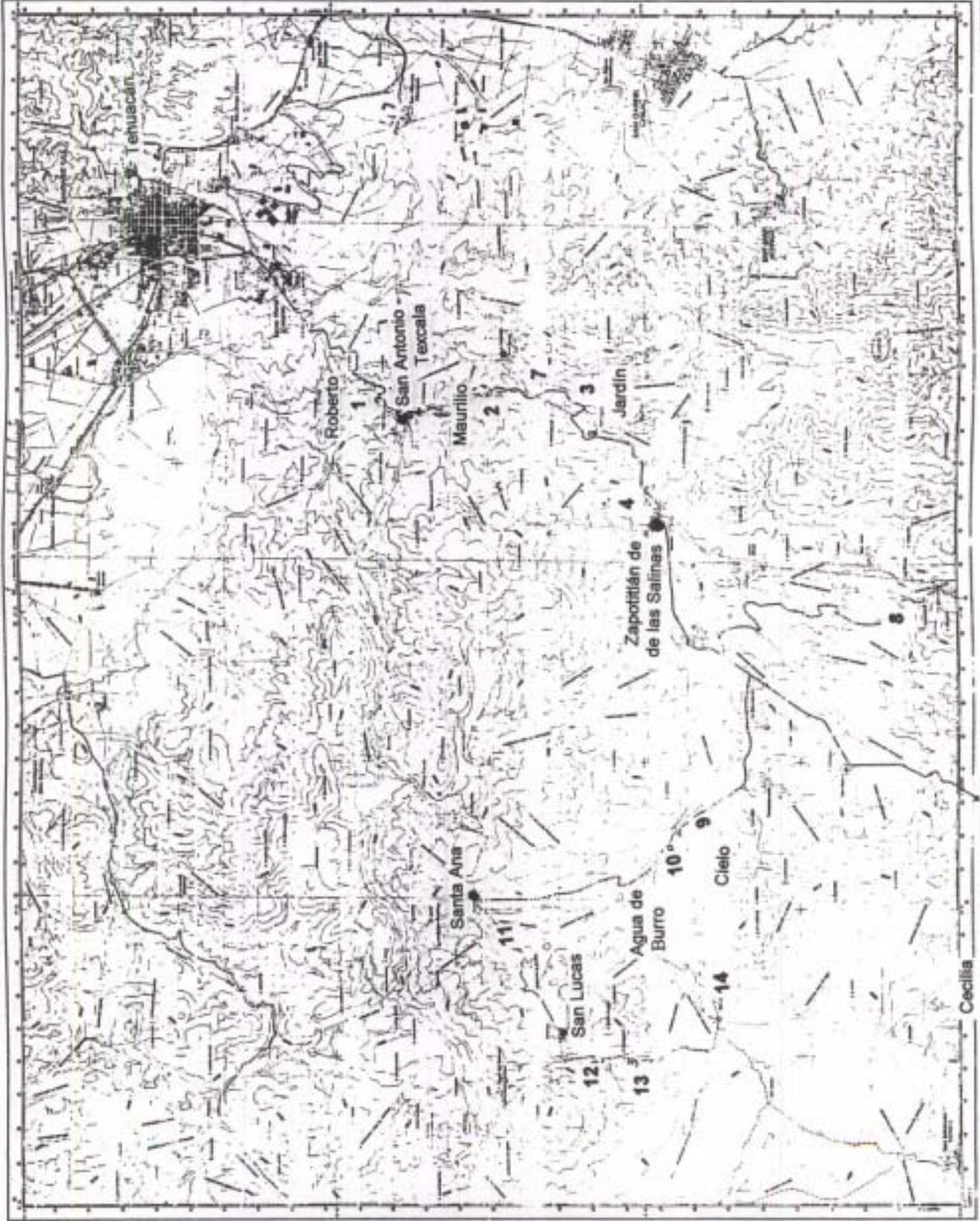
b) SELECCIÓN DE LOS SITIOS DE ESTUDIO

Se seleccionaron seis de estos sitios para realizar en ellos estudios más detallados sobre las características abióticas y bióticas del ambiente, así como estudios; demográficos y de biología floral de *E. platyacanthus*. En los sitios seleccionados se trazó un cuadrante permanente de 50 m de lado.

c) TIPOS DE SUELO

Se determinaron las características físicas del suelo en el campo. Se tomaron muestras de suelo en distintos puntos de cada cuadrante, posteriormente se mezclaron y tamizaron, obteniéndose una muestra para cada sitio. Las muestras fueron analizadas en el Laboratorio de Análisis de Suelo del Instituto de Ecología, UNAM. Para determinar la Materia Orgánica se utilizó el método de oxidación húmeda de Walkley (1946); el Nitrógeno total se determinó mediante el procedimiento de Kjeldhal, adaptado para análisis automatizados, (Technicon Industrial Systems, 1977). El Fósforo asimilable se extrajo con solución Mehlich 2 (0.2N ácido acético, 0.5N, NH_4F , 0.2N NH_4Cl y 0.1N HCl) y determinados por colorimetría en el autocalizador IIAA (Technicon Industrial Systems, 1977) los cationes se extrajeron con acetato de amonio 1N a pH 7 y se determinaron

TEHUACAN



5 (Km. 40-43 (N18°21'; W97°23'))

6 (Km 53 (N 18°12'; W99°37'))

Fig.- 5.1.- Carta topográfica de Tehuacán.

Se señalan las localidades donde se encuentran poblaciones de *Echinocactus platyacanthus*.

SIEMPRE CONSERVARLA

PLUMA
CONTINENTAL

INSTITUTO NACIONAL DE ESTADÍSTICA
GEOGRÁFICA E INFORMÁTICA

TEHUACAN 51873

con espectrómetro de absorción atómica, (modelo 2380) (Perkin Elmer, 1976); el color se determinó utilizando las tablas de Münssell (Münssell, 1975) y la textura utilizando un hidrómetro (Bouyoucos, 1963). El pH se evaluó utilizando un potenciómetro Corning en una relación 1:2.5 en agua (Bates, 1959).

d) CARACTERÍSTICAS DE LA COMUNIDAD

Con la finalidad de tener una idea de las características de las comunidades de cada sitio, se trazó un transecto de 50m de largo por 4m de ancho, el cual se subdividió en 20 subcuadrantes de 5m x 2m (10m²). El área de muestreo fue de 200 m² por sitio, donde se registraron los individuos las especies perennes. Esta área resulta ser adecuada, pues como puede observarse en la **figura 5.2**, se alcanza una asíntota con relación a la aparición de nuevas especies alrededor del catorceavo subcuadrante muestreado. Otros investigadores han utilizada áreas similares en estos ambientes; Zavala por ejemplo, (1982) utilizó cuadrantes de 250 m².

Para cada planta se determinaron los siguientes parámetros: altura total, diámetro mayor (DM); diámetro transversal o menor (dm); forma de crecimiento y fenología (presencia de hojas, flores y frutos). A partir de estos datos, se determinaron los siguientes parámetros por especie: densidad, densidad relativa, dominancia, dominancia relativa, frecuencia, frecuencia relativa, valor de importancia por sitio y diversidad (ver **Tabla 5.1**).

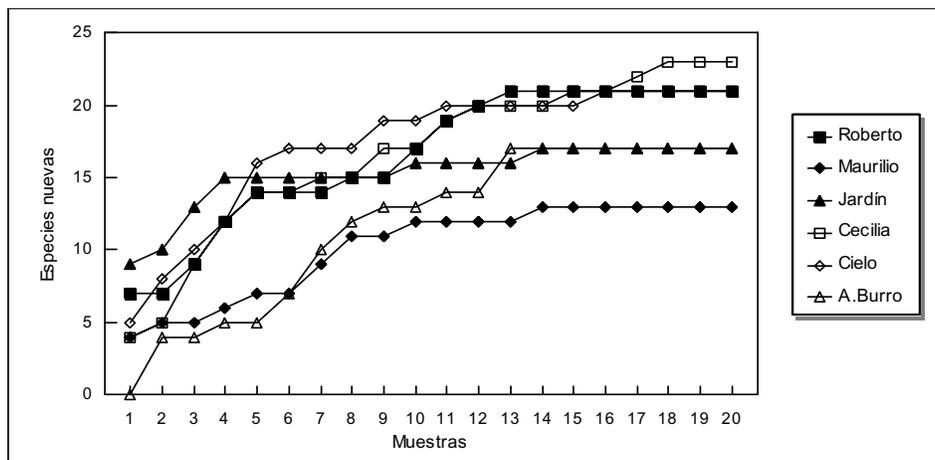


Figura 5.2. Curvas acumulativas del número de especies en las submuestras de los distintos sitios de estudio.

Tabla 5.1. Fórmulas utilizadas en el análisis de las comunidades asociadas a *E. patyacanthus* (Krebs, 1978; Cox, 1981; Brower y Zar, 1979).

PARAMETRO	FORMULA
densidad	$\frac{\text{núm. individuos sp } i}{\text{área muestreada}}$
densidad relativa	$\frac{\text{densidad de sp } i}{\sum \text{ densidad de todas las especies}} * 100$
dominancia	$\frac{* \text{ area basal o cobertura de la esp } i}{\text{área muestreada}} * 100$
dominancia relativa	$\frac{\text{dominancia de la especie } i}{\sum \text{ dominancia de todas las especies}} * 100$
frecuencia	$\frac{\text{núm. cuadrantes donde esta presente la sp } i}{\text{núm. total de cuadrantes}}$
frecuencia relativa	$\frac{\text{frecuencia de la sp } i}{\sum \text{ frecuencia de todas las especies}} * 100$
valor de importancia	densidad relativa + dominancia relativa + frecuencia relativa
Índice de diversidad (Hs)	$-\sum p_i \ln p_i$

* Area basal C se calculó como: $C = (\text{diámetro mayor} + \text{diámetro menor}/4)^2 * \pi$

e) SIMILITUD ENTRE LAS COMUNIDADES

Para comparar la similitud florística de las comunidades se utilizó el Índice de Jaccard (Cj) expresado en porcentaje (Brower y Zar, 1979): $C_j = y_i / [(a+b) - i] * 100$; donde *a* y *b*, son el número de especies en la comunidad 1 y 2 e *i*, es el número de especie presentes en ambas comunidades. Este índice va de 0, cuando no hay especies en común entre las comunidades, hasta 1, cuando todas las especies se encuentran en ambas comunidades.

Otra manera de expresar estas comparaciones es usando el índice de diversidad β (Wilson y Schmida, 1984), el cual proporciona una medida del recambio de especies tomando en cuenta las especies que aparecen y desaparecen entre un par de comunidades comparadas. De esta forma, $\beta = (a+b) / 2\alpha$; donde *a* es el número de especies que aparecen de la comunidad A a la B; *b* es el número de especies que desaparecen de la comunidad A a la B; y α es el número promedio de especies entre las comunidades. Este índice va de 0 a 1; mientras mayor sea el valor obtenido, mayor es la diferencia entre las comunidades comparadas (Magurran, 1989).

A partir de estas diversidades β parciales (β_i), se calculó una diversidad total β_τ , de la siguiente manera: $\beta_\tau = 1/n * \sum \beta_i$; donde n= número de combinaciones obtenidas para el cálculo de la diversidad β_τ .

5.2. RESULTADOS

A continuación presentamos los resultados de los análisis de los datos. Los datos *in extenso* se encuentran en las bases de datos (conacm.wk4) que fueron entregadas anteriormente a la CONABIO.

a) DISTRIBUCIÓN DE *E. platyacanthus*, EN EL VALLE DE ZAPOTITLÁN

Se ubicaron 14 localidades donde *E. platyacanthus* es abundante. En la figura 5.1, se presenta su ubicación dentro de la carta topográfica del Valle de Zapotitlán de las Salinas. Como puede verse, *E. platyacanthus* se encuentra distribuido entre los 18° 16' y 18° 25' latitud Norte y 97°25' y 99° 38' longitud Oeste. Sin embargo su distribución no es continua, encontrándose mosaicos de vegetación en los que esta biznaga está presente, intercalados con otros donde no se presenta o está presente en muy bajas densidades.

Las características generales estos 14 sitios se encuentran en la **tabla 5.2**, donde se señalan: a) sus coordenadas geográficas; b) sus características topográficas generales (pendiente y orientación de la ladera); c) el tipo de vegetación (*sensu* Zavala, 1982) y c) nuestra estimación subjetiva del grado de perturbación de la comunidad de cada sitio.

E. platyacanthus se distribuye desde los 1,500 a 1,900 msnm, con una media de alrededor de 1,700 msnm. En pendientes de 8° a 35° , ($\alpha = 20^\circ$), y sobre suelos de origen cálcico (ver más adelante). Se encuentra sobre laderas con diferentes orientaciones, pero para 7 de los 14 sitios predomina la orientación de ladera Norte.

Los tipos de vegetación donde se desarrolla *E. platyacanthus* también varían, encontrándose sobre todo en matorral espinoso (7 sitios), en tetecheras donde domina *Neobuxbamia* sp. (4 sitios) y en Cardonales donde domina *Cephalocereus columna-trajani* (2 sitios) (*sensu* Zavala, 1982).

Tabla 5.2. Características de los 14 sitios de *E. platyacanthus* en el Valle de Zapotitlán de las Salinas: ubicación y características principales.

SITIO	LATITUD	LONGITUD	ALTURA msnm	PENDIENTE	ORIENTACION	TIPO DE VEGETACION	PERTUR- BACION *
1	18°25'	97°25'	1720	15°	S.E.	matorral espinoso	3
2	18°23'	97°27'	1640	35°	0	tetechera	4
3	18°21'	97°26'	1700	28°	N.O.	cardonal	1
4	18°20'	97°27'	1650	28°	E	cardonal	1
5	18°15'	97°37'	1600	10°	N.O.	tetechera	2
6	18°13'	99°38'	1900	15°	N.O.	transición: matorral - selva baja espinosa	3
7	18°22'	97°26'	1500	25°	N.O.	matorral espinoso	2
8	18°17'	97°30'	1670	20°	N.E.	matorral espinoso	3
9	18°19'	97°33'	1770	15°	N.E.	matorral espinoso	3
10	18°19'	97°34'	1650	21°	S.O.	matorral espinoso	3
11	18°22'	97°36'	1770	10°	S.E.	matorral espinoso	4
12	18°21'	97°38'	1760	25°	S.E.	matorral espinoso	4
13	18°20'	97°38'	1780	15°	E	matorral espinoso	4
14	18°19'	97°36'	1710	25°	N.O.	tetechera	3

*Categorías de perturbación: 1) bien conservado; 2) pastoreo moderado; 3) pastoreo intenso; 4) escasa vegetación evidencias de erosión.

La perturbación encontrada en los sitios es variable, pero más bien alta. En nuestra escala arbitraria es en promedio de 2.86. Sólo dos sitios están bien conservados, dos sugieren una perturbación moderada, seis presentan pastoreo intenso y en cuatro sitios la perturbación es muy alta, con signos de erosión del terreno.

b) SELECCION DE LOS SITIOS DE ESTUDIO

De los 14 sitios mencionados, se escogieron 6 para realizar los estudios de las características físicas y bióticas del ambiente, así como los estudios demográficos (ver sección 6). Estos sitios fueron elegidos tratando de englobar la diversidad de ambientes y la distribución total de la población de *E. platyacanthus* dentro del Valle. En la **tabla 5.3** se encuentra la lista de los sitios, el nombre asignado, su ubicación y sus características topográficas.

Tabla 5.3. Localización y características topográficas de los sitios de estudio de *E. platyacanthus* en el Valle de Zapotitlán de las Salinas, Oaxaca.

SITIO	LOCALIZACION	Latitud (N)	Longitud (W)	ALTITUD msnm	ORIENTACION	PENDIENTE (%)	PERTURBACION
ROBERTO	Km 11 Teh.- Oaxaca	18°24.89	97°25.41	1720	145°	24	3
MAURILIO	Km 17	18°23.06	97°26.64	1640	270°	58	4
JARDIN	Km 22	18°20.908	97°26.115	1700	315°	55	1
CECILIA	Km 38	18°14.93	97°36.61	1600	295°	18.5	2
CIELO	Km 6.5 a Santa Ana	18°19'17.6	97°33'30.1	1770	45°	21	3
A.DE BURRO	Km 8 a Santa Ana	18°19.19	97°33.55	1650	225°	14	3

Los sitios más lejanos distan más de 40 km entre sí (sitio Roberto y Cecilia), mientras que los más cercanos, sitio Cielo y Agua de Burro, distan tan sólo 2.5 Km (**Fig. 5.1**). La altitud promedio de los sitios es de 1,680 msnm, siendo el sitio Roberto el más alto (1720 msnm) y el de Cecilia el de menor altitud (1600 msnm). Las orientaciones de las laderas son predominantemente al norte, a excepción de los sitios Roberto y Agua de Burro, que tiene una orientación hacia el sudeste y sudoeste, respectivamente. En promedio los sitios tienen una pendiente de 31.67%, pero hay sitios con muy poca pendiente, como Agua de Burro, con 14%, hasta los de pendiente fuerte, como el sitio Maurilio, con 58%.

El sitio Jardín es el sitio aparentemente mejor conservado, el sitio Cecilia presenta pocas evidencias de pastoreo; mientras que los sitios Roberto, Cielo y Agua de Burro presentan un intenso pastoreo. Por último, el sitio Maurilio es el sitio más perturbado, con escasa vegetación en el estrato bajo y claras evidencias de erosión del suelo.

c) TIPOS DE SUELO

Las características edafológicas de los sitios estudiados se encuentran resumidas en la **tabla 5.4**. En general son suelos someros de origen calcáreo, con una profundidad menor a 40 cm, con alta pedregosidad y fácilmente erosionables. Son suelos básicos, con un pH que varía entre 7.7 a 8.4.

Tabla 5.4. Características edafológicas de los sitios de estudio.

Característica	ROBERTO	MAURILIO	JARDIN	CECILIA	CIELO	AGUA DE BURRO
pH	7.7	8.1	8.3	8.7	7.9	8.4
Nitrógeno total %	0.024	0.051	0.015	0.012	0.115	0.004
Fósforo asimilable(ppm)	840	790	670	780	750	700
M.O (%)	4.05	7.62	5.68	1.78	15.4	0.81
Color seco	2.5 Y 7/2	2.5 Y 5/2	2.5 Y 6/2	2.5 Y 6/2	2.5 Y 4/2	2.5 Y 7/2
Color húmedo	2.5 Y 6/3	5 Y 4/2	5 Y 4/3	2.5 Y 4/3	2.5 Y 2.5/1	2.5 Y 5/3
Ca (meq/100g)	18.75	16.93	10.82	10.62	23.4	11.82
K(meq/100g)	0.59	1	0.72	0.34	0.97	0.91
Mg(meq/100g)	3.01	1.77	1.77	1.66	1.56	2.19
Textura	limosa	arcillosa	arcillo-arenosa	arcillosa	limo-arcillosa	franca
% arcilla	18	50	38	46	34	28
%limo	62	36	16	32	28	24
%arena	20	14	26	22	38	48

El contenido de nitrógeno total es generalmente bajo ($x = 0.037\%$), aunque el sitio Cielo posee 100 veces más nitrógeno que el promedio, mientras que el sitio Agua de Burro es el más pobre, con tan solo 0.004%. En lo que se refiere al fósforo asimilable, éste presenta poca variación entre los sitios; el contenido más bajo es de 0.067 ppm en Jardín y el más alto es de 0.084 en el sitio Roberto.

El contenido de materia orgánica oscila entre 0.81% y 15.4%. El sitio Agua de Burro, con 0.81% y el sitio Cecilia, con 1.78%, pueden considerarse como pobres en materia orgánica, los sitios Maurilio, Roberto, Jardín como ricos, mientras que el sitio Cielo puede considerarse como extremadamente rico en materia orgánica (>10%). Los colores del suelo son en general claros, a excepción del sitio Cielo, que es un poco más oscuro, lo que concuerda también con su alto contenido de materia orgánica y nitrógeno. Esto puede deberse a que en este sitio se encuentran individuos arbóreos y arbustivos con mayor altura que en los otros sitio y que el suelo se encuentra contenido en oquedades formadas entre el estrato rocoso. La textura de los suelos estudiados es diversas, predominando las texturas arcillosas.

En lo que se refiere a los cationes intercambiables, todos los suelos presentan alto contenido de calcio (>10meq/100g), ya que éste oscila entre 10.62 (Cecilia) a 23.4 meq/100g (Cielo), esto obedece a la naturaleza cálcica de la roca madre. Con relación al potasio, los suelos oscilan entre 0.34 a 1 meq/100g, lo que corresponde a suelos con contenido medio a alto en este nutrimento (>0.6 meq/100g). Los suelos analizados poseen un contenido medio de magnesio, variando entre 1.56 a 3.01 meq/100g. El sitio Cielo posee el más alto contenido de nitrógeno total, de materia orgánica y de calcio. Mientras que el sitio Agua de Burro puede considerarse el más pobre tanto por su contenido de nitrógeno como de materia orgánica.

d) CARACTERÍSTICAS DE LA COMUNIDAD .

En la **tabla 5.5** se presenta la lista de las especies vegetales presentes en cada sitio. Se registraron en total 49 especies de plantas, pertenecientes a 14 familias. En la tabla 5.5 a se presenta la lista de especies que no habían sido identificadas en el informe anterior.

Tabla 5.5. Lista de especies presentes en los censos de vegetación.

	ESPECIE	FAMILIA	
1	<i>Acacia coulteri</i> Benth	Leguminosae	Mimosoideae
2	<i>Aeschynomene compacta</i> Rose	Leguminosae	Papilionoideae
3	<i>Agave kerchovei</i> Lemaire	Agavaceae	
4	<i>Agave macroacantha</i> Zucc.	Agavaceae	
5	<i>Agave marmorata</i> Roezl	Agavaceae	
6	<i>Bursera fagaroides</i> (Kunth) Englem	Burseraceae	
7	<i>Caesalpinia melanadenia</i> (Rose)	Leguminosae	Caesalpinioideae
8	<i>Castela tortuosa</i> Liebm.	Simaroubaceae	
9	<i>Cephalocereus columna-trajani</i> (Karw.)	Cactaceae	
10	<i>Cercidium praecox</i> (Ruiz & Pavón)	Leguminosae	
11	<i>Cnidoscolus Tehuacanensis</i> Breckon	Euphorbiaceae	
12	<i>Cordia cylindrostachya</i> (Ruiz & Pav.)	Boraginaceae	
13	<i>Coryphantha pallida</i> Britton & Rose	Cactaceae	
14	<i>Coryphantha retusa</i> (Pfeiff.)	Cactaceae	
15	<i>Croton ciliato glandulosus</i>	Euphorbiaceae	
16	<i>Dalea versicolor</i>	Leguminosae	Papilionoideae
17	<i>Echinocactus platyacanthus</i> Link et Otto	Cactaceae	
18	<i>Euphorbia antisiphilitica</i> Zucc.	Euphorbiaceae	
19	<i>Ferocactus flavovirens</i> (Scheidw.)	Cactaceae	
20	<i>Ferocactus latispinus</i> (Haw.)	Cactaceae	
21	<i>Ferocactus robustus</i> (Pfeiff.)	Cactaceae	
22	<i>Gymnosperma glutinosum</i> Less.	Compositae	
23	<i>Hechtia aff. podantha</i>	Bromeliaceae	

24	Hechtia stenopetala Klotzsch	Bromeliaceae
25	Ipomea arborescens (Humb. & Bonpl.)	Convolvulaceae
26	Lippia graveolens H.B.K.	Verbenaceae
27	Mammillaria carnea Zucc. ex Pfeiff.	Cactaceae
28	Mammillaria haageana Pfeiff.	Cactaceae
29	Mammillaria sphacelata Mart.	Cactaceae
30	Mascagnia seleriana Loes.	Malpighiaceae
31	Mimosa benthamii Macbr.	Leguminosae Mimosoideae
32	Mimosa luisana Brandegee	Leguminosae Mimosoideae
33	Morkillia mexicana (Moc.& Sessé)	Zygophyllaceae
34	Neobuxbaumia macrocephala (F.A.C. Weber)	Cactaceae
35	Neobuxbaumia tetetzo (F.A.C. Weber)	Cactaceae
36	Opuntia cizurea	Cactaceae
37	Opuntia imbricata (Haw.)	Cactaceae
38	Opuntia pilifera F.A.C.	Cactaceae
39	Pedilanthus aphyllus Boiss	Euphorbiaceae
40	Prosopis laevigata (Willd.)	Leguminosae Mimosoideae
41	Senna wislizeni var. pringlei (Rose) Irwin & Barneby	Leguminosae Caesalpinioideae
42	Tillandsia recurvata (L.)L.	Bromeliaceae
43	Yucca periculosa Baker	Agavaceae
44	Acacia constricta (desc.1)	Leguminosae Mimosoideae
45	Fouquieria formosa (desc 2)	Fouquieriaceae
46	Acacia cochliacantha (desc.3)	Leguminosae Mimosoideae
47	Acacia bilimeke (desc 4)	Leguminosae Mimosoideae
48	Calliandra grandiflora (desc5)	Leguminosae Mimosoideae
49	Bursera aloexylon Engelm(desc.6)	Burseraceae

Tabla 5.5 a . Nombre de las especies que no habían sido identificadas anteriormente.

Referencia anterior	Especie	Familia
Desconocida 1	<i>Acacia constricta</i>	Leguminosae-Mimosoideae
Desconocida 2	<i>Fouquieria formosa</i>	Fouquieriaceae
Desconocida 3	<i>Acacia cochliacantha</i>	Leguminosae-Mimosoideae
Desconocida 4	<i>Acacia bilimeki</i>	Leguminosae-Mimosoideae
Desconocida 5	<i>Calliandra grandiflora</i>	Leguminosae-Mimosoideae
Desconocida 6	<i>Bursera galeottina</i>	Burseraceae

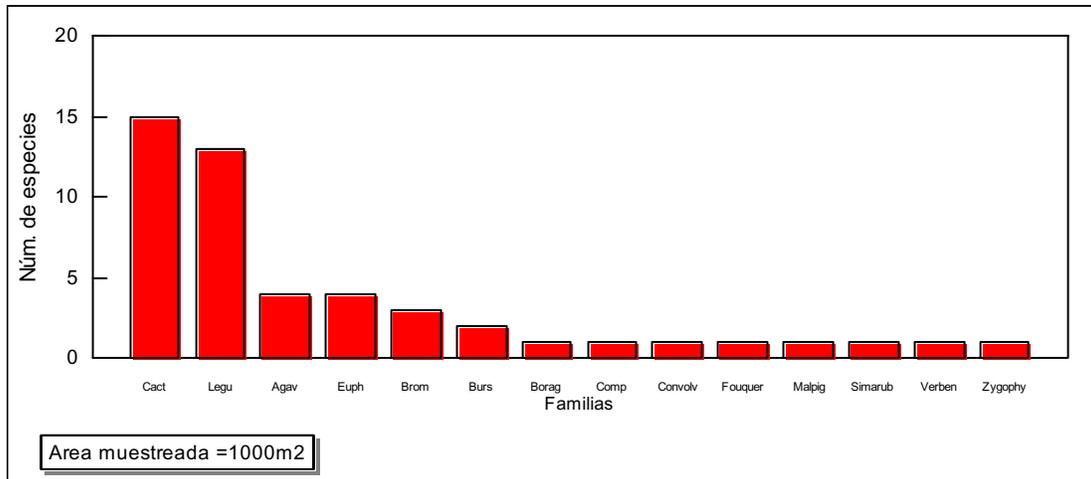


Figura 5.3. Número de especies por familia: Cact= Cactaceae; Legu= Leguminosae; Agav= Agavaceae; Euph= Euphorbiaceae; Brom=Bromeliaceae; Burs= Burseraceae; Bora= Boraginaceae; Comp= Compositae; Convolv= Convolvulaceae; Zygophy= Zygophyllaceae

Las familias con mayor número de especies son las cactáceas y las leguminosas, con 15 y 12 especies, respectivamente. Les siguen las agaváceas y euforbiáceas, con cuatro especies cada una (**Fig. 5.3**).

Los parámetros calculados para cada especie, densidad, cobertura, y frecuencia, variaron entre los sitios, lo que se refleja en el cambio de los valores de importancia de las especies en cada localidad (**Tabla 5.6**). En la **Tabla 5.7** se presenta un resumen de las principales características de cada comunidad, y en la **Tabla 5.8** se presentan los promedios tomando en cuenta los seis sitios.

En general las comunidades presentan una baja densidad vegetal, con 1.21 individuos por metro cuadrado; La cobertura promedio expresada como cobertura vegetal/ área muestreada equivale al 41.8%. La riqueza media de especies (diversidad α) oscila entre 13 y 23 con un promedio de 19 especies por sitio. Los índices de diversidad H_s , son relativamente bajos (alrededor de 2.21). La equitatividad entre las especies es baja ya, que por ejemplo, tomando en cuenta el número de individuos por especie como un estimador de su valor de importancia existen sólo dos o tres especies con un gran número de individuos, mientras que la mayor parte de las especies están representadas por muy pocos individuos (**Figura 5.4**).

Tabla 5.6 - Abundancia, densidad, cobertura y frecuencia de las especies que componen cada comunidad. Se presenta el valor de importancia para cada especie y el índice de diversidad para cada comunidad.

a) COMUNIDAD ROBERTO

esp	especies	n	densidad	dens. rel. *100	cober. rel. *100	frec. rel. *100	valor de importancia	orden
1	Acacia couleri	2	0.01	0.636943	0.462703	1.869159	2.996805	13
2	Agave marmorata	8	0.04	2.547771	1.004278	5.907477	9.159526	7
3	Agave kerchovoi	3	0.015	0.955414	0.646657	0.934579	2.539851	14
4	Bursera	1	0.005	0.318471	0.537151	0.934579	1.790202	16
5	Castela tortuosa	1	0.005	0.318471	0.261412	0.934579	1.514463	19
6	Echinocactus platyacanthus	8	0.04	2.547771	0.635913	7.476636	10.89032	6
7	Hechtia podantha	126	0.63	40.12739	16.01296	18.89159	74.63196	1
8	Ipomoea arborea	3	0.015	0.955414	0.344467	2.803738	4.10365	5
9	Lippia graveolens	14	0.07	4.458559	2.517447	7.476636	14.45268	9
10	Cnidococcus lehucanensis	8	0.04	2.547771	0.858454	4.672697	8.079122	21
11	Mammillaria haageana	1	0.005	0.318471	0.001162	0.934579	1.254213	20
12	Mammillaria apocelata	1	0.005	0.318471	0.009106	0.934579	1.262159	12
13	Coryphantha pallida	4	0.02	1.273685	0.004137	1.869159	3.147182	18
14	Yucca periculosa	1	0.005	0.318471	0.316364	0.934579	1.566415	11
15	Callandra grandiflora	7	0.035	2.229299	0.921611	3.736318	6.889226	10
16	Gymnosperma glutinosum	36	0.19	12.10191	11.7867	13.06411	36.97272	3
17	Bursera aloexylon	4	0.02	1.273685	30.91145	1.869159	34.05449	4
18	Aeschynomene compacta	71	0.365	22.61146	31.62175	18.89159	72.92481	2
19	Pedicularis spiphyllus	10	0.05	3.184713	0.279295	4.672697	8.136905	8
20	Desia versicolor	2	0.01	0.636943	0.380555	0.934579	1.952077	15
21	Acacia constricta	1	0.005	0.318471	0.402018	0.934579	1.655009	17
total		314	1.57	100	99.94885	100		
Riqueza de especies		21						
Índice de diversidad (Shannon-Wiener)		1.9						
Hs = - p ln p								
Valor de importancia = (frecuencia relativa + cobertura relativa + frecuencia relativa)								

b) COMUNIDAD MAURILIO

esp	especies	n	densidad	dens. rel. *100	cober. rel. *100	frec. rel. *100	valor de importancia	orden
1	Agave kerchovoi	42	0.21	27.81457	34.31111	20.68966	82.81533	1
2	Castela tortuosa	28	0.14	18.54305	27.55553	16.06195	62.19053	2
3	Cephalocereus columna-trajani	14	0.07	9.271523	0.668282	10.34463	20.28493	5
4	Coryphantha pallida	2	0.01	1.324503	0.005278	2.298851	3.628632	12
5	Echinocactus platyacanthus	8	0.04	5.264013	1.356955	6.899552	13.55112	7
6	Euphorbia antisyphillia	11	0.055	7.264756	0.821596	10.34463	16.55119	8
7	Ferocactus flavoviridis	2	0.01	1.324503	0.030157	2.298851	3.653511	10
8	Hechtia podantha	27	0.135	17.88079	12.27949	14.94253	45.10281	3
9	Mammillaria constricta	9	0.045	5.960265	0.171767	6.899552	13.02858	6
10	Morrellia mexicana	1	0.005	0.662252	5.569578	1.149425	7.381355	9
11	Neobuxbaumia latifolia	2	0.01	1.324503	0.015052	2.298851	3.638416	11
12	Prosopis laevigata	4	0.02	2.649007	17.10503	4.597701	24.35174	4
13	Tillandsia recurvata	1	0.005	0.662252	0.010428	1.149425	1.822105	13
total		151	0.755	100	99.99995	100		
Riqueza de especies		13						
Índice de diversidad (Shannon-Wiener)		2						

c) COMUNIDAD JARDIN

esp	especies	n	densidad	dens. rel. *100	cober. rel. *100	frec. rel. *100	valor de importancia	
1	Agave kerchovoi	18	0.09	7.377049	6.261407	8.451538	24.09999	5
2	Aeschynomene compacta	3	0.015	1.226506	1.656668	2.307892	5.193869	12
3	Bursera sp.	3	0.015	1.226506	1.512123	2.307892	5.049323	13
4	Cephalocereus columna-trajani	1	0.005	0.409636	0.631689	0.769231	1.810756	16
5	Caesalpinia melanadenia	8	0.04	3.278689	7.113546	5.384615	15.77685	7
6	Cnidococcus lehucanensis	2	0.01	0.819672	0.3081	1.539462	2.660234	15
7	Croton ciliato glandulosus	9	0.045	3.688525	1.458724	5.384615	10.53186	11
8	Echinocactus platyacanthus	12	0.06	4.918033	0.156406	6.923077	11.99752	10
9	Hechtia aff. podantha	15	0.075	6.147541	4.571841	6.153646	16.87303	6
10	Acacia bilimeke	64	0.32	26.22961	24.47829	14.61538	65.32318	1
11	Lippia graveolens	21	0.105	8.606557	10.7333	10.78923	30.10909	4
12	Mammillaria haageana	17	0.085	6.967213	0.491097	7.892308	15.15062	8
13	Mesocnium selanense	16	0.08	7.377049	18.61431	7.892308	33.68367	3
14	Mimosa luisana	7	0.035	2.868852	5.413985	4.615385	12.89422	9
15	Pedicularis spiphyllus	1	0.005	0.409636	0.021853	0.769231	1.20073	17
16	Senna wislizeni var. pringlei	43	0.215	17.62295	13.9256	13.07692	44.62547	2
17	Tillandsia recurvata	2	0.01	0.819672	0.85124	1.538462	3.009374	14
total		244	1.22	100	99.99999	100		
Riqueza de especies		17						
Índice de diversidad		2.3						

Tabla 5.- Continuación

d) COMUNIDAD CECILIA

esp	especies	abundancia absoluta	dens. rel. *100	cover rel. *100	freq. rel. *100	valor de importancia	orden	
1	Acacia couleri	7	0.035	4.24024	51.57812	7.368421	43.18897	1
2	Aeschynomene compacta	3	0.015	1.618182	0.453494	2.105263	4.376939	15
3	Agave karwinskii	6	0.03	3.636364	3.445483	4.210526	11.28938	10
4	Agave macrocartha	8	0.04	4.848485	5.847845	4.210526	14.70866	7
5	Agave marmorata	1	0.005	0.606061	1.540752	1.052632	3.196445	17
6	Castela tortuosa	4	0.02	2.424242	0.7535	3.157895	8.335837	14
7	Cordia cylindrostachya	34	0.17	20.60606	7.321339	12.63158	40.55886	3
8	Coryphantha rotunda	2	0.01	1.212121	0.048598	1.052632	2.314549	19
9	Echinocactus platyacanthus	4	0.02	2.424242	2.013202	4.210526	9.248031	11
10	Ferocactus robustus	1	0.005	0.606061	1.289434	1.052632	2.928126	18
11	Hecchia stenopetala	10	0.05	5.060606	4.253419	3.157895	13.47192	8
12	Ipomoea arborescens	1	0.005	0.606061	0.633117	1.052632	2.291908	20
13	Mammillaria haageana	2	0.01	1.212121	0.006037	1.052632	2.274123	21
14	Mammillaria sphaerolata	2	0.01	1.212121	0.124638	2.105263	3.442022	16
15	Mascagnia seleriana	8	0.03	3.636364	1.968207	6.315789	11.91836	9
16	Mimosa bertramii	4	0.02	2.424242	11.84843	4.210526	18.5842	6
17	Neobuxbaumia macrocephala	5	0.025	3.030303	0.018506	5.263158	8.30997	13
18	Opuntia cuneata	6	0.03	3.636364	14.4883	4.210526	22.33519	5
19	Opuntia pilifera	1	0.005	0.606061	0.389149	1.052632	2.047841	23
20	Gymnosperma glutinosum	20	0.1	12.12121	0.063854	12.63158	34.80645	4
21	Prosopis formosa	8	0.03	3.636364	2.029338	3.157895	8.823584	12
22	Acacia cochliacantha	31	0.155	18.78788	8.890496	13.65421	41.36259	2
23	Acacia bilimeka	1	0.005	0.606061	0.526591	1.052632	2.185283	22
Total		185	0.825	100	100.0001	100		
Riqueza de especies		23						
Índice de diversidad		2.8						

e) COMUNIDAD CIELO

esp	nombre	núm densidad	dens. rel. *100	cover rel. *100	freq. rel. *100	valor de importancia		
1	Aeschynomene compacta	11	0.055	5.759182	1.481261	7.142857	14.58328	7
2	Agave karwinskii	8	0.04	4.188482	2.144583	5.952381	12.28545	8
3	Agave marmorata	3	0.015	1.570891	0.218064	1.190476	2.880521	20
4	Castela tortuosa	2	0.01	1.04712	1.70315	1.190476	4.000747	17
5	Cercidium praecox	7	0.035	3.664921	4.883955	4.781905	13.11078	8
6	Cnidioscolus lehucanensis	2	0.01	1.04712	0.106202	2.380952	3.534355	18
7	Coryphantha pallida	7	0.035	3.664921	0.006314	3.571429	7.242864	11
8	Croton cilios glandulosus	14	0.07	7.329843	4.218485	8.333333	19.80198	4
9	Echinocactus platyacanthus	11	0.055	5.759182	3.085013	10.71429	19.53645	5
10	Euphorbia antioquiensis	4	0.02	2.094241	0.211507	4.781905	7.007853	12
11	Ferocactus flavovirens	1	0.005	0.523568	0.033378	1.190476	1.747414	21
12	Hecchia aff. podantha	2	0.01	1.04712	0.013589	2.380952	3.441672	19
13	Lippia graveolens	26	0.13	13.61257	27.51457	8.333333	49.48048	2
14	Mammillaria haageana	7	0.035	3.664921	0.017683	2.380952	8.083537	13
15	Mascagnia seleriana	43	0.215	22.51308	28.87078	14.28571	65.46959	1
16	Mimosa lutea	16	0.08	8.376983	3.929279	4.781905	17.08815	6
17	Neobuxbaumia tetelo	2	0.01	1.04712	0.610437	2.380952	4.03851	18
18	Opuntia imbricata	5	0.025	2.617801	0.348948	2.380952	5.3477	14
19	Prosopis leavigata	7	0.035	3.664921	17.61701	7.142857	28.42479	3
20	Yucca perulosa	11	0.055	5.759182	1.83394	2.380952	9.974054	10
21	Bumelia alcoxylon	2	0.01	1.04712	1.728078	2.380952	5.15715	15
TOTAL		191	0.965	100	100.2186	100		
Riqueza de especies		21						
Índice de diversidad		2.8						

f) COMUNIDAD AGUA DE BURRO

esp	nombre	núm densidad	dens. rel. *100	cover rel. *100	freq. rel. *100	valor de importancia		
1	Aeschynomene compacta	12	0.06	3.125	2.412058	7.446809	13.98367	3
2	Agave karwinskii	1	0.005	0.280417	0.083364	1.00383	1.40783	15
3	Castela tortuosa	170	0.85	44.27083	84.6127	20.21277	149.0983	1
4	Cercidium praecox	4	0.02	1.041867	1.101834	2.12786	4.27096	13
5	Echinocactus platyacanthus	10	0.05	2.804167	2.868361	7.446809	12.91834	4
6	Ferocactus latipinus	5	0.025	1.302083	0.07043	4.255319	5.627833	12
7	Gymnosperma glutinosa	9	0.045	2.34375	2.283314	7.446809	12.00387	5
8	Hecchia aff. podantha	8	0.03	1.5625	2.69041	4.255319	8.508229	8
9	Lippia graveolens	1	0.005	0.280417	0.851828	1.06383	1.979072	14
10	Mammillaria carnea	12	0.06	3.125	0.067799	8.362976	9.579778	7
11	Mammillaria haageana	121	0.605	31.51042	0.528977	18.08511	50.1225	2
12	Mascagnia seleriana	9	0.045	2.34375	1.508182	6.362976	10.23491	6
13	Mimosa lutea	1	0.005	0.280417	0.000208	1.06383	1.324455	16
14	Neobuxbaumia tetelo	1	0.005	0.280417	0.000139	1.06383	1.324385	17
15	Opuntia imbricata	8	0.03	1.5825	0.137561	5.319149	7.01921	10
16	Pedicularis apyllis	10	0.05	2.804167	1.005018	2.12786	5.736945	11
17	Prosopis leavigata	6	0.03	1.5625	3.515047	4.255319	9.332866	8
Total		364	1.92	100	100	100		
Índice de diversidad		1.7						
Riqueza de especies		17						

Tabla.- 6.4(c) : MATRICES DE TRANSICIÓN PARA LA POB. 3: JARDÍN

SITIO JARDIN
97-98

		1	2	3	4	5	6	7
semillas	1	0	0	0	47.5814	239.32	716.7805	1446.15
>0,<100	2	1.3E-06	0.6957					
100-500	3		0.3043	0.9167				
500-1000	4			0.0417	0.907			
1000-2500	5				0.0697	0.9067		
2500-5000	6					0.08	0.02439	0.05
>5000	7						0.878049	0.95

98-99

		1	2	3	4	5	6	7
	1	0	0	0	20.41463	220.3973	580.1429	664.7778
>0,<100	2	1.7E-07	0.6538					
100-500	3		0.0385	0.7255				
500-1000	4			0.098	0.8536	0.0137		
1000-2500	5				0.0732	0.8767		
2500-5000	6					0.0822	0.9524	
>5000	7						0.0238	0.962963

97-99

		1	2	3	4	5	6	7
semillas	1	0	0	0	33.99801	229.8586	648.4617	1055.464
>0,<100	2	7.4E-07	0.67475	0	0	0	0	0
100-500	3	0	0.1714	0.8211	0	0	0	0
500-1000	4	0	0	0.06985	0.8803	0.00685	0	0
1000-2500	5	0	0	0	0.07145	0.8917	0	0
2500-5000	6	0	0	0	0	0.0811	0.488395	0.025
>5000	7	0	0	0	0	0	0.450925	0.956482

Tabla.- 6.4(d)

MATRICES DE TRANSICIÓN PARA LA POBL. 4: CECILIA

SITIO CECILIA

97-98		1	2	3	4	5	6	7
Area (cm ²)	1	0	0	0	87.08333	877.8	2271.5	5893.8
>0;<100	2	1.0E-07	0.705882	0	0	0	0	0
100-500	3	0	0.235294	0.909091	0	0	0	0
500-1000	4	0	0	0.090909	0.833333	0.04	0	0
1000-2500	5	0	0	0	0.083333	0.76	0.026316	0
2500-5000	6	0	0	0	0	0.2	0.736842	0
>5000	7	0	0	0	0	0	0.236842	1

98-99		1	2	3	4	5	6	7
Area (cm ²)	1	0	0	0	278.6667	6688	13724.33	24731.67
>0;<100	2	1.1E-07	0.928571	0	0	0	0	0
100-500	3	0	0	0.833333	0	0	0	0
500-1000	4	0	0	0.166667	0.769231	0.047619	0	0
1000-2500	5	0	0	0	0.230769	0.809524	0	0
2500-5000	6	0	0	0	0	0.047619	0.878788	0.041667
>5000	7	0	0	0	0	0	0.121212	0.958333

97-99		1	2	3	4	5	6	7
Area (cm ²)	1	0	0	0	182.875	3782.9	7997.917	15312.73
>0;<100	2	1.1E-07	0.817227	0	0	0	0	0
100-500	3	0	0.117647	0.871212	0	0	0	0
500-1000	4	0	0	0.128788	0.801282	0.04381	0	0
1000-2500	5	0	0	0	0.157051	0.784762	0.013158	0
2500-5000	6	0	0	0	0	0.12381	0.807815	0.020833
>5000	7	0	0	0	0	0	0.179027	0.979167

Tabla. - 6.4(e) MATRICES DE TRANSICIÓN PARA LA POBLACION 5: CIELO

SITO CIELO

97-98

	1	2	3	4	5	6	7
Area (cm2)	1	0	0	0	1860.158	2900.739	1593
>0;<100	2	3.5E-07	0.769231	0	0	0	0
100-500	3	0	0.076923	0.888889	0	0	0
500-1000	4	0	0	0.111111	1	0	0
1000-2500	5	0	0	0	0.736842	0	0
2500-5000	6	0	0	0	0.263158	0.956522	0.25
>5000	7	0	0	0	0	0	0.75

98-99

	1	2	3	4	5	6	7
Area (cm2)	1	0	0	0	958.5	2706.607	3244.5
>0;<100	2	1.8E-07	0.571429	0	0	0	0
100-500	3	0	0.071429	0.888889	0	0	0
500-1000	4	0	0	0.8	0	0	0
1000-2500	5	0	0	0.2	0.857143	0	0
2500-5000	6	0	0	0	0.142857	1	0
>5000	7	0	0	0	0	0	1

97-99

	1	2	3	4	5	6	7
Area (cm2)	1	0	0	0	1409.329	2803.673	2418.75
>0;<100	2	2.7E-07	0.67033	0	0	0	0
100-500	3	0	0.074176	0.888889	0	0	0
500-1000	4	0	0	0.055556	0.9	0	0
1000-2500	5	0	0	0.1	0.796992	0	0
2500-5000	6	0	0	0	0.203008	0.978261	0.125
>5000	7	0	0	0	0	0	0.875

Tabla.- 6.4(f) : MATRICES DE TRANSICIÓN PARA LA POB. 6: AGUA DE BURRO

SITIO AGUA DE BURRO

97-98

	1	2	3	4	5	6	7
semillas	1	0	0	0	760.2632	1337.727	1710
>0;<100cm	2	6.3E-07	0.833333	0	0	0	0
100-500	3	0	0.166667	0	0	0	0
500-1000	4	0	0	0.0625	0	0	0
1000-2500	5	0	0	0.1	0.894737	0.181818	0
2500-5000	6	0	0	0	0.105263	0.818182	0
>5000	7	0	0	0	0	0	1

98-99

	1	2	3	4	5	6	7
semillas	1	0	0	0	1052.308	1503.409	3375
>0;<100cm	2	1.2E-07	0.5	0	0	0	0
100-500	3	0	0.142857	0	0	0	0
500-1000	4	0	0	0.066667	0	0	0
1000-2500	5	0	0	0	0.846154	0.090909	0
2500-5000	6	0	0	0	0.102564	0.772727	0
>5000	7	0	0	0	0	0.045455	1

97-99

	1	2	3	4	5	6	7
semillas	1	0	0	0	906.2654	1420.568	2542.5
>0;<100cm	2	3.7E-07	0.666667	0	0	0	0
100-500	3	0	0.154762	0	0	0	0
500-1000	4	0	0	0.064583	0	0	0
1000-2500	5	0	0	0.05	0.870445	0.136364	0
2500-5000	6	0	0	0	0.103914	0.795455	0
>5000	7	0	0	0	0	0.022727	1

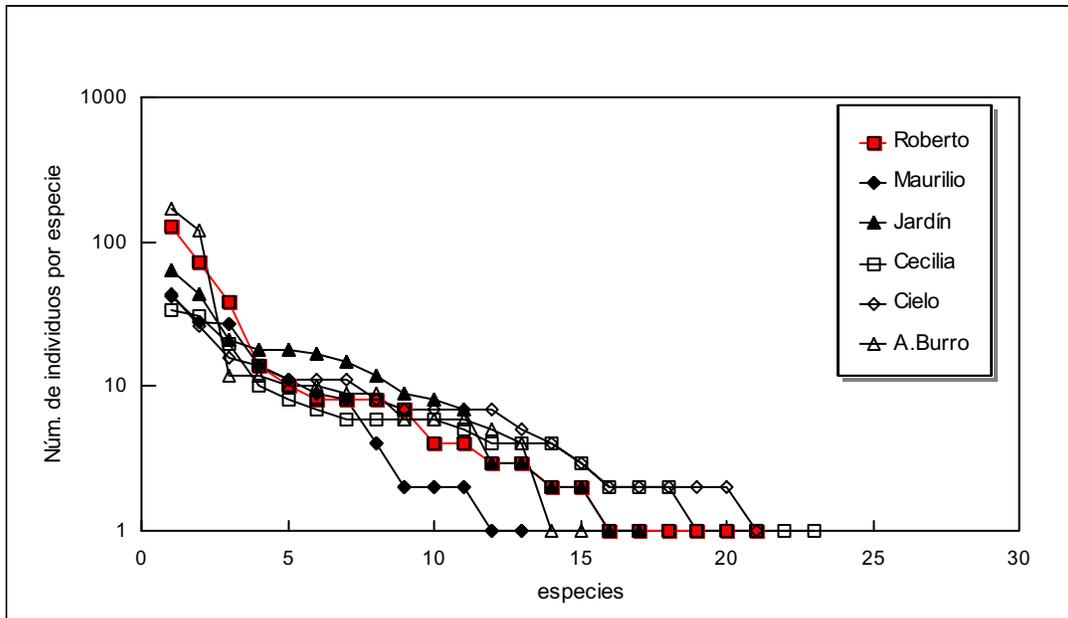


Figura 5.4. Curvas de dominancia de las especies, tomando en cuenta el número de individuos por especie en los diferentes sitios.

La altura promedio de las plantas en las comunidades es baja, con una media de 54.4 cm, aunque existen algunos árboles que miden más de 3 m y cactáceas columnares que llegan a medir más de 7m de altura.

La densidad media de *E. platyacanthus* en estos muestreos fue de 0.044 ind/m² (o sea un individuo cada 22.73 m²). Encontramos la menor densidad en el sitio Cecilia (0.02 ind/ m², 4 ind/200m²) y la más alta en el sitio Jardín (0.06 ind/m², 12 ind/200m²). Estos datos nos revelan la densidad de *E. platyacanthus* dentro de un transecto de 200m², sin embargo los datos de su densidad poblacional presentan diferencias cuando se aumenta el área muestreada, como ocurre con los datos que se presentan en la siguiente sección, donde se trabajo con áreas de 2,500 m². Además, otro factor que influye es el hecho de que estos organismo presentan una distribución espacial agregada.

La cobertura relativa media de *E. platyacanthus* equivale al 1.93% de la cobertura vegetal completa. El sitio con la menor cobertura de *E. platyacanthus* fue el sitio Jardín (0.16%) y el valor más alto en el sitio Cielo con 3.06%. La frecuencia relativa media de

E. platyacanthus es de 7.76%, presentando la mínima en el sitio Cecilia con un valor de 4.21% y el valor más alto en el sitio Cielo con 10.71%.

Tomando en cuenta los valores de importancia, se ordenaron las especies en una jerarquía de mayor a menor importancia en cada comunidad. Para ello se asignó el número uno a la especie con mayor valor de importancia y así sucesivamente. El valor de importancia de *E. platyacanthus* varía entre las poblaciones, y en promedio fue 7.17. Estos valores van desde el 4° para el sitio A. de Burro (con 17 especies) hasta el 11° en la comunidad Cecilia (con 23 especies). Las variaciones observadas en estos valores de importancia se deben tanto a los cambios en el número, cobertura y frecuencia de *E. platyacanthus* dentro de cada una de las comunidades estudiadas, como a la variación de estas variables en relación con las demás especies presentes en cada sitio.

Los datos anteriores indican que a pesar de que *E. platyacanthus* es un elemento conspicuo en el paisaje, sobre todo en la época de invierno cuando los árboles y arbustos han perdido su follaje, no es un elemento especialmente importante por su cantidad, cobertura, o frecuencia dentro de las comunidades donde se presenta.

En la **Tabla 5.9** se presenta una comparación entre los sitios estudiados, basándonos en el número de especies compartidas. Los valores obtenidos mediante el índice de Jaccard oscilan entre 12.5% y 52%; lo que nos indica una similitud de baja a media entre cada uno de los 15 pares de comunidades comparadas. El valor más alto de similitud lo encontramos entre los sitios Cielo y Agua de Burro ($C_j = 52\%$), que son los sitios más cercanos entre sí (2.5 Km). Las comunidades con menor similitud ($C_j = 12.5$) fueron Cecilia y Maurilio, las cuales están separadas por 35 km de distancia. Cuando comparamos la diversidad β obtenida entre los pares de comunidades, observamos la misma tendencia, presentándose la mayor diversidad (81%) entre Cecilia vs Maurilio; y la menor diversidad (32%) entre Cielo vs Agua de Burro. La diversidad total β_τ calculada fue de 57%, lo que nos indica una considerable tasa de recambio entre las especies presentes en los sitios comparados.

Tabla 5.9. Comparación entre la similitud de las comunidades a través de: a) Índice de Jaccard (casillas bajo la diagonal) y b) diversidad β (casillas sobre la diagonal). Los valores de la diagonal señalan el número de especies presentes en cada comunidad.

	ROBERTO	MAURILIO	JARDIN	CECILIA	CIELO	A.de BURRO
ROBERTO	21	64.71	50	52.27	42.86	52.63
MAURILIO	21.43	13	46.67	80.56	41.18	53.33
JARDIN	31.04	25	17	65	52.63	40.91
CECILIA	29.42	12.5	21.21	23	56.82	62.5
CIELO	40	43.48	31.03	18.92	21	31.58
A.BURRO	31.03	30.44	30.77	21.21	52	17

$$\beta\tau = 1 / n * \Sigma$$

5.3 DISCUSIÓN

Echinocactus platyacanthus se encuentra distribuida en un intervalo de altitud entre los 1,500 a 1,900 msnm, en laderas de pendientes medias a fuertes con diversas orientaciones, pero predominantemente con orientación Noroeste. Se presenta en suelos de origen calcáreo, con un pH básico, generalmente con baja cantidad de nitrógeno, y un alto contenido de calcio y potasio. La cantidad de N total es variable y su textura es predominantemente arcillosa. No existen otros estudios específicos sobre las características edafológicas donde se desarrolla *E. platyacanthus* dentro del valle de Zapotitlán, sin embargo, las características topográficas y edafológicas aquí encontradas concuerdan con lo reportado por Trujillo (1984) para poblaciones de *E. platyacanthus* forma *visnaga* en el estado de San Luis Potosí, quién reporta que esta especie se encuentra distribuida entre los 1180 y 2350 msnm, en sitios con pendientes mayores de 20°, sobre rocas sedimentarias calizas o substrato aluvial calcáreo. En suelos clasificados como litosoles, con una profundidad media de 25 cm, textura franco arcillo arenosa, ricos en materia orgánica (más de 5%) y un pH moderadamente alcalino (pH= 8.4).

Trujillo (1984) señala que la macrodistribución de *E. platyacanthus* está determinada principalmente por las características del sustrato, aunada a las características climáticas. Señala una coincidencia entre el desarrollo de poblaciones de

esta especie (en las laderas occidentales, calizas y semiáridas de la Sierra Madre Oriental como en porciones calizas adyacentes al Altiplano Mexicano), con la presencia de sustratos calcáreos (roca sedimentaria caliza, principalmente y sustrato aluvial calcáreo ocasionalmente). Del Castillo y Trujillo (1997), encontraron que en condiciones de laboratorio *E. platyacanthus* germina tanto en suelos silíceos como cálcicos, pero que el desarrollo de las plántulas es óptimo en este último. Debido a esto, la especie ha sido catalogada como calcícola. Del Castillo (1996), señala como calcícolas a otras cactáceas columnares, como *Cephalocereus hoppenstedtii*, *Neobuxbamia macrocephala*, *N. tetetzo* y *Pachycereus hollianus*, mismas que habitan en el Valle de Tehuacán y, como puede verse en los datos de este trabajo, las tres primeras coexisten con *E. platyacanthus*. Por otro lado, *Cephalocereus senilis*, otra especie calcícola que se desarrolla exclusivamente en la barranca de Metztitlán, Hdgo., se encuentra en sitios coincidentes con *E. platyacanthus* forma *platyacanthus* que se desarrolla en esa zona, aunque ésta última tiene una distribución más amplia (Sánchez Mejorada, 1978).

La separación de *E. platyacanthus* forma *grandis* (que solo se encuentra en el Valle de Tehuacán) de las poblaciones más norteñas, debió ocurrir durante el Plioceno, cuando se inició la actividad volcánica que originó el Sistema Volcánico Transversal Mexicano (Demant, 1978; Demant, et. al., 1976; Demant y Robin, 1975). Este fenómeno ocasionó la discontinuidad en el sustrato rocoso (aparición de rocas ígneas) y cambios climáticos (al incrementarse la altitud). Desde entonces las variedades de *E. platyacanthus* han permanecido aisladas y por esto la macrodistribución de esta especie puede ser considerada como un ejemplo de distribución disyunta.

Aunque las condiciones edáficas son importantes para entender la macrodistribución de la especie, no son suficientes para explicar por que la distribución de *E. platyacanthus* no es continua en los sitios reportados como cálcicos dentro de la zona (Zavala, 1980).

En un muestreo realizado por Zavala (1980), en el valle de Zapotitlán, reporta la presencia de *E. platyacanthus* en 6 de los 30 sitios muestreados. Sin embargo, en ninguno de ellos la especie tiene un valor de importancia mayor al 5%. Cinco de estos sitios corresponden a cardonales y el último es una tetechera. En otro estudio reciente

realizado a lo largo de un gradiente altitudinal (de 1560-1700 msnm) en el cerro Cutá, el cual se encuentra dentro del valle de Zapotitlán, Beristain *et.al.* (1996), reportan la presencia de *E. platyacanthus* dentro de una tetechera, en una tetechera-cardonal, y en un cardonal de *Cephalocereus columna-trajani*; no así dentro del matorral espinoso, ni en la selva baja espinosa perennifolia. Los valores determinados en esos sitios para *E. platyacanthus* son bajos, con densidades de 0.002; 0.008 y 0.026 individuos por m² respectivamente. Estos valores son inferiores a la densidad media de nuestros sitios que es de 0.044 ind/m². Lo que demuestra, que aunque *E. platyacanthus* se encuentra distribuido en varios tipos de vegetación, su densidad generalmente es baja, a excepción de algunos sitios donde su número se incrementa.

Por tanto, podemos decir que *E. platyacanthus* es una especie que se presenta en el valle de Zapotitlán, dentro de las comunidades vegetales que reflejan los climas más cálidos y secos de la zona: matorral espinoso, tetecheras y cardonales principalmente. Aún cuando *E. platyacanthus* es un elemento característico del Valle, generalmente, no es un elemento muy abundante, ni presenta una amplia cobertura, o alta frecuencia. En los sitios estudiados, su rango en la jerarquía de valores de importancia dentro de la comunidad oscila entre lugares intermedios (del 4° al 11° lugar) y es un elemento importante en la fisonomía de las comunidades estudiadas, debido sobre todo a que su desarrollo toneliforme lo hace ser uno de los elementos más conspicuos del estrato medio de las comunidades estudiadas.

Aunque la distribución de esta especie es amplia dentro del Valle, el patrón de la microdistribución en parches al igual que el de otros vegetales en la zona (Beristin, *et al*, 1996) puede obedecer a la influencia de múltiples factores, dentro de los cuales se incluyen aspectos de tipo litológico, geomorfológico, histórico, ecológico (dispersión de semillas, competencia o depredación), microclimático y antropológico, los cuales se encuentran interactuando y es difícil separarlos.

Muchos de los sitios donde se encuentra esta especie están alterados. Esta alteración es mayor a medida que nos aproximamos a los asentamientos humanos, como es el caso de las localidades periféricas a San Lucas, San Juan Raya y San Antonio Texcala. Existen sitios prácticamente carentes de toda vegetación, en los que

sólo algunos individuos de gran tamaño (mayores a 1.5 m de altura) sobreviven aisladamente como vestigios de la vegetación que allí se desarrollaba hace algunos años. En algunas zonas (sitios Maurilio y Roberto) existen claras evidencias de pérdida de suelo por erosión; así, se observan cárcavas y deslaves de suelo que producen la muerte de individuos de *E. platyacanthus*, cuyas raíces han sido despojadas del suelo que las sostenía.

El número de estratos verticales de la comunidad se reduce en los lugares con fuerte pastoreo. El estrato más bajo (0-10 cm) es el primero en desaparecer, de tal manera que al ras del suelo subsisten sólo las cactáceas globosas y las plantas menos palatables. Los arbustos reducen su cobertura y sólo destacan las formas vegetales que presentan mayores problemas para el ganado (plantas suculentas: cactáceas toneliformes y agaves). Consideramos que este patrón se puede ver reflejado en el incremento de los valores de importancia de *E. platyacanthus* de los sitios menos perturbados (Jardín y Cecilia donde tiene el 10º y 11º lugar respectivamente) a los más perturbados (Agua de Burro, Roberto y Maurilio, donde ocupa el 4º; 6º y 7º lugar respectivamente). El estrato alto perdura por más tiempo, pero en las laderas, el suelo periférico a los árboles eventualmente se erosiona, y entonces los árboles pequeños pueden ser fácilmente derribados por las cabras. La pérdida gradual y continua de cubierta vegetal, ocasiona que los suelos queden desnudos y cambien sus condiciones microclimáticas (más secos y más cálidos), además de que el tránsito del ganado altera también sus características físicas. Estos factores a su vez influyen sobre las probabilidades de establecimiento de nuevos individuos tanto de *E. platyacanthus*, como de otras especies (Valiente-Banuet *et al.*, 1991 a y b).

6. ANÁLISIS DEMOGRÁFICO DE LAS POBLACIONES DE *E. platyacanthus*

6.1. INTRODUCCIÓN

Las poblaciones pueden ser definidas como un conjunto de individuos con una alta probabilidad de entrecruzamiento (poblaciones mendelianas). Tales poblaciones son también llamados *demes*, y su estudio estadístico es denominado *demografía* (Pianka, 1988). En la práctica es extremadamente difícil señalar las fronteras entre las poblaciones, por lo que éstas son generalmente delimitadas de manera mas o menos arbitraria por el investigador. Cada miembro de una población tiene su propia adecuación (*fitness*, capacidad para perpetuar sus genes o su éxito reproductivo), lo cual determina en parte la adecuación relativa de los otros miembros de la población. La adecuación puede ser definida y entendida solo en el contexto integral del ambiente de un organismo (Lewontin, 1985; Hartl y Clark, 1989). Las variables poblacionales son atributos que se presentan en el conjunto de individuos que componen la población, y por lo tanto presentan un valor medio (promedio) y una varianza (medida estadística de la dispersión de los datos). Entre los principales parámetros poblacionales podemos mencionar a la densidad, a la distribución espacial, a la estructura de edades o tamaños, a la variabilidad genética, a las frecuencias alélicas y a las tasas de crecimiento o de cambio en el tamaño de la población a través del tiempo.

En este capítulo presentamos nuestras estimaciones de los más importantes parámetros demográficos para varias poblaciones de *E. platyacanthus*. En primer lugar tenemos los parámetros puramente descriptivos, como la densidad (que se refiere al número de individuos presentes en una población y se expresa como número de individuos/área) y la distribución espacial (la ubicación de los individuos en un plano y su patrón de distribución en relación con los subcuadrantes muestreados). Comparando la media y la varianza de esta distribución espacial (varianza / media: s^2 / x) se determina si es uniforme ($s^2 / x = 1$), agregada ($s^2 / x > 1$) o al azar. ($s^2 / x < 1$). La distribución espacial de los organismos refleja los patrones de propagación, dispersión y establecimiento propios de una población (Brower y Zar, 1979). Otro parámetro que estudiamos es la estructura poblacional, la cual se basa en la determinación de la cantidad o proporción de organismos que se encuentran dentro de cada intervalo de edad. Cuando se trata de

plantas con largos ciclos de vida que no poseen rasgos anatómicos que ayuden a calcular la edad (como anillos de crecimiento) se evalúan otros parámetros que de alguna manera pudieran reflejar su edad aproximada, tales como la altura, el diámetro, o las etapas de desarrollo. En el presente estudio, se decidió presentar la estructura de la población con base a las alturas (usando intervalos de 10 cm). Adicionalmente, estudiamos varias relaciones morfométricas. Estas relaciones no son un parámetro poblacional, pero están incluidas en esta sección ya que se usaron varias medidas como estimadores del tamaño en los estudios demográficos; particularmente, las alturas, para la estructura poblacional, y los diámetros, para el cálculo de las matrices de transición.

En segundo lugar, aquí presentamos los análisis matriciales para describir la dinámica de las seis poblaciones durante los dos años de estudio, y se calculan las tasas finitas de crecimiento poblacional (λ) para cada uno de los años, así como el promedio tomando en cuenta los dos años. El cálculo de λ nos permite hacer proyecciones en el tiempo del crecimiento o decremento de las poblaciones estudiadas.

6.2. ANTECEDENTES

En un primer intento por predecir el cambio de las poblaciones en el tiempo los estudios demográficos se basaron en el empleo y construcción de tablas de vida (Deevy, 1947; Zweifel y Lowe, 1966; Connell, 1970). A través de ellas se pueden determinar la mortalidad existente en cada intervalo o clase de edad de la población estudiada, así como la esperanza de vida de los individuos de determinada edad, el tipo de curva de sobrevivencia poblacional, etc. Además, conociendo la fecundidad específica de los individuos de cada edad, es posible determinar otros parámetros como la tasas de crecimiento poblacional: R_0 (tasa neta de reproducción) y r (tasa intrínseca de crecimiento). Una vez determinadas estas variables, es posible predecir el cambio en el tamaño de las poblaciones en el tiempo, usando para ello modelos de crecimiento logarítmico o exponencial, así como modelos de crecimiento logístico (Pianka, 1988; Begon *et al.*, 1986). Sin embargo, en estos modelos se espera que conforme aumenta el intervalo de edad (o de clase), los número de organismos presentes sean iguales o menores a los de la clase inmediata anterior. Esta condición fácilmente se cumple cuando

se siguen cohortes (individuos nacidos en el mismo momento) a través del tiempo, no así cuando se realizan censos completos de la población a partir de los cuales se pretende estimar los parámetros poblacionales (tabla de vida estática o vertical). En el caso de organismos con ciclo de vida larga, difícilmente pueden seguirse cohortes, así que a partir de los datos de los individuos presentes en un momento determinado se trata de estimar la dinámica presente en la población, pero suele suceder como en nuestras poblaciones, que intervalos superiores contengan más individuos que intervalos inferiores, con lo que se limita la determinación de los parámetros requeridos en la tabla de vida (tasa de mortalidad, tasa de sobrevivencia y por supuesto las tasas de crecimiento poblacional). El uso de modelos matriciales, en cambio, calcula independientemente la sobrevivencia y contribución relativa de las diferentes categorías de edad o tamaño a la siguiente generación para finalmente integrar toda la información mediante el uso de matrices de transición (Leslie, 1945; Lefkovitch, 1965). Fundamentalmente se reconocen dos tipos de matrices, si éstas están basadas en la edad de los individuos se denominan matrices de Leslie (Leslie, 1945) y si están basadas en categorías de estado (que son las utilizadas en este trabajo) se denominan matrices de Lefkovitch (Lefkovitch, 1965). Estas últimas son las que resultan más adecuadas para análisis de plantas de vida larga (Larson, 1992).

Los modelos matriciales se basan en la ecuación:

$$\mathbf{n}_{(t+1)} = \mathbf{A} \mathbf{n}_{(t)}$$

Donde A es una matriz cuadrada de dimensión n en donde cada elemento a_{ij} ; ($i, j = 1, 2, \dots, n$) es la contribución promedio *per capita* de la categoría de tamaño j en el tiempo t a la categoría de tamaño i en el tiempo $t + 1$, y en donde $n_{(t)}$ y $n_{(t+1)}$ son los vectores poblacionales que describen la abundancia de los individuos en las n categorías de tamaño en los tiempos t y $t + 1$, respectivamente. Ya que $a_{ij} \geq 0$ y $i, j = 1, 2, \dots, n$, cada una de las categorías de la población puede contribuir potencialmente a cualquier categoría, incluyéndose a si misma. Esto permite que todos los procesos de transición sean posibles. El primer renglón de las matrices representa las fecundidades (semillas); la diagonal principal, representa las probabilidades de permanencia de los individuos dentro de su misma categoría. Las subdiagonales representan las probabilidades de progresión o crecimiento y en las supradiagonales, las probabilidades de regreso a categorías inferiores

(en otros poblaciones también representan probabilidades de reclutamiento por propagación vegetativa (Sarukhán y Gadgil, 1974; Mandujano, 1995)).

Todas las matrices tienen un vector correspondiente (w) cuyas proporciones internas se mantienen fijas al multiplicarlo por la matriz y el cual presenta la siguiente propiedad:

$$A * w = \lambda * w$$

Este escalar λ es la tasa finita de crecimiento poblacional y toma valores de uno cuando la población está en equilibrio, menores a uno cuando la población decrece y mayores a uno cuando la población se está incrementando. Su relación con la r es:

$$\lambda = e^r; \quad r = \ln \lambda.$$

Cuando $r = 0.0$; entonces $\lambda = 1.0$ y $R_0 = 1.0$, y estos valores indican que la población se mantiene del mismo tamaño. Esta es la condición de crecimiento poblacional cero, donde cada hembra deja en promedio sólo una hija que la reemplaza en la siguiente generación. Ninguna de estas tasas de incremento es completamente apropiada para evaluar a una población natural. La tasa más adecuada es la tasa empíricamente observada, la cual simplemente es: $N_{(t+1)} / N_{(t)}$ o sea la tasa observada de multiplicación por unidad de tiempo. Si la población esta aislada y se acerca a la distribución estable de edades (cuando se mantienen constantes las proporciones de los individuos presentes en cada categoría de la población), entonces esta tasa de incremento de la población tiende a aproximarse al valor de λ .

Los modelos matriciales resultan ser una expresión dinámica de una tabla de vida instantánea, ya que describen por un lado el crecimiento poblacional, y por otro, predicen el patrón hipotético de crecimiento que resultaría si la tabla de vida se mantuviera vigente indefinidamente (Caswell, 1978). Además, tienen la ventaja de que pueden representarse esquemáticamente mediante el uso de gráficas de ciclos de vida (Stearns, 1992). Sin embargo, presentan limitaciones, ya que ignoran la estocasticidad demográfica, y suponen que las poblaciones son cerradas, los recursos ilimitados, el ambiente constante e ignoran las presiones denso - dependientes (Piñero, *et al.*, 1984; Cochran y Ellner, 1992).

TABLA 5. 7.- Resumen de las principales características bióticas de las comunidades

CARACTERÍSTICA	ROBERTO	MAURILIO	JARDÍN	CECILIA	CIELO	A.BURRO
tipo de vegetación	Matorral rose-dofilo espinoso	Tetechera de N. tetetzo	Cardonal de C. columnatrayen	Tetechera N. macrocephala	Matorral espinoso con Yucca	Matorral espinoso
total de individuos	314	151	244	165	191	384
Riqueza de especies	21	13	17	23	21	17
cobertura total (cm ²)	1688842	610081	362556	484582	1299485	565380
índice de diversidad	1.9462	2.0456	2.3255	2.5927	2.6249	1.9682
altura promedio	68.94	53.84	52.34	49.53	74.71	26.8
Número de estratos	4	2	4	3	5	2
Índice e cobertura (cob. total/área muestreada)	84.44	30.5	18.13	24.23	64.97	28.27
abundancia absoluta de E. platyacanthus	8	8	12	4	11	10
densidad relativa de E. platyacanthus	2.55	5.3	4.92	2.42	5.78	2.6
cobertura relativa de E. platyacanthus	0.84	1.36	0.16	2.61	3.06	2.87
frecuencia relativa de E. platyacanthus	7.48	0.9	0.92	4.21	10.71	7.45
Valor de importancia de E. platyacanthus	6%(de 21)	7%(de 13)	10%(de 17)	11%(de 23)	5%(de 21)	4%(de 17)

TABLA 5.8. -Resumen de las características bióticas

CARACTERÍSTICAS	MEDIA	STD
total de individuos	242.67	85.83
Riqueza de especies	18.67	3.35
cobertura total (cm ²)	836047	484675
índice de diversidad	2.21	0.34
altura promedio	54.36	15.34
Número de estratos	3.3	1.1
Índice e cobertura (cob. total/área muestreada)	41.8	24.25
densidad relativa de E. platyacanthus	4.22	1.3
cobertura relativa de E. platyacanthus	1.93	1.31
frecuencia relativa de E. platyacanthus	7.76	2.21
Valor de importancia de E. platyacanthus	7.17	2.54

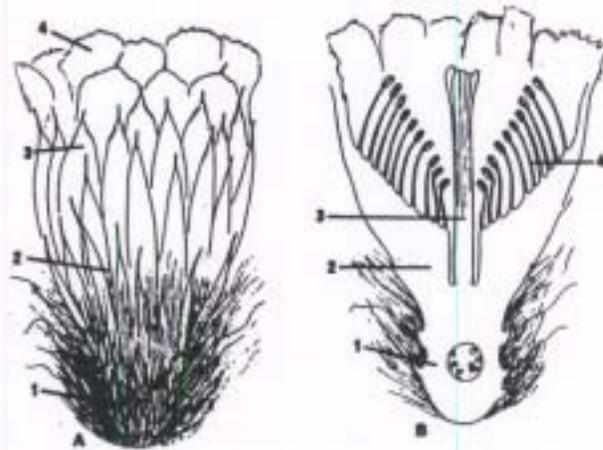


Fig. 7.1a.-Dibujo esquemático de una flor del género *Echinocactus*. A) aspecto exterior; 1) pericarpelo; 2) tubo receptacular; 3) segmento exterior del perianto; 4) segmentos interiores del perianto. B) corte longitudinal: 1) pericarpelo; 2) tubo receptacular; 3) estilo; 4) estambres.

(Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991)

polinización de *Echinocereus fasciculatus* y *Ferocactus wislizenii*; el de Leuck y Miller (1982) sobre *Echinocereus viridiflorus*; y el de Browsers (1998) sobre *F. wislizeni*.

El néctar que producen las flores ha sido considerado como un atrayente efectivo para una amplia gama de polinizadores (Zimmerman, 1983; Real y Rathcke, 1991; Hodges, 1995). Resulta por tanto interesante investigar la cantidad y tipo de néctar que producen las flores de una especie y su interacción con los polinizadores. Se han detectado diferencias entre poblaciones de una misma especie a lo largo de gradientes ambientales y esto se ha relacionado con el cambio en el tipo de polinizadores (Cadaval, 1999). Otros estudios han demostrado que existen diferencias entre los individuos de una misma población en cuanto a la cantidad de néctar que producen sus flores, ésto se ha relacionado con el incremento de la función masculina o femenina de las flores (Mitchell, 1993; Golubov, *et al.*, 1999). Las fuentes de variación en la producción de néctar se deben tanto a factores genéticos como a factores ambientales (Boose, 1997). Además, como la producción del néctar floral se espera que involucre un costo (Soutwick, 1984; Pyke, 1991). Se ha sugerido que la selección natural promueve una producción óptima de néctar mediante una solución de compromiso entre los beneficios reproductivos y los costos de su producción (Pyke, 1981; Zimmerman y Pyke, 1988; Rathcke, 1992).

Las flores del género *Echinocactus* presentan las características morfológicas propias de las especies melitófilas pues son solitarias, grandes, actinomorfas poco profundas y diurnas (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1978). Sin embargo, la descripción morfométrica de la flor no basta para establecer el gremio al cual pertenece, por lo que resulta indispensable la observación en el campo para determinar quiénes son los visitantes florales y cuál es su conducta, ya que éstos pueden estar actuando como polinizadores, ladrones de néctar o depredadores (Eguiarte y Búrquez, 1987;1988; Eguiarte, 1983). Los experimentos de polinización son indispensables, para determinar el comportamiento reproductivo de cada especie y comprobar si por ejemplo existen mecanismos de autoincompatibilidad o si el éxito reproductivo se incrementa por entrecruzamiento (Mandujano, *et al.*, 1996; Golubov, *et al.*, 1999; Sahley, 1996; Johnson, 1992). Este enfoque, más dinámico, nos permite conocer la

6.3 METODOLOGÍA

a) DENSIDAD

En los seis sitios elegidos (ver Cap.5) se trazó un cuadrante permanente de (50 x 50m) donde se censaron todos los individuos de *Echinocactus platyacanthus*. Cada individuo censado fue marcado con plumón sobre una de sus costillas, registrándose los siguientes datos: 1) altura; 2) diámetro máximo; 3) número de costillas; 4) número de areolas por costilla; 5) flores y 6) frutos. A partir de estos datos se calcularon: a) la densidad poblacional; b) la distribución intrapoblacional; c) la relación entre las diversas variables morfométricas y d) la relación entre estas variables con la producción de frutos.

b) DISTRIBUCIÓN ESPACIAL

Los individuos censados fueron ubicados en mapas con escala 1:200. A partir de éstos se calculó la distribución intrapoblacional en cada sitio: uniforme, agregada o al azar, mediante el método de varianza / media (Cox, 1981), utilizando la prueba de *t* para determinar los niveles de confiabilidad (Brower y Zar, 1987).

c) ESTRUCTURA DE TAMAÑOS

Se tomó la altura como un parámetro que de alguna manera está relacionado con la edad de los individuos y que nos ayuda a visualizar la estructura de la población. Se formaron intervalos de clase cada 10 cm y se determinaron las frecuencias de individuos pertenecientes a cada clase.

d) RELACIONES MORFOMÉTRICAS

Con los datos adquiridos de cada individuo, se procedió a calcular la relación entre las variables morfométricas: altura vs. diámetro; altura vs. costillas; altura vs. frutos, etc. La existencia de correlaciones fuertemente significativas entre estos parámetros pueden ser la base para determinar algunas variables desconocidas, a partir del conocimiento de otras. Por ejemplo, si la altura y el diámetro de las plantas estuvieran fuertemente correlacionadas, con la determinación de uno de estas podría inferirse la otra, sin necesidad de tomar todos los datos en el campo para cada individuo.

e) DINÁMICA POBLACIONAL

Con base en los datos de los censos de tres años consecutivos (diciembre de 1997, 1998 y 1999), se procedió a calcular el cambio en tamaño de los individuos. Se calculó el incremento en tamaño, en diámetro, en número de areolas y en el número de costillas. Se utilizó el incremento en área (cm^2) para elaborar las matrices de transición, ya que la altura no es un parámetro adecuado para los organismos con ramificaciones. Se tomaron en cuenta 6 intervalos de superficie (cm^2), los cuales fueron: a) $x < 100 \text{ cm}^2$; b) $100 < x < 500 \text{ cm}^2$; c) $500 < x < 1000 \text{ cm}^2$; d) $1000 < x < 2500 \text{ cm}^2$; e) $2500 < x < 5000 \text{ cm}^2$; f) $x < 5000 \text{ cm}^2$.

La fecundidad (primer renglón de la matriz) se calculó tomando en cuenta el número de semillas producidas en promedio por los individuos de cada categoría. Estos datos se tomaron del censo mensual de frutos (Capítulo 7) y de la cuenta de las semillas presentes en promedio en frutos recogidos de cada sitio durante el año de estudio. Con la ayuda del programa Mat-Lab II (The Math Works, Natick. Massachusetts, USA), se calculó la tasa de crecimiento λ para cada población, para cada uno de los años estudiados (97-98; 98-99). Promediando las matrices de los dos años de cada sitio se calculó la tasa promedio de crecimiento para cada población.

6.4. RESULTADOS

a) DENSIDAD

Se muestreo un área total de $15,000 \text{ m}^2$ ($2,500 \text{ m}^2$ por sitio). Este censo incluyó un total de 774 individuos de *E. platyacanthus*, cuyas alturas variaron desde 3 hasta 170 cm. El número de individuos por sitio fue entre 69 (sitio Roberto) hasta 254 individuos (sitio Jardín). El tamaño promedio de las poblaciones fue de 129 individuos, lo que corresponde a una densidad promedio de 5.22 individuos por 100m^2 (o sea 0.0522 ind/ m^2 , ver **Tabla 6.1**). Estos datos son ligeramente superiores a los reportados en el capítulo anterior, donde la media de densidad calculada para los seis sitios es de 0.044 ind/ m^2 . La diferencia se debe principalmente a efectos de tamaño del área de muestra:

en el estudio de las comunidades (Cap. 5) fue de 200 m² por sitio, mientras que en el estudio demográfico (este Capítulo) fue de 2,500 m² en cada sitio.

Se observaron dos formas de crecimiento en los individuos de esta especie. Llamamos individuos solitarios o monopódicos a los que presentan el crecimiento monopódico típico, sin ramificaciones. Estos individuos presentan un sólo pseudocefalio y la forma de tonel característica de la especie. Los organismos ramificados o cespitosos son aquellos que presentan ramificaciones a partir de un tallo o cabeza principal. Cada cabeza o rama desarrolla un pseudocefalio, y en la periferia de esta zona se pueden originar flores y frutos. Los individuos ramificados tienen gran importancia en la población, ya que representan el 17% de todos los individuos. Algunos organismos ramificados pueden ser de gran tamaño, ya que el número de ramas varía entre 1 a 37 y un diámetro total que puede ser mayor de 2.5 m. En todos los sitios fue mayor la densidad de individuos solitarios que de ramificados; sin embargo, el porcentaje de estas formas en los distintos sitios varió entre 4.1%, en el sitio Maurilio, y 34.78%, en el sitio Roberto.

Tabla 6.1. Parámetros poblacionales de los seis sitios de estudio.

SITIO	1	2	3	4	5	6	TOTAL
Nombre	Roberto	Maurilio	Jardín	Cecilia	Cielo	A. de Burro	
Núm. de individuos	69	146	254	129	75	101	774
Densidad (ind/100m ²)	2.8	5.84	10.16	5.16	3.33	4.04	5.22
Núm. de Ind. ramificados	24	6	41	21	8	13	113
Num. ind. no ramificados	45	140	213	108	67	88	661
Altura (promedio)	60.2	46.5	37	53.5	43.4	38.7	46.47
Altura (std)	26.8	25.3	23.3	35.5	28.9	24.4	

b) DISTRIBUCIÓN ESPACIAL

Los mapas de distribución intrapoblacional, se muestran en la **Fig. 6. 1**. Con base en éstos se calculó su tipo de distribución intrapoblacional. Para todos los sitios esta distribución es agregada (**Tabla 6.2**).

Tabla 6.2. Análisis de distribución intrapoblacional de *E. platyacanthus*.

SITIO	NOMBRE	Núm. de individuos	varianza/media	tipo de distribución	t calculada	significancia
1	ROBERTO	69	1.10364	agregado	0.7292	
2	MAURILIO	146	2.2116	agregado	8.5243	p<<0.005
3	JARDIN	254	1.7311	agregado	5.144	p<<0.005
4	CECILIA	129	1.7789	agregado	5.48	p<0.05
5	CIELO	75	2.0766	agregado	7.5742	p<<0.005
6	A.BURRO	104	1.2626	agregado	1.7755	p<0.05

c) ESTRUCTURA DE TAMAÑOS

Los histogramas de la distribución de los organismos por intervalos de clases de altura (10 cm) se muestran en la **figura 6.2**, donde se observa que la mayor parte de los organismos se encuentran por debajo de los 120cm. La altura promedio de todos los individuos de las 6 poblaciones es de 56.12 cm, aunque los promedios por sitio varían entre 43.87 (A. de Burro) y 80.05 (Cecilia). El primer intervalo de edad está bien representado para los sitios Jardín, Cielo y Agua de Burro. Sin embargo, para el resto de las poblaciones es muy pequeño en comparación al segundo intervalo. Para los sitios Maurilio, Jardín, Cielo y Agua de Burro, es notorio la disminución en el número de individuos con altura mayor a los 80 cm.

d) RELACIONES MORFOMÉTRICAS

Las relaciones entre las diversas variables morfométricas se muestran en la **Tabla 6.3**, donde puede apreciarse que los cuatro parámetros estudiados están significativamente correlacionados positivamente. En otras palabras, las plantas más grandes, y presumiblemente más viejas, tienen una mayor altura y diámetro y un mayor número de costillas y de areolas. Sin embargo, el número de areolas tiene una correlación más pobre con las otras variables. De tal manera que con la evaluación de uno de estos parámetros se puede predecir con alta probabilidad los otros parámetros.

Tabla 6.3. Niveles de significancia de las "r" obtenidas de las variables morfométricas.

parámetro	altura	diámetro	costillas	areolas
altura	1	0.8434**	0.8361**	0.3590**
diámetro		1	0.9061**	0.3955**
costillas			1	0.3955**
areolas				1

e) DINÁMICA POBLACIONAL

En la tabla **6.4 (a-f)** se presentan las matrices de transición para cada población y cada año, así como las matrices promedio de los dos años de estudio. En las diagonales de dichas matrices, se encuentra la probabilidad de que un individuo permanezca en su misma clase durante el tiempo de estudio, los valores por encima de las diagonales representan las probabilidades de que un organismo de una clase determinada regresen a una inferior (esto se da en los organismos ramificados, cuando algunas de sus ramas mueren, y entonces el individuo pasa a una categoría inferior a la que pertenecía) y los valores por debajo de la diagonal indican probabilidades de progresión o de paso de una categoría inicial a una más grande, esto se da por crecimiento. El primer renglón de la matriz se refiere a la aportación que hacen los individuos de cada clase a través de las semillas producidas. Como puede observarse, la producción anual de semillas es elevada (alcanzando valores de más de 3,000 semillas producidas en promedio por cada individuo de la categoría 7 durante el mes de julio). La reproducción empieza a partir de la 4 categoría (500-1000 cm²) y la aportación de semillas, se incrementa con el tamaño de los individuos. Sin embargo, las probabilidades de que una semilla se instale como plántula (categoría 2) son muy bajas. Estos valores oscilan entre 0.000025 a 10⁻¹⁰. El número de organismos presentes al inicio de cada periodo por sitio se presenta en la Tabla **6.5.** y el tamaño medio de cada población para cada año se presenta en la tabla **6.6.**

Tabla 6.5. Tamaño de las poblaciones al inicio de cada año de estudio.

POBLACION	SITIO	1997	1998	1999
1	ROBERTO	69	67	62
2	MAURILIO	146	141	133
3	JARDIN	254	261	237
4	CECILIA	129	129	129
5	CIELO	75	76	72
6	A.DE BURRO	101	103	94

Tabla 6.6. Tamaño promedio de las poblaciones durante los años del estudio.

POBLACION	Nombre del Sitio	1997-1998	1998-1999
1	ROBERTO	68	64.5
2	MAURILIO	143.5	137
3	JARDIN	257.5	249
4	CECILIA	129	129
5	CIELO	75.5	74
6	A.DE BURRO	102	98.5

Tabla.-6.4(a) : MATRICES DE TRANSICIÓN PARA LA POB. 1: ROBERTO

SITIO ROBERTO

97-98

		1	2	3	4	5	6	7
SEM/ind	1	0	0	0	0	449.2857	1147	991.0714
>0,<100CM	2	2.05E-05	0.5	0	0	0	0	0
100-500	3	0	0	0.7273	0	0	0	0
500-1000	4	0	0	0.1818	1	0	0	0
1000-2500	5	0	0	0	0	0.8571	0	0
2500-5000	6	0	0	0	0	0.0714	1	0
>5000	7	0	0	0	0	0	0	1

98-99

		1	2	3	4	5	6	7
SEM/ind	1	0	0	0	0	370	1515.571	1004
>0,<100	2	1.0E-10	0.5	0	0	0	0	0
100-500	3	0	0	0.875	0	0	0	0
500-1000	4	0	0	0.125	0.8	0	0	0
1000-2500	5	0	0	0	0	0.5	0	0
2500-5000	6	0	0	0	0	0.4167	0.8462	0
>5000	7	0	0	0	0	0	0.1154	0.9285

97-99

		1	2	3	4	5	6	7
SEM/ind	1	0	0	0	0	409.6429	1331.286	997.5357
>0,<100	2	0.00001	0.5	0	0	0	0	0
100-500	3	0	0	0.80115	0	0	0	0
500-1000	4	0	0	0.1534	0.9	0	0	0
1000-2500	5	0	0	0	0	0.67855	0	0
2500-5000	6	0	0	0	0	0.24405	0.9231	0
>5000	7	0	0	0	0	0	0.0577	0.96425

Tabla.- 6.4(c) : MATRICES DE TRANSICIÓN PARA LA POB. 3: JARDÍN

SITIO JARDIN
97-98

		1	2	3	4	5	6	7
semillas	1	0	0	0	47.5814	239.32	716.7805	1446.15
>0,<100	2	1.3E-06	0.6957					
100-500	3		0.3043	0.9167				
500-1000	4			0.0417	0.907			
1000-2500	5				0.0697	0.9067		
2500-5000	6					0.08	0.02439	0.05
>5000	7						0.878049	0.95

98-99

		1	2	3	4	5	6	7
	1	0	0	0	20.41463	220.3973	580.1429	664.7778
>0,<100	2	1.7E-07	0.6538					
100-500	3		0.0385	0.7255				
500-1000	4			0.098	0.8536	0.0137		
1000-2500	5				0.0732	0.8767		
2500-5000	6					0.0822	0.9524	
>5000	7						0.0238	0.962963

97-99

		1	2	3	4	5	6	7
semillas	1	0	0	0	33.99801	229.8586	648.4617	1055.464
>0,<100	2	7.4E-07	0.67475	0	0	0	0	0
100-500	3	0	0.1714	0.8211	0	0	0	0
500-1000	4	0	0	0.06985	0.8803	0.00685	0	0
1000-2500	5	0	0	0	0.07145	0.8917	0	0
2500-5000	6	0	0	0	0	0.0811	0.488395	0.025
>5000	7	0	0	0	0	0	0.450925	0.956482

Tabla.- 6.4(d)

MATRICES DE TRANSICIÓN PARA LA POBL. 4: CECILIA

SITIO CECILIA

97-98		1	2	3	4	5	6	7
Area (cm ²)	1	0	0	0	87.08333	877.8	2271.5	5893.8
>0;<100	2	1.0E-07	0.705882	0	0	0	0	0
100-500	3	0	0.235294	0.909091	0	0	0	0
500-1000	4	0	0	0.090909	0.833333	0.04	0	0
1000-2500	5	0	0	0	0.083333	0.76	0.026316	0
2500-5000	6	0	0	0	0	0.2	0.736842	0
>5000	7	0	0	0	0	0	0.236842	1

98-99		1	2	3	4	5	6	7
Area (cm ²)	1	0	0	0	278.6667	6688	13724.33	24731.67
>0;<100	2	1.1E-07	0.928571	0	0	0	0	0
100-500	3	0	0	0.833333	0	0	0	0
500-1000	4	0	0	0.166667	0.769231	0.047619	0	0
1000-2500	5	0	0	0	0.230769	0.809524	0	0
2500-5000	6	0	0	0	0	0.047619	0.878788	0.041667
>5000	7	0	0	0	0	0	0.121212	0.958333

97-99		1	2	3	4	5	6	7
Area (cm ²)	1	0	0	0	182.875	3782.9	7997.917	15312.73
>0;<100	2	1.1E-07	0.817227	0	0	0	0	0
100-500	3	0	0.117647	0.871212	0	0	0	0
500-1000	4	0	0	0.128788	0.801282	0.04381	0	0
1000-2500	5	0	0	0	0.157051	0.784762	0.013158	0
2500-5000	6	0	0	0	0	0.12381	0.807815	0.020833
>5000	7	0	0	0	0	0	0.179027	0.979167

Tabla.- 6.4(f) : MATRICES DE TRANSICIÓN PARA LA POB. 6: AGUA DE BURRO

SITIO AGUA DE BURRO

97-98

	1	2	3	4	5	6	7
semillas	1	0	0	0	760.2632	1337.727	1710
>0;<100cm	2	6.3E-07	0.833333	0	0	0	0
100-500	3	0	0.166667	0	0	0	0
500-1000	4	0	0	0.0625	0	0	0
1000-2500	5	0	0	0.1	0.894737	0.181818	0
2500-5000	6	0	0	0	0.105263	0.818182	0
>5000	7	0	0	0	0	0	1

98-99

	1	2	3	4	5	6	7
semillas	1	0	0	0	1052.308	1503.409	3375
>0;<100cm	2	1.2E-07	0.5	0	0	0	0
100-500	3	0	0.142857	0	0	0	0
500-1000	4	0	0	0.066667	0	0	0
1000-2500	5	0	0	0	0.846154	0.090909	0
2500-5000	6	0	0	0	0.102564	0.772727	0
>5000	7	0	0	0	0	0.045455	1

97-99

	1	2	3	4	5	6	7
semillas	1	0	0	0	906.2654	1420.568	2542.5
>0;<100cm	2	3.7E-07	0.666667	0	0	0	0
100-500	3	0	0.154762	0	0	0	0
500-1000	4	0	0	0.064583	0	0	0
1000-2500	5	0	0	0.05	0.870445	0.136364	0
2500-5000	6	0	0	0	0.103914	0.795455	0
>5000	7	0	0	0	0	0.022727	1

Las tasas finitas de crecimiento poblacional (λ), para cada población, por año y las tasas media, calculadas tomando en cuenta los dos años de estudio, se presentan en la **tabla 6.7**. Como puede observarse, las tasas finitas de crecimiento poblacional oscilan entre 0.9012 y 1.0014. Si tomamos en cuenta las tasas promedio, estos valores apenas alcanzan el 1 para las poblaciones de Cecilia y Agua de Burro, lo que nos indica que estas poblaciones permanecerían estables en el tiempo. Sin embargo para las cuatro poblaciones restantes, estos valores están por debajo de 1, lo que nos indica un decremento del tamaño poblacional.

Tabla 6.7. Tasas finitas de crecimiento poblacional (λ) para cada una de las poblaciones.

POBLACION	Nombre del Sitio	1997-1998	1998-1999	promedio
1	ROBERTO	1.0000	0.9243	0.9643
2	MAURILIO	0.9745	0.9012	0.9387
3	JARDIN	0.9959	0.963	0.9796
4	CECILIA	1.0014	1.0000	1.0011
5	CIELO	0.9999	0.9999	0.9784
6	A. DE BURRO	1.0002	1.0000	1.0000

6.5. DISCUSIÓN

Aún en los sitios de mayor densidad, como el sitio Jardín, la densidad no es muy alta, pues ésta apenas es de 10.2 individuos/100m². Esto quiere decir que aún cuando la especie puede ocupar amplias áreas de distribución, el número total de individuos en esta área es bajo. En otros lugares, por ejemplo en Metztlán, Hgo. hemos encontrado poblaciones con el doble de esa densidad (C. Jiménez, datos inéditos).

La forma de crecimiento descrita para *Echinocactus platyacanthus* es monopódica (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991; Gibson y Nobel, 1986), sin embargo, encontramos que en las poblaciones de Zapotitlán, un número considerable de individuos (17%), presentan ramificaciones y no el típico crecimiento monopódico característico de las especies toneliformes. La aparición de estas formas ramificadas puede ser una respuesta fisiológica a un daño físico que sufre el organismo monopódico. Este daño puede tener origen natural o antropogénico, en esta zona, es probable que las ramificaciones sean en gran medida consecuencia del daño antropogénico, ya que en

algunas ocasiones los pastores machetean las costillas de algunos individuos para que el tejido interno quede disponible como forraje para las cabras. La presencia de organismos con ramas o reiteraciones mas o menos del mismo tamaño en ciertos parches, probablemente se deba a la aplicación de esta práctica a diferentes tiempos en cada sitios. Por ejemplo las ramas en el sitio Cecilia tienen en promedio una altura de 115 cm, mientras que en el sitio jardín son de 70 cm, y en el sitio agua de burro de 40cm.

La distribución poblacional fue significativamente agregada en 5 de los 6 los sitios. Este tipo de distribución es típica de organismos con reproducción vegetativa, por ejemplo a través de estolones. Sin embargo, nosotros observamos que en *E. platyacanthus* rara vez las cabezas se separan para dar origen a individuos independientes, por lo que consideramos que los patrones de agrupamiento más bien pueden deberse a efectos de microhábitat que favorecen el establecimiento de los organismos en ciertas zonas. Hemos observado juveniles entre grietas formadas en las rocas, las que les brindan protección contra el pisoteo y donde se encuentra una cama de hojarasca, que las protege de la fuerte insolación y de la deshidratación. En zonas áridas también se ha reportado el fenómeno de nodrizaje, en donde algunas plantas actúan como nodrizas, al preparar las condiciones microambientales para el establecimiento de otros vegetales (Valiente-Banuet, *et al.* 1990a y b), y este proceso también contribuye al agrupamiento espacial.

Como lo demuestran los datos de las variables morfométricas, éstas se encuentran correlacionadas, y pueden ser usadas para predecir con cierta precisión a las otras. En lo que se refiere a la estructura de tamaños (y presumiblemente de edades), esta presenta variaciones por sitio. Sin embargo, llama la atención la baja frecuencia en el primer intervalo de edad en algunos sitios (Roberto, Maurilio, y Cecilia) lo que sugiere un bajo reclutamiento en los últimos años. Los sitios Jardín, Cielo y Agua de Burro tienen mayor frecuencia en éste intervalo de clase. Los dos primeros presentan mayor área rocosa con fisuras, que sirven como refugio para los individuos recién reclutados, mientras que el último presenta una alta perturbación, pero los individuos pequeños se encuentran bajo la cubierta vegetal de las pocas especies arbustivas

sobrevivientes al pastoreo intenso, como son *Castela tortuosa* y *Aeschynomene compacta*.

Tomando en cuenta las tasas de crecimiento calculadas (λ), vemos que éstas oscilan entre uno y valores ligeramente superiores a uno en los sitios Cecilia y Agua de Burro. Esto significa que los patrones demográficos para ambas poblaciones durante los años de estudio sugieren que las poblaciones permanecen estables en su tamaño. Sin embargo, las tasas finitas de crecimiento (λ) de los otros cuatro sitios son menores que uno, lo que indica que estas poblaciones tienden a disminuir. Resulta obvio que de continuar esta tendencia, el tamaño poblacional irá decreciendo gradualmente en el tiempo, y de no invertirse esta tendencia, eventualmente desaparecerán, o sea, se extinguirán localmente. Es necesario, sin embargo, considerar que en sitios desérticos o semidesérticos, se han reportado plantas con ciclos de reclutamiento de nuevos individuos que no coinciden con los ciclos anuales, sino con ciclos más largos (Jordan y Nobel, 1979; Nobel, 1980; Franco y Nobel, 1989; Valiente y Ezcurra, 1991; Mandujano *et al.* 1996). Si este fuese el caso de la especie estudiada, quizás existan esporádicamente años buenos para la especie, donde el reclutamiento representa la entrada importante de individuos a las poblaciones. Sin embargo, con los datos obtenidos hasta la fecha podemos concluir, que, de continuar el deterioro de los hábitats donde esta especie se desarrollan, las poblaciones seguirán su tendencia actual de disminución.

7. BIOLOGÍA FLORAL Y ECOLOGÍA REPRODUCTIVA DE *E. platyacanthus*.

7.1. INTRODUCCIÓN

Las flores de las angiospermas son muy diversas en tamaño, forma y color. Funcionalmente, una flor es un órgano compuesto, en el cual toda su complejidad estructural está adaptada para alcanzar éxito en la reproducción sexual. Los estudios de la estructura floral, la fenología y las relaciones ecológicas de las flores con sus polinizadores están fuertemente entrelazados. Además, desde el punto de vista taxonómico y sistemático, la estructura de las flores tiene una especial importancia tanto en la identificación de las especies como para el esclarecimiento de sus realizaciones filogenéticas (Dafni, 1992; Richards, 1986).

Cada parte de una flor puede tener un papel especial en uno o más eventos durante la producción y dispersión de los gametos y las semillas. La organización de las flores, su distribución espacial, así como su posición en la planta, pueden ser vistos como adaptaciones para favorecer los procesos de polinización (Faegri y Van der Pijl, 1979). La supuesta dicotomía entre las funciones asexuales (protección, advertencia y recompensa) y las funciones sexuales (producción de gametofitos) no es exacta, ya que por ejemplo, las anteras y los carpelos pueden tener partes infértiles las cuales contribuyen a los procesos de polinización además de su claro papel sexual (Dafni, 1992; Real, 1983).

El estudio de la estructura floral (al igual que los de sexualidad y de fenología floral) es indispensable para lograr un entendimiento de los ciclos de vida de las flores y de los procesos de polinización, ya que es casi imposible separar la arquitectura de un órgano de su función (Dafni, 1992; Real, 1983).

La producción de semillas, su dispersión y el establecimiento de los nuevos individuos. son etapas críticas en la vida de una planta. El primer paso en este proceso radica en tener éxito en la fecundación de los óvulos y el transporte adecuado de los granos de polen a otra planta de la misma especie. Aún cuando las flores sean hermafroditas, muchas veces son incapaces de autofecundarse. Por ello el papel de los polinizadores es crucial para explicar al menos en parte el éxito de estas plantas.

El tipo de polinizador más eficiente está determinado por las características florales. De acuerdo con Faegri y Pijl (1979) es posible reconocer nueve síndromes principales relacionados con la morfología de la flor y sus polinizadores: 1) Cantarófilas, que son principalmente polinizadas por escarabajos, 2) Sapromiófilas, por moscas; 3) Miófilas, por sírfidos, abejas y moscas; 4) Melitófilas, por abejas; 5) Esfingiófilas, por esfingidos; 6) Falenófilas, por pequeñas palomillas; 7) Psicófilas, por mariposas; 8) Ornitófilas, por aves y 9) Quiropterófilas, por murciélagos.

La polinización es sólo uno de los primeros pasos para tener éxito en la reproducción sexual, pero además, es necesario contar con un agente que tome las semillas producidas y las deposite en los lugares adecuados, donde los recursos estén disponibles y se favorezca el desarrollo de las plántulas alejadas de la planta madre. Cuando los frutos son consumidos, las semillas pueden pasar por el tubo digestivo de los consumidores para luego ser depositadas en el suelo al momento de la defecación. Los animales que consumen semillas actúan como dispersores primarios cuando toman el fruto directamente de la planta y como dispersores secundarios, cuando toman el fruto o las semillas del suelo.

7.2. ANTECEDENTES

a) CARACTERÍSTICAS FLORALES DE LAS CACTÁCEAS

Las flores de las cactáceas suelen ser solitarias, y en el perianto no existe una clara distinción entre el cáliz y la corola, hay una neta transición entre las hojas sepaloideas y petaloideas, que se disponen en espiral, generalmente soldadas por la base o unidas para formar un tubo de distinta forma y longitud (Pizzetti, 1988). Estos elementos pueden ser de diversas formas y colores. Las flores son casi siempre regulares y el perianto está inserto en el ápice del ovario, que suele ser circular u oval y provisto de areolas, escamas, espinas o pelos. Los estambres son siempre muy numerosos, con largos filamentos, y el pistilo puede ser más largo con el estigma frecuentemente estrellado y a veces coloreado (Pizzetti, 1988; Arreola, 1997; Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1978). Algunos géneros, como *Opuntia*, poseen estambres

sensitivos que al ser tocados por un insecto se mueven y se cierran sobre el pistilo (Pizzetti, 1988).

La ecología reproductiva de las cactáceas ha sido poco estudiada, la información se restringe principalmente a formas columnares y a opuntias (Steenbergh y Lowe, 1977; Spears 1978; Osborn *et al.*, 1988; McFarland *et al.*, 1989; Mandujano, *et al.*, 1996, entre otros). En general existen escasos reportes de los insectos polinizadores (Beutelspacher, 1971; Grant y Grant, 1979a, 1979b, 1979c; Leuck y Miller 1982) y mucho menos de los sistemas de reproducción que los involucran (Ganders, 1976; Leuck, 1980; Ross, 1981; Lambert, 1985). La ecología reproductiva de las cactáceas toneliformes y globosas ha sido poco estudiada a pesar de que éstas incluyen diversas especies amenazadas o en peligro de extinción (Rutman, 1992).

La familia de las cactáceas presenta una gran diversidad de flores; algunas especies (principalmente de columnares) manifiestan síndromes de polinización que involucran a esfíngidos, aves, y murciélagos (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991). Así, por ejemplo *Stenocereus marginatus* que presenta flores rojas, péndulas y diurnas, es polinizada por colibríes; *Neobuxbaumia mezcalensis*, al igual que otras cactáceas columnares cuyas flores son nocturnas, tubulares y fuertes, de color blanco y olor desagradable son polinizadas principalmente por murciélagos (Valiente-Banuet y Arizmendi, 1997). *Weberbauerocereus weberbaueri*, una cactácea columnar del Perú, presenta variaciones en los colores y formas de sus flores y es polinizada tanto por murciélagos como por colibríes (Sahley, 1996). Sin embargo, la mayor parte de las especies de la familia de las cactáceas que comprenden toneliformes y globosas presentan características congruentes con polinización por abejas: flores diurnas con gran cantidad de anteras y polen, con néctar y estructura muy abierta que les facilitan la llegada de los insectos. Además de los estudios realizados sobre la biología reproductiva del género *Opuntia* existen pocos estudios sobre otros géneros melitófilos. Entre ellos están el trabajo de Johnson (1992) sobre *Echinomastus erectocentrus* var. *acunensis* y *Echinocereus engelmannii* var. *acicularis*; el de Breckenridge y Miller (1982) sobre *Echinocereus enneacanthus* complex; el de Grant y Grant (1979a) sobre la polinización de *Echinocereus fasciculatus* y *Ferocactus wislizenii*; el de Leuck y Miller (1982) sobre *Echinocereus viridiflorus*; y el de Browsers (1998) sobre *F. wislizeni*.

El néctar que producen las flores ha sido considerado como un atrayente efectivo para una amplia gama de polinizadores (Zimmerman, 1983; Real y Rathcke, 1991; Hodges, 1995). Resulta por tanto interesante investigar la cantidad y tipo de néctar que producen las flores de una especie y su interacción con los polinizadores. Se han detectado diferencias entre poblaciones de una misma especie a lo largo de gradientes ambientales y esto se ha relacionado con el cambio en el tipo de polinizadores (Cadaval, 1999). Otros estudios han demostrado que existen diferencias entre los individuos de una misma población en cuanto a la cantidad de néctar que producen sus flores, ésto se ha relacionado con el incremento de la función masculina o femenina de las flores (Mitchell, 1993; Golubov, *et al.*, 1999). Las fuentes de variación en la producción de néctar se deben tanto a factores genéticos como a factores ambientales (Boose, 1997). Además, como la producción del néctar floral se espera que involucre un costo (Soutwick, 1984; Pyke, 1991). Se ha sugerido que la selección natural promueve una producción óptima de néctar mediante una solución de compromiso entre los beneficios reproductivos y los costos de su producción (Pyke, 1981; Zimmerman y Pyke, 1988; Rathcke, 1992).

Las flores del género *Echinocactus* presentan las características morfológicas propias de las especies melitófilas pues son solitarias, grandes, actinomorfas poco profundas y diurnas (Bravo-Hollis y Sánchez- Mejorada, 1978). Sin embargo, la descripción morfométrica de la flor no basta para establecer el gremio al cual pertenece, por lo que resulta indispensable la observación en el campo para determinar quiénes son los visitantes florales y cuál es su conducta, ya que éstos pueden estar actuando como polinizadores, ladrones de néctar o depredadores (Eguiarte y Búrquez, 1987;1988; Eguiarte, 1983). Los experimentos de polinización son indispensables, para determinar el comportamiento reproductivo de cada especie y comprobar si por ejemplo existen mecanismos de autoincompatibilidad o si el éxito reproductivo se incrementa por entrecruzamiento (Mandujano, *et al.*, 1996; Golubov, *et al.*, 1999; Sahley, 1996; Johnson, 1992). Este enfoque, más dinámico, nos permite conocer la importancia de la polinización en términos de sus efectos genéticos como uno de los componentes que, junto con la dispersión de semillas, actúan sobre el flujo génico de las poblaciones.

En las angiospermas existen varios mecanismos que propician el entrecruzamiento, gracias a los cuales se produce, en general, una progenie más vigorosa que la producida por autofecundación. En algunas especies han aparecido mecanismos que van desde la autoincompatibilidad entre los esporofitos o gametofitos (sistemas homomórficos), hasta el desarrollo de sistemas heteromórficos (distilia o tristilia) para impedir la autofecundación (Wyatt, 1983; Dominguez, et al., 1997; Dowrick, 1956) pero por otro lado, también se han desarrollado en algunas especies vegetales sistemas que tienden a facilitar la autopolinización (Wyatt, 1983; Stebins, 1970,1974). Resulta por tanto interesante investigar cuál ha sido el sistema particular desarrollado por cada especie, ya que esto determinará no sólo el número de semillas producidas y su viabilidad, sino también la composición genética de las poblaciones (Allard *et al.*, 1968; Jain, 1976; Crosby, 1960).

b) DESCRIPCIÓN DE LA FLOR DE *Echinocactus platyacanthus*

La siguiente descripción se basa en la descripción de las flores realizada por Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991). Las flores emergen de entre la lana del ápice, son diurnas y abren ampliamente, llegando a un diámetro de unos 5 a 7 cm. Son de color amarillo intenso, con un pericarpelo y región receptacular indiferenciados, formando una estructura de paredes gruesas en forma de cono con la parte más amplia en el ápice (**Fig. 7.1a**). La región pericarpelar es de alrededor de 2 cm de longitud y 1.2 cm de diámetro, y esta provista de numerosos escamas lineares, de 7 a 12 mm de longitud, con abundantes pelos axilares sedosos, de 3 a 4 cm de longitud, de color blanco amarillento. La región receptacular es muy corta, con escamas semejantes a las del pericarpelo en la parte inferior y con numerosas escamas con lana axilar en la parte superior. Los segmentos exteriores del perianto son numerosos, anchamente oblanceolados, coriáceos, de alrededor de 1.5 cm de longitud, acuminados, con el margen dentado. Los segmentos interiores del perianto también son numerosos, espatulados, con el ápice apiculado o dentado y el margen dentado, de color amarillo intenso. La cavidad del ovario es ovoide, de 6 mm de diámetro, con numerosos óvulos provistos de funículos ramificados. El néctario se encuentra alrededor de la base del estilo, es de cerca de 1 cm de longitud. Los estambres son muy numerosos, con filamentos amarillo y anteras de

color amarillo cromo. El estilo es grueso, de 3 a 3.5 cm de longitud, amarillento, estriado longitudinalmente, con entre 10 a 12 lóbulos estigmáticos de unos 8 mm de longitud.

c) CARACTERÍSTICAS DEL FRUTO DE LAS CACTÁCEAS

El fruto de las cactáceas es complejo, pues en su estructura intervienen el ovario, el receptáculo y el pericarpelo (Bravo-Hollis y Sánchez Mejorada, 1978). Los frutos son muy variados en forma, tamaño y color. Su anatomía depende del grado de desarrollo o reducción de los órganos del pericarpelo: podarios (bases foliares), las escamas y las areolas (las cuales pueden llevar lana, cerdas y espinas). La reducción de estos órganos parece estar ligada, al grado de evolución de los géneros. Los más primitivos como es el caso de *Stenocereus*, tienen frutos con areolas numerosas, abundante lana y espinas; los géneros más recientes como *Mammillaria*, producen bayas (chilitos) casi sin areolas, donde el pericarpo está integrado por paredes muy delgadas del ovario y del pericarpelo. En algunas especies conforme el fruto madura sus paredes se engrosan y adquieren diversas coloraciones (amarilla, anaranjada, roja o púrpura) que tienen un papel importante como mecanismos de atracción de frugívoros, los cuales son potenciales dispersores de semillas. En las especies de *Opuntia*, el pericarpelo puede ser carnoso como el de las tunas y xoconoxtles, o seco como el de algunas *Cylindropuntias*. La pulpa de muchas especies está integrada por los funículos (estructura que une la semilla a la placenta) con azúcares (tunas y pitahayas); en otros frutos el pericarpelo es comestible (Xoconoxtle) (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1978). Otros frutos carnosos son bayas indehiscentes como en el caso de los chilitos de la *Mammillaria*, *Coryphantha*, y *Lophophora*, o dehiscentes como en el caso de *Ephiphyllum*, *Cephalocereus*, *Neobuxbaumia*, y las Pitayas del género *Stenocereus*, los cuales se abren reventándose, exponiendo la pulpa con las semillas. También hay frutos semi-secos los cuales son suaves y coriáceos como los de *Astrophytum* y *Thelocactus* (Bravo-Hollis y Sánchez -Mejorada, 1978). A esta categoría corresponden los frutos de *Echinocactus platyacanthus*.

Los principales consumidores de frutos carnosos con pulpa blanca (generalmente presentes en las columnares) son los murciélagos (*Leptonycteris curasoae*, *L. nivalis*, *Choeronycteris mexicana* y *Artibeus jamaicensis*) (Valiente- Banuet y Arizmendi, 1997).

Las aves de percha también son consumidoras importantes de frutos de cactáceas. Las más comunes son las palomas (*Zenaida asiatica*), cenizos (*Mimus polyglottos*), Carpinteros (*Melanerpes hypopolius*), matracas (*Campylorhynchus brunneicapillus*), cardenales (*Phainopepla nitens*) y algunos gorriones (*Carpodacus mexicanus* y *Passer domesticus*) (Valiente- Banuet y Arizmendi, 1997). Otros frutos son consumidos por pequeños mamíferos. Por ejemplo, se ha reportado a *Lepus callotis*, *Sylvilagus sp.* y *Tamias bulleri* como los principales consumidores y al mismo tiempo dispersores de las semillas de *Ferocactus histrix* (Escobar y Huerta, 1999). Además de estos consumidores primarios, los consumidores secundarios, juegan también un papel importante en la dispersión de las semillas. Dentro de estos consumidores se encuentran las hormigas y ratones que trasladan las semillas hacia otros sitios (Sosa, 1998; De Viana, 1988; Valiente- Banuet y Arizmendi, 1997).

d) CARACTERÍSTICAS DEL FRUTO DE *Echinocactus platyacanthus*

Los frutos de *Echinocactus platyacanthus*, son de 4 a 7 cm de largo, y de 1.1 a 1.4 cm de ancho, alargados, con brácteas largas, con lana abundante. Poseen una pulpa blanca la cual se seca al madurar el fruto (Arias et al. 1997). Los frutos del género se han reportados como indehiscentes o con dehiscencia basal (Arias, et al. 1997). En *E. platyacanthus*, al secarse las paredes del fruto estas se vuelven quebradizas y pueden fracturarse por sus paredes o la base (obs. personal).

e) CARACTERÍSTICAS DE LAS SEMILLAS DE *Echinocactus platyacanthus*

Las semillas de *E. platyacanthus* son 2.1 a 2.5 mm de largo, reniformes, pardo oscuras, y con testas ligeramente sinuosas. Algunas semillas presentan el estrófilo adherido por algún tiempo. El estrófilo es un tejido esponjoso constituido por los restos del funículo (Arias, et al., 1997; Bravo-Hollis y Sánchez -Mejorada, 1978).

f) GERMINACIÓN DE LAS SEMILLAS DE *Echinocactus platyacanthus*.

Se han hecho pruebas de germinación en condiciones de laboratorio con varias cactáceas, para establecer las técnicas más adecuadas con fines comerciales y de conservación (Reyes, 1997). *E. platyacanthus*, ha sido considerada como una especie termófila (que pueden germinar arriba de los 30°C), con fotoblastismo positivo, cuya germinación óptima (50.4%) se obtiene: a una temperatura de 25° C, sin necesidad de

escarificación mecánica o química. La germinación inicia hacia los tres días de siembra y finaliza a los a los 15 días (Rojas, 1995). El hecho de que las semillas germinen inmediatamente después de estar en contacto con la humedad, hacen suponer que no poseen mecanismos de latencia, como el que se ha reportado para otras cactáceas en donde se han encontrado sustancias inhibitoras en la testa de las semillas (Williams y Arias, 1978; Rabenda, 1990).

7.3. OBJETIVOS

El objetivo general de esta fase del estudio fue conocer, la biología floral de *E. platyacanthus*, en el Valle de Zapotitlán, mediante:

- a. La descripción de la morfometría floral y la comparación de estas variables morfométricas en los diferentes sitios.
- b. La descripción del comportamiento floral de la especie (marcha floral y tiempo de vida).
- c. La determinación de los principales insectos que realizan visitas a las flores de *E. platyacanthus* y la descripción de su comportamiento.
- d. La descripción cronológica de los eventos reproductivos a través de un año
- e. La determinación de la cantidad de frutos producidos por individuo y por sitio.
- f. La determinación del número de semillas por fruto.
- g. La determinación de la viabilidad de las semillas.

7.4. METODOLOGÍA

a) MORFOMETRÍA FLORAL

Se eligieron seis sitios del Valle de Zapotitlán en donde la población de *Echinocactus platyacanthus* var. *grandis* forma manchones de alta densidad (Capítulo 5).

Durante el mes de julio de 1997, que corresponde al máximo de la época de floración para esta especie, se colectaron en cada sitio de 10 a 35 flores de por lo

menos 10 individuos diferentes. Estas fueron fijadas en alcohol al 80% y llevadas al laboratorio, donde con la ayuda de un vernier (con aproximación a décimas de mm) se realizaron las siguientes mediciones: 1) diámetro de la base del perianto (pericarpelo), 2) diámetro del perianto, 3) longitud de los segmentos externos del perianto 4) número de estambres, 5) longitud de los estambres más externos, 6) diámetro transversal de la cámara ovárica, 7) longitud del estilo, 8) número de lóbulos del estigma y 9) número de óvulos (**Fig. 7.1b**). Con los datos obtenidos se trazaron las curvas de distribución de las variables para todas las flores. Se determinó la media y la dispersión para cada variable por sitio y con la finalidad de determinar si existen diferencias interpoblacionales en dichos parámetros, con los datos obtenidos se realizó un ANOVA de una vía de efectos fijos.

Figura 7.1. Variables morfométricas de la flor de *E. platyacanthus*.

b) COMPORTAMIENTO FLORAL

Durante los días 28, 29 y 30 de julio de 1997, se realizaron observaciones del comportamiento de 15 flores en el campo, en el sitio Cecilia. Las observaciones se hicieron desde la apertura de la flor, hasta su cierre. Cada dos horas se registraron la temperatura ambiental, el diámetro del perianto, la posición de los lóbulos del estigma y de los filamentos de los estambres. Otras 15 flores fueron aisladas mediante una bolsa hecha de gasa para evitar que el néctar producido fuera extraído por los insectos. A

intervalos de dos horas se intento extraer el néctar de la cámara nectararia utilizando para ello micropipetas de 5 microlitros (Sigma).

c) VISITANTES FLORALES

En el sitio Cecilia, durante los primeros días de julio, se llevó a cabo un censo de los insectos visitantes de las flores de *E. platyacanthus*. Para ello se realizaron observaciones cada dos horas. Durante cada periodo de observación (20 min), se registraba la conducta de los visitantes. Una muestra de los visitantes florales (tratando de abarcar todo los morfotipos) fue colectada en tubos viales, se mataron con acetato de etilo, y fueron montados y etiquetados para su posterior determinación.

d) FENOLOGÍA

De julio de 1997 a septiembre de 1998 se realizaron censos mensuales en los 6 cuadrantes permanentes (2,500 m², cada uno) (Capítulo 5). Para cada individuo de *E. platyacanthus* se registró la presencia de flores o frutos. Cada fruto fue marcado en con una gota de pintura de aceite. Se usó un color diferente para cada mes, lo que nos permitió evaluar la producción mensual de frutos a través de un año, así como la permanencia de los mismos en la planta productora. Las flores abiertas también fueron marcadas en la parte externa del perianto. La producción de flores está representada por la cantidad de flores abiertas presentes en el día del censo (un día al mes elegido al azar).

e) PRODUCCIÓN DE FRUTOS POR SITIO Y POR INDIVIDUO

A partir de los datos de los censos mensuales se obtuvo la cantidad de frutos producidos mensualmente por individuos. Se determinó también la cantidad de individuos que producen frutos por intervalos de altura, por sitio y por forma de crecimiento (individuos monopódicos o ramificados), así como la correlación entre altura y producción de frutos.

f) ESTIMACIÓN DEL NÚMERO DE SEMILLAS POR FRUTO

Se colectaron de 20-40 frutos de individuos diferentes por sitio. Los frutos fueron secados y pesados. Se colectaron las semillas presentes en cada fruto, se determinó el número y peso del conjunto de semillas viables para estimar el peso por semilla, y se registró también el número de semillas abortivas o vanas.

g) PORCENTAJE DE GERMINACIÓN DE LAS SEMILLAS

Para determinar el porcentaje de germinación de las semillas, se eligieron al azar 360 semillas de cada sitio. Estas fueron desinfectadas con hipoclorito al 20%, durante 20 min, y se sembraron en cajas de Petri (12 cm de diámetro) con agar al 16%. Se sembraron 40 semillas por caja. Las pruebas de germinación se llevaron a cabo en el Laboratorio de Ecología fisiológica del Instituto de Ecología. Se utilizaron cámaras de crecimiento (Lab-Line Instruments, Inc., 844, Melrose Park Illinois, USA), a 26°C, con luz blanca (R:-FR = 1.73), humedad relativa del 80% y un fotoperíodo luz/obscuridad de 12hrs/12hrs. También se determinó la eficiencia de germinación de las semillas en otros sustratos, para lo cual se empleo un lote adicional de 360 semillas para cada tratamiento: a) sustrato natural (tierra del sitio sin ningún tratamiento); b) sustrato arcilloso (tierra del sitio cernida). La germinación se determinó a los 10 días de la siembra considerándose como semilla germinada toda aquella que mostrase una radícula.

7.5. RESULTADOS

a) MORFOMETRÍA FLORAL

La **Tabla 7.1** señala el nombre de los sitios estudiados y el número de flores colectadas en cada sitio.

Tabla 7.1. Sitios utilizados en el estudio de la biología reproductiva de *E. platyacanthus* (para coordenadas y otros datos, ver tabla 5.3). Se incluye el número de flores medidas por sitio.

SITIOS	Número del sitio	Núm. de flores	Núm. de individuos
--------	------------------	----------------	--------------------

ROBERTO	1	19	10
MAURILIO	2	10	9
JARDIN	3	10	10
CECILIA	4	35	15
CIELO	5	13	10
AGUA DE.BURRO	6	26	16

Los promedios y las curvas de distribución de los datos de estas variables tomando la totalidad de las flores ($n \geq 107$ flores) se encuentran en la **figura 7.2**. La mayoría de las variables presentan una distribución normal, y los valores medios corresponden en su mayoría con la descripción de las flores de *E. platyacanthus* presentada en los antecedentes (Bravo-Hollis, H. y H. Sánchez-Mejorada, 1991; Arias *et al.*, 1997). Sin embargo, resulta interesante que para algunas variables como el diámetro máximo del perianto (7.2.b), la longitud de los estambres (7.2.e) y el número de óvulos (7.2.i) las curvas presentan una tendencia a ser bimodales. Por ejemplo, en el caso del número de óvulos estos picos corresponden a 300 y 600 óvulos, lo que podría deberse tanto a variaciones intrapoblacionales como a diferencias interpoblaciones.

Los promedios así como sus errores estándar para las nueve variables por sitio se encuentran en la **tabla 7.2; Fig. 7.3**, donde se ve que existen algunas diferencias entre sitios en las medias de algunas variables. Por ejemplo, al parecer existe una mayor cantidad de estambres en los sitios Jardín y Cielo, y en lo que respecta al número de óvulos el sitio Maurilio y A. de Burro parecen tener menor cantidad en comparación con los otros sitios. Para analizar las diferencias observadas en los sitios en las variables son significativas se realizó un análisis de varianza. Los resultados de este análisis así como los gráficos en forma de caja para cada una de estas se presentan en las **Figuras 7.4 a 7.8**. Por ejemplo, en la Fig. 7.4 no se presentan diferencias significativas entre las medidas del pericarpelo entre los sitios. Mientras que en la **Fig. 7.5** se observa que hay diferencias significativas en el diámetro del ovario de las flores del sitio 1, con respecto a las flores de los sitios 3, 5 y 6 (no así con las del sitio 4 o 2). En la Fig. 7.6 se presentan los efectos del sitio sobre el número de estambres y el número de lóbulos del estigma. Para ambas variables se observan diferencias significativas entre sitios. El sitio 6 presenta menor número de estambres y los sitios 4 y 5 presentan el mayor número

de lóbulos en el estigma. La longitud de los estambres y la longitud del estilo (Fig. 7.7), también mostraron diferencias significativas entre sitios.

Resulta interesante observar que la distancia entre las anteras y el estigma no son constantes, siendo esta distancia importante para determinar los sistemas reproductivos de las plantas. Por ejemplo, en el sitio 3 encontramos estambres cortos y los estilos más largos en comparación con los otros sitios (Fig. 7.7). Finalmente, en la Fig.7.8 se presenta el número de óvulos entre poblaciones. Las diferencias son significativas entre el sitio 4 y 5, ambos con un promedio de alrededor de 450 óvulos por flor, y el sitio 6 con un promedio de 280 óvulos por flor.

Existen pocos estudios sobre morfometría floral de las cactáceas, sin embargo, Sahley, (1996) encontró diferencias significativas en la longitud de los pétalos, el ovario, y el estilo de las flores de la cactácea columnar *Weberbauerocereus weberbaueri*, la cual es polinizada por murciélagos y colibríes. La longitud del estilo se ha propuesto como un factor importante para determinar las probabilidades de entrecruzamiento o autopolinización en flores de otras cactáceas columnares (Fleming, et al. 1994; Murawski, 1993).

b) COMPORTAMIENTO FLORAL

En la **figura. 7.9** se muestra el comportamiento floral para el sitio 4. El comportamiento de los estambres no se encuentra graficado. Al abrir la flor éstos se encuentran inclinados hacia el centro de la misma, entre las 12:00 y 16:00 permanecen erectos, y posteriormente vuelven a inclinarse hacia el centro antes de que la flor cierre. Al finalizar el día, las flores que ya no abrirán al siguiente día presentan los lóbulos del estigma completamente separados y casi tocando las anteras de los estambres. Las flores cierran al oscurecer y tienen un promedio de vida de dos días, pero algunas abren hasta por tres días consecutivos.

Figura 7.9. Comportamiento diurno del perianto y de los lóbulos del estilo de *E. platyacanthus* (Sitio 4, Cecilia, 28 de julio de 1997) en función de la hora del día y de las fluctuaciones de la temperatura. Las flores abren a las 10:30 horas. Tanto el perianto como los lóbulos del estigma logran su máxima apertura a las 14:30 horas, coincidiendo con la más alta temperatura ambiente; a partir de este momento se inicia el cierre del perianto, que concluye hacia las 19:00 horas.

En lo que se refiere a la cuantificación del néctar, de todos los intentos realizados (n=150) únicamente detectamos néctar en tres flores (una a las 12:30 y en otras dos a las 16:30). El volumen obtenido fue entre 2.5 μ l; y 3.5 μ l. Podemos decir que la población casi no produce néctar (solo se produce en unos cuantos individuos y estos volúmenes son muy pequeños) por lo que esta recompensa no está actuando como un factor importante para los visitantes florales. La ausencia de néctar en algunas flores de especies melitófilas ha sido reportada para otras especies (Golubov, 1999).

c) VISITANTES FLORALES.

En la **tabla 7.3** y en la **figura 7.10** se representa el comportamiento temporal de los visitantes florales en el sitio 4. Se detectaron ocho especies de visitantes. Los himenópteros, con cuatro especies, fueron los más abundantes. Las horas de visita coincidieron con la mayor apertura de las flores y las más altas temperaturas. También pudo observarse una segregación temporal de los distintos visitantes. La mayoría de las especies actúan como polinizadores potenciales, salvo acrididos y formícidos, que se alimentan de los pétalos y los estambres, y por lo tanto son depredadores florales.

Tabla 7.3 Visitantes florales (sitio 4) observaciones realizadas el 4 de julio de 1997.

HORA	Megachillidae	Andrenidae	Anthoridae	Halictidae	Scarabeidae	Cleridae	Acrididae	Formicidae
09:00	0	0	0	0	0	0	0	0
11:00	0	0	0	0	0	0	0	0
13:00	1	1	9	0	1	4	0	0
15:00	5	1	1	1	0	0	0	0
17:00	0	0	0	0	0	0	2	3
19:00	0	0	0	0	0	0	0	0
conducta	polinizador	polinizador	polinizador	polinizador	polinizador	polinizador	depredador	depredador

Figura 7.10. Frecuencia de los visitantes florales (Sitio Cecilia) (4 de Julio de 1997).

d) FENOLOGÍA

1. Floración. Este evento es difícil de cuantificar para plantas que tienen una larga época de floración, como ocurre con *E. platyacanthus*, ya que casi durante todo el año aparecen algunos individuos con flores. Durante los censos mensuales, se registró el número de flores abiertas. Estos datos se encuentran graficados por sitio en la **Fig. 7.11**. Como puede observarse, el pico de floración antecede al de fructificación y corresponde a los meses de abril a octubre, coincidiendo con la época cálida y lluviosa de la zona. Sin embargo, algunos individuos presentaron una conducta diferente, produciendo flores durante la época más fría del año (de diciembre a marzo).

2. Fructificación. Conforme la flor se marchita se embebe nuevamente en el tejido lanoso, siendo visible solamente la parte más externa del perianto. Después de 4-5 semanas, cuando el fruto madura, vuelve a emerger del tejido lanoso. Al principio sólo emerge la zona apical, conforme pasa el tiempo mayor parte del fruto es visible. Los frutos emergidos permanecen adheridos a la planta madre por varios meses. Cuando el fruto ha secado por completo (8 semanas), se encuentra ya casi totalmente emergido del tejido lanoso y fácilmente puede ser desprendido. La producción más alta de frutos se presenta entre junio y octubre, que corresponde a la época más cálida y lluviosa del año.

La cantidad de frutos presentes en un momento determinado puede ser engañosa, ya que los frutos pueden permanecer adheridos a la planta hasta por 12 meses. Esto puede representarse gráficamente. Por ejemplo, en la **Fig. 7.12**, se presenta la producción mensual de frutos para el sitio Cielo. En el mes de septiembre de 1997 se produjeron 682 frutos, de estos, 612 permanecían en octubre, 427 en noviembre, hasta que finalmente el último de ellos desapareció en junio del siguiente año. En el mes de octubre se produjeron 194 nuevos frutos, pero el número total de frutos presentes fue de 806 (612 remanentes de septiembre mas los 194 producidos durante octubre). Por otro lado esto hace posible que durante el mes de abril por ejemplo, los frutos presentes sean de meses diferentes (septiembre, octubre, noviembre, diciembre y enero).

En los sitios con bajo pastoreo (Jardín y Cecilia) se observa que los frutos permanecen por más tiempo adheridos a las plantas productoras en comparación con los sitios de mayor pastoreo (Roberto, Maurilio Cielo y Agua de Burro). La mayor remoción de frutos se presenta durante los meses más secos (enero a mayo) al parecer las cabras son los principales consumidores de los frutos de esta especie (ver Cap. 8).

e) PRODUCCIÓN DE FRUTOS

1. Cantidad de frutos producidos mensualmente por sitio

En la **Tabla 7.4** y en la **figura 7.13**, se muestra el número de frutos producidos por sitio durante cada mes. El sitio que produjo la mayor cantidad de frutos durante el

año de estudio fue Cecilia con 5,119, mientras que el que produjo el menor número fue el sitio Roberto con 1,028 frutos.

Tabla 7.4. Producción mensual de frutos en los diferentes sitios.

MES	ROBERTO	MAURILIO	JARDIN	CECILIA	CIELO	A.BURRO	TOTAL
Sept. '97	256	593	912	919	682	313	3675
Octubre	275	65	276	1118	194	470	2398
Noviembre	18	16	282	64	37	45	462
Diciembre	5	64	76	272	87	84	588
Enero	28	19	15	45	17	17	141
Febrero	3	4	53	16	?	0	76
Abril	1	?	0	8	0	0	9
Mayo	14	34	62	307	8	29	454
Junio	65	103	199	609	97	119	1192
Julio	10	61	113	176	188	60	608
Agosto	316	528	635	1353	96	624	3552
Septiembre	37	26	86	232	618	159	1158
total	1028	1513	2709	5119	2024	1920	14313
IND. REPRO- DUCTIVOS	48	74	113	79	91	57	462
promedio de frutos/indiv	21.42	20.45	23.97	64.80	22.24	33.68	30.98

El número medio de frutos producidos por individuo reproductivo fue de 30.98 frutos al año. Sin embargo, se presentan grandes variaciones entre la media de frutos por sitio. El sitio Cecilia, presenta una media de 64.8 frutos por individuo al año, mientras que el sitio Maurilio presenta una media de 20.45 frutos por individuo al año. Estas diferencias pueden deberse a diferentes factores (densidad de los individuos, densidad de las flores, competencia con otras especies por los polinizadores, o a cambios ambientales).

Figura 7.13. Producción mensual de frutos en los distintos sitios

Para el caso de *Echinocactus platyacanthus*, una de las diferencias entre la cantidad de frutos producidos, está en relación con las diferentes formas de crecimiento (monopódicos y ramificados) (ver Cap. 6 y 8).

Los individuos ramificados (con varios cefalios) producen más flores y frutos, lo que está relacionado con el tamaño de las ramas o cabezas y el número de las mismas. Por ejemplo, la mayor fructificación mensual entre los individuos ramificados fue: 94 frutos (ind. 25, Sitio Cecilia, el cual tiene 10 ramas), y 87 frutos (ind. 11 del Sitio Cielo, con 16 ramas).

En la **tabla 7.5** se presenta el total de individuos reproductivos por sitio, indicando el número de individuos monopódicos y ramificados reproductores. Por ejemplo en el sitio Maurilio el 4.05% de los individuos reproductivos son ramificados, mientras que en el sitio Roberto, Jardín y Cecilia el porcentaje de individuos reproductivos ramificados fue del 43, 30 y 26% respectivamente. El cambio en el porcentaje de individuos monopódicos y ramificados reproductivos, está relacionado con el porcentaje de estas formas en los distintos sitios (**Tabla 7.6**)

Tabla 7.5. Total de individuos reproductivos por forma de crecimiento (monopodicos o ramificados) y por sitio.

Sitio	Total de individuos	Individuos reproductivos monopódicos		Individuos reproductivos ramificados		Total de Individuos reproductivos	
		N	%	N	%	N	%

ROBERTO	69	27	58.25	21	43.75	48	59.57
MAURILIO	146	71	95.95	3	4.05	74	50.67
JARDIN	254	79	69.91	34	30.09	113	4.33
CECILIA	129	58	73.42	21	26.58	79	61.24
CIELO	75	42	84	8	16	50	6.67
A. BURRO	101	53	92.98	4	7.02	57	56.44
TOTAL	774	330	71.43	91	11.76	462	59.69

Tabla 7.6. Total de individuos por población, forma de crecimiento (monopódicos y ramificados) y porcentaje de individuos reproductivos dentro de cada forma de crecimiento.

Sitio	Número total de individuos	individuos monopodicos		monopodicos reproductivos		individuos ramificados		ramificados reproductivos	
		N	(%)	N	(%)	N	(%)	N	(%)
Roberto	69	45	65.22	27	65.85	24	34.78	21	87.5
Maurilio	146	140	95.89	71	50.71	6	4.11	3	50
Jardín	254	213	83.86	79	37.09	41	16.14	34	82.93
Cecilia	129	108	83.72	58	53.70	21	16.28	21	100
Cielo	75	67	89.33	42	62.69	8	10.67	8	100
A. Burro	101	88	87.13	53	60.23	13	12.87	4	30.77
TOTAL	774	661	85.40	330	49.92	113	14.59	91	80.53

El total de individuos incluidos en este estudio fue de 774; de éstos, 661 (85.4%) presentan crecimiento monopódico y 113 (14.59%) presentan ramificaciones (**tabla 7.6**). La proporción de individuos reproductivos es distinta en ambas formas de crecimiento. Solamente el 49% de los individuos monopódicos fueron reproductivos en comparación con el 80.53% de individuos ramificados. Esto se debe a que en general los organismos ramificados tienen mas de 30 cm de altura, mientras que casi todos los organismos prereproductivos (altura < 21cm) son monopódicos.

2. Relación entre la altura de los individuos y la fructificación. Los individuos menores a 21 cm pueden considerarse como juveniles, ya que la floración y fructificación se registró sólo en individuos mayores de esta talla. El número de individuos reproductivos por intervalo de altura, aumenta al incrementarse este parámetro. Por ejemplo, para el sitio jardín sólo el 20% de los individuos de 30 cm presentaron frutos

durante el año de estudio, mientras que el 100% de los individuos de más de 70 cm de altura, fructificaron durante este mismo lapso (**Fig. 7.14**).

3. Relación entre la altura de los individuos y el número de frutos producidos durante un año. En **Figura 7.15** se presenta la relación entre la altura de los individuos (monopódicos) y la producción de frutos durante el del año de estudio para el Sitio Jardín. En esta gráfica se muestra que al aumentar el tamaño de los individuos aumenta también la cantidad de frutos producidos ($r=0.447$; $p<0.001$). La mayor producción mensual de frutos entre los individuos monopódicos fue de 50 frutos (ind.76, sitio Cielo) en un individuos de 97 cm de altura. Le siguieron un individuo de 1.31 cm de ltura con 41 frutos (ind.131 del sitio Cecilia) y otro de 1m que produjo 38 frutos (ind. 57, sitio Maurilio).

f) ESTIMACIÓN DEL NÚMERO DE SEMILLAS POR FRUTO

Se examinaron un total de 189 frutos. En la **Tabla 7.7** se presenta el resumen de los datos por sitio. El 20.5% de los frutos resultaron sin semillas. El sitio con mayor porcentaje de frutos sin semillas fue el sitio cielo (25%), mientras que el sitio con menor número porcentaje de frutos sin semillas fue el sito Cecilia con el 12.5%.

Entre los frutos con semillas, el número de semillas viables varió entre 1 a 611 (**Fig. 7.16**). Casi en todos los frutos se encontraron semillas abortivas o no viables, éstas oscilaron entre 1 a 294. En promedio, el número de semillas viables por fruto para todas las poblaciones es de 169.62 (± 111.32) y el de semillas abortivas por fruto fue de 23.12 (± 30.99). Esto nos indica que en promedio el 11.99% de las semillas producidas no son viables. Este porcentaje no es constante para los sitios, siendo mayor para el sitio Cecilia, que para los otros sitios. Se detecto una correlación positiva entre el peso del fruto y el número de semillas viables ($r=0.733$, $p<0.001$).

Tabla 7.7. Datos de los frutos por sitio. Se muestra el número de frutos sin semillas, el peso promedio de los frutos, el número medio de semillas viables y abortivas.

Sitio	total	sin semilla s	con semillas	%frutos con semillas	peso fruto (X)	std	num. semillas viables (X)	std	num. semillas abortadas (x)	std
-------	-------	------------------	-----------------	-------------------------	-------------------	-----	------------------------------	-----	--------------------------------	-----

Roberto	18	3	15	83.3	2.86	1.14	185	106.7	28.25	22.62
Maurilio	35	6	29	82.9	2.31	0.73	206	121.8	30.31	37.32
Jardin	42	10	32	76.2	2.07	0.6	92.7	75.82	9.87	11.82
Cecilia	16	2	14	87.5	2.17	0.61	209	100.5	39.93	43.26
Cielo	36	9	27	75	2.5	0.8	189	150.2	20.96	55.94
A.Burro	42	9	33	78.6	1.91	0.72	136	112.9	9.42	14.97
TOTAL	189	39	150	80.58	2.27	0.77	169.62	111.32	23.12	30.99

g) PORCENTAJE DE GERMINACIÓN DE LAS SEMILLAS

El porcentaje de germinación de las semillas varió entre 70.56% (Sitio Roberto) y 91.39% (Sitio Jardín). El promedio general de germinación fue de 80.37% en agar, 80% en sustrato natural y de 83% en cenizas de cactáceas (RC). En sustrato arcilloso no se observó germinación. (**Fig. 7.17**). Este porcentaje es más alto que el reportado en otros estudios (Rojas, 1995). Probablemente, el incremento en la germinación después de un tratamiento ácido pudiera estar relacionado con el proceso que sufren las semillas al pasar por el tracto digestivo de mamíferos y de aves, los cuales favorecen la germinación de las semillas (Buchholz y Levin, 1990). Un incremento similar en la germinación de semillas tratadas con HCl, ha sido reportado para otras cactáceas (Nolasco, et al., 1996). La germinación en sustrato natural (suelo del sitio) fue similar al encontrado en agar.

DISCUSIÓN

Siete de las nueve variables estudiadas de la morfometría floral mostraron diferencias significativas entre los sitios. Por el momento desconocemos si esta variación intra e interpoblacional tiene bases genéticas, ni como repercute sobre la adecuación de los individuos. Sin embargo, la distancia entre anteras y estigmas merece ser estudiada con más detalle en el futuro ya que podría influir en el aumento o disminución de las probabilidades de polinización cruzada (Wyatt, 1983; Dominguez, et al. 1997; Dowrick, 1956; Sahley, 1996; Fleming, et al. 1994; Muraski, 1993) afectando así la adecuación de los individuos. Para determinar esto, sería necesario, entre otros análisis, realizar experimentos de polinización controlada. Durante agosto de 1998 realizamos algunos experimentos de polinización usando seis flores controles, seis

autopolinizadas manualmente y seis más con polinización artificial cruzada. Actualmente se tienen los frutos y se procederá a la cuenta de las semillas obtenidas.

En lo que se refiere a la conducta floral, las flores son diurnas, con una longevidad promedio de dos días (máxima de tres días), abriendo alrededor de las 10:00 y cerrando a las 19:00 horas, siguiendo la marcha de la luz y la temperatura. Resulta interesante que tan sólo el 9.43% de las flores estudiadas están produciendo néctar. Esto quizás se debe a que la producción de néctar es costosa, como ha sido propuesto por algunos autores (Pleasant y Chaplin, 1983; Southwick, 1984; Pyke, 1991). Sería interesante, llevar a cabo estudios más precisos para determinar la variación (inter e intra individual) en la cantidad de néctar producida y evaluar el impacto que esta variable tiene sobre la conducta de los polinizadores y el éxito reproductivo de los individuos.

Nuestras observaciones de los polinizadores, sugieren que esta especie está siendo efectiva para atraer a los polinizadores predichos a partir de sus características morfológicas (i.e., su síndrome de polinización), y se comporta entonces como una especie melitófila. Las observaciones realizadas en otros cuatro sitios indican que, aunque se presentan los mismos polinizadores, las frecuencias de visitas cambian, y en parte esto puede estar determinado por la fenología de plantas de otras especies presentes en cada sitio particular. Por ejemplo, en el sitio Roberto, que posee una alta densidad de agaves (*Agave spp.*) que producen grandes cantidades de néctar y polen y que estaban en floración durante el mes de estudio, la frecuencia de visitas de polinizadores a *E. platyacanthus* fue más baja que en los otros sitios en donde los agaves son más escasos.

De los 774 individuos registrados en total en los seis sitios de estudio, 421 presentaron frutos durante el año de estudio (septiembre de 1997 a septiembre de 1998). Esto representa el 59.69% de todos los individuos. La altura mínima de los individuos reproductivos fue de 21 cm. Al incrementar la altura de los individuos, aumenta la probabilidad de fructificación, así como la cantidad de frutos producidos. Aunque sólo representan el 14.59% de la población total, la contribución de los individuos ramificados es importante pues casi todos ellos fructificaron ya que, en

general, presentan una altura mayor a los 30 cm y tienen varios pseudocefalios. Esto explica porque el 19.69% de los individuos que fructificaron fueron ramificados.

Los sitios con mayor cantidad de frutos fueron los sitios Cecilia y Jardín. Ambos sitios además de tener el mayor número de individuos, presentan también el mayor número de individuos ramificados (Capítulo 6). El sitio Cecilia presenta individuos ramificados de mayor altura y con mayor número de ramas que el sitio Jardín.

La mayor producción de flores se presentó durante los meses de mayo a agosto. Durante todo el año se observan individuos de *E. platyacanthus* con frutos, sin embargo la mayor producción de frutos ocurre de junio a octubre. Los frutos pueden permanecer por varios meses en la planta madre. El tiempo que permanecen los frutos en las plantas es mayor en los sitios Jardín y Cecilia, donde es más bajo el pastoreo. Las cabras parecen ser los principales consumidores en la actualidad de las flores y los frutos de esta planta (Cap.8). En lo que se refiere al número de semillas por fruto existe una gran variación. Esta podría deberse a factores intrínsecos del individuo, como su tamaño o genotipo, o a factores extrínsecos, como la actividad de los polinizadores y las posibilidades de autopolinización o de polinización cruzada y depresión endogámica. Estos factores serán analizados en estudios posteriores. La germinación de las semillas bajo condiciones de laboratorio es alta con una media para todos los sitios de 80.37%.

8. USOS DE *E. platyacanthus* EN LA REGIÓN DEL VALLE DE ZAPOTITLÁN DE LAS SALINAS

8.1. ANTECEDENTES

Echinocactus platyacanthus es conocida como biznaga dulce, ya que su pulpa es aprovechada para la elaboración del acitrón (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991). Del Castillo y Trujillo (1991) señalan que hasta hace poco la lana apical de *E. platyacanthus* era usada como relleno de cojines y para la elaboración de tejidos. Además, esta planta ha sido reportada como un recurso importante para la alimentación animal y como un elemento decorativo (Del Castillo y Trujillo, 1991; Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991).

8.2. METODOLOGÍA

a) Observaciones a lo largo de dos años en los sitios de estudio.

En 1997 se marcaron los individuos presentes en cuadrantes permanentes de observación (Cap. 6). A través de los censos mensuales, llevados a cabo durante dos años (1997-1999) se registró la presencia o ausencia de los individuos inicialmente marcados.

b) Entrevistas informales a los pobladores de la Zona.

Se realizaron entrevistas informales a los pobladores de la Zona: Texcala, Zapotitlán de las Salinas, Santa Ana, San Juan Raya y San Martín, con el fin de conocer el uso que se le da a *E. platyacanthus* en la zona.

8.3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

a) Observaciones en los sitios de estudio.

Durante el tiempo de estudio (1997-1999), se realizaron observaciones de la permanencia de los individuos de *E. platyacanthus* en los sitios seleccionados. Al inicio del estudio se contó con un total de 774 individuos (en los seis sitios) y aunque en 1998 se presentó un incremento en las poblaciones por el reclutamiento de 8 individuos, al

final del estudio (1999), se contó tan sólo con 646 individuos, lo que representa una pérdida del 16.5% (128 individuos) de la cantidad que originalmente conformaban estas poblaciones. Esta pérdida de individuos se debe a muerte o desaparición de organismos. Las desapariciones se deben principalmente a la extracción de ejemplares por parte de colectores. Esto ocurre principalmente a organismos entre 5 a 10 cm de altura, en las zonas cercanas a los caminos. Los organismos más grandes difícilmente son desenterrados y presentan más dificultad para su transportación.

Las causas de mortalidad observada entre los organismos de *E. platyacanthus* en los sitios de estudio, están relacionados con su tamaño. Los organismos menores de 5 cm pueden ser dañados por pisoteo tanto de humanos como del ganado. Los organismos reclutados, generalmente se encuentran entre las oquedades de las rocas o a la sombra de algún vegetal, principalmente de arbustos, como *Castela tortuosa*, *Prosopis leavegiata*, *Acacia bilimeke* o incluso debajo de las pencas de los agaves (*Agave kerchovei* y *Agave marmorata*).

En los sitios donde las rocas están sueltas, las probabilidades de sobrevivencia son muy bajas, sobre todo en los sitios sometidos a una fuerte presión de pastoreo. Los individuos que alcanzan 5 cm o más, tienen buenas probabilidades de sobrevivencia, ya que las espinas que producen son una buena protección contra la depredación y el pisoteo accidental.

Durante nuestro estudio, no observamos depredadores naturales de esta planta. En los sitios con pastoreo intenso, algunos individuos de más de 40 cm de altura fueron dañados intencionalmente con machete por los pastores, ya que de esta manera el tejido interior de la planta queda accesible para ser consumido por las cabras y los burros. Los organismos así dañados, pueden morir a consecuencia de la herida o por infecciones. Sin embargo, algunos empiezan a producir brotes laterales a partir de alguna areola, con lo que se originan ramas que desarrollan su propio pseudocefalio.

Estas ramas permanecen unidas al individuo original. La gran proliferación de individuos ramificados en Zapotitlán, en comparación con otras zonas es muy alto. En tres poblaciones de *E. platyacanthus* de Metztlán, Hgo., el porcentaje de individuos ramificados varía entre 1.95 y 2.6% (C. Jiménez, datos inéditos), mientras que en las

poblaciones de Zapotitlán varía del 4%, en el sitio Maurilio, al 34.78% en el sitio Roberto. Aunque algunos factores ambientales pueden ocasionar daño a los individuos, probablemente el gran porcentaje de individuos ramificados se deba a razones históricas, ya que desde hace mucho tiempo, los pastores de Oaxaca y Puebla practican cortes con machete a los individuos adultos de *E. platyacanthus* (J. Reyes, com. pers.). Los organismos heridos que no llegan a ramificarse pueden sobrevivir hasta por dos años, pero terminan por morir debido al daño constante producido por el ramoneo continuo (C. Jiménez, obs. pers.). En algunos sitios, como el de Agua de Burro, cerca del 6% del número total de individuos están a punto de morir debido a estos daños.

E. platyacanthus presenta un fruto seco, y semillas sin arilo (ver Cap. 7). Esto hace a los frutos y a las semillas poco apetecibles para la mayoría de los frugívoros y granívoros (C. Jiménez, observaciones de campo no publicadas). Esto se confirma con las observaciones de permanencia de los frutos en la planta madre que detallamos en el Capítulo 7 y con algunos experimentos realizados en el campo, con lotes de semillas colocados en cajas de Petri sobre el suelo y sobre la planta, donde después de 4 semanas, estos permanecían intactos (C. Jiménez y R. Cerritos, datos inéditos). Esto tiene también como consecuencia que el flujo génico por semillas en la especie debe de ser muy limitado y posiblemente ayude a generar diferenciación genética.

Según nuestras observaciones, actualmente las cabras consumen gran cantidad de flores y frutos de los individuos de *E. platyacanthus* menores de 80 cm de altura (C. Jiménez, datos no publicados). Algunas semillas pueden pasar intactas a través del tracto digestivo de las cabras y siguen siendo viables, pero aún no se ha determinado el porcentaje de semillas que sobreviven, ni su viabilidad.

El consumo de los frutos de *E. platyacanthus*, es mayor durante la época de secas, cuando disminuye el follaje verde de los arbustos de la región.

b) Entrevistas informales a los pobladores de la zona.

A través de las entrevistas informales realizadas a los pobladores de la zona, pudimos conocer que:

1) El principal uso que se le da a *E. platyacanthus*, es como follaje para el ganado caprino y mular, en las partes bajas, y en las partes altas donde se suelta ganado vacuno, éste también puede consumir la planta. Se aprovecha principalmente la pulpa del tallo, sobre todo en la época de secas. Las flores y los frutos son muy apetecidos por las cabras. Estos, parecen constituir una parte importante de su dieta, sobre todo en la época de secas.

2) Los depredadores naturales de *E. platyacanthus* pudieron haber sido los venados. Estos habitaban en la zona hasta hace unos 40 años y su desaparición se debe tanto a la cacería como al incremento del deterioro ambiental. Es probable que los pobladores se refieran al venado cola blanca (*Odocoileus virginianus oaxacensis*), ya que en los lugares más altos de la sierra que colinda con Oaxaca existen registros de la presencia de esta especie (G. López, com. pers.).

3) Un uso alternativo de esta planta es la extracción de su pulpa para la elaboración del acitrón. Para ello se seleccionan individuos de 40 a 60 cm de altura, se extrae su pulpa y esta se pone a cocer durante 2 días con piloncillo. La elaboración de este dulce es costoso y laborioso; por estas razones, últimamente se está perdiendo la tradición de la elaboración de este dulce en la región. Actualmente aparentemente sólo es preparado por una familia de Zapotitlán, y es vendido en noviembre, durante la feria del pueblo.

4) Las semillas, así como el tejido interno del fruto son extraídas y consumidas directamente en el campo por los pastores. Esta costumbre posiblemente obedece a que el tegumento interno de los frutos tiernos contiene algo de humedad, y a que las semillas son fuente de proteínas, sin embargo el impacto por esta actividad es muy pequeño.

5) Para la mayoría de los pobladores de la región, *E. platyacanthus*, al igual que otras cactáceas de la zona, no tiene valor económico ni estético alguno, por lo que comúnmente son removidas para la instalación de parcelas para el cultivo de frijol y maíz. Cada vez son más los sitios que se abren para la agricultura en la zona, a pesar de su baja productividad. La agricultura en esta zona es de temporal, y debido a la escases de lluvias, las cosechas son con muy bajos rendimientos. De hecho, probablemente la población de *E. platyacanthus* presente en el sitio de Agua de Burro

(Sitio 6), desaparezca el año entrante pues el propietario del terreno ha señalado la necesidad del uso de este sitio con fines agrícolas.

9. PROPUESTAS PRELIMINARES PARA EL MANEJO Y CONSERVACION DE *E. platyacanthus* EN LA REGION DEL VALLE DE ZAPOTITLÁN DE LAS SALINAS.

De acuerdo con la información aquí presentada, *E. platyacanthus*, aunque es una especie con una distribución amplia en el valle, sus poblaciones no son muy densas, y en la mayoría de los casos presentan una tasa de crecimiento (λ) ligeramente inferior a uno.

De continuar esta tendencia, aunada al problema de sobrepastoreo y de pérdida de los hábitats naturales, con el transcurso del tiempo las poblaciones de esta especie estarán en peligro de extinción. Por lo cual se proponen algunas medidas prácticas:

1) La creación de un programa de educación ambiental. Un programa de este tipo permitiría a los pobladores de la zona (niños y adultos) valorar sus recursos naturales.

Para ello es necesario planear un programa que permita entre otros objetivos:

- a. Ayudar a los pobladores a apreciar las características especiales de su ambiente.
- b. Reconocer la diversidad de plantas y animales presentes en su entorno.
- c. Valorar las características adaptativas de estos organismos con su ambiente.
- d. Favorecer la propagación del conocimiento del uso tradicional de los recursos, de las generaciones adultas a las jóvenes, ya que este valioso conocimiento se está perdiendo.
- e. Desarrollar una conciencia de la importancia estética que las cactáceas juegan en otras partes del mundo y su potencial uso económico.
- f. Planear estrategias de conservación y uso sustentable de la diversidad de recursos presente en la zona.

Este programa de Educación ambiental, debe ser un proceso permanente, y de autorganización, que genere ideas propias sobre el uso sustentable de los recursos (Gardner, 1986; Gómez Pompa, 1985; Carabias, 1990; Willison, 1995).

2) Fomentar el cultivo en invernadero o parcelas familiares de cactáceas (columnares, toneliformes y globososas) y otras suculentas típicas de la zona (*Agave spp.*, *Yucca spp.*, *Furcraea spp.* y la pata de elefante (*Beucarnea spp.*), con fines comerciales. El mercado potencial para este tipo de ornamentales es enorme (Franco, 1997; Reyes, 1997), especialmente si se lograra competir a escala internacional (Pimienta, 1997; Sánchez Martínez *et al.* 1995).

Para el caso de *E. platyacanthus*, los frutos fácilmente pueden obtenerse del campo. Las semillas pueden conservarse varios años, sin pérdida de viabilidad, además de que su tasa de germinación es alta. (C. Jiménez, observación personal). La etapa más crítica es la sobrevivencia después de los dos meses de emergida la plántula, donde la falta de humedad y alta insolación pueden causar una alta mortalidad. El cultivo de esta planta, al igual que de otras cactáceas de la zona, podría ser económicamente rentable para la población humana, y ofrecería una alternativa para evitar abrir tierras al cultivo, lo cual ocasiona pérdida de hábitats naturales y de especies típicas de la zona.

3) Algunas zonas deben aislarse, para evitar que sean alteradas tanto por el hombre como por el ganado caprino. Estas zonas constituirían un banco de germoplasma. Sería suficiente establecer exclusiones con alambre de púas. Esto permitiría el crecimiento de arbustos, que propician las condiciones microclimáticas más adecuadas para asegurar la sobrevivencia de las plántulas. Quizás los más adecuados ser de nuestros sitios serían el sitio Jardín y el Sitio Cecilia, ya que en éstos las poblaciones de *E. platyacanthus* están bien representadas, son los sitios con alta producción de frutos, y semillas y sus suelos no han sido alterados. Además son los sitios más alejados de las poblaciones humanas.

El peligro más grande para la conservación de la especie en esta zona lo representa el ganado caprino, ya que en los lugares estudiados es causante de pérdida de vegetación arbustiva y herbácea, alteración del microclima del suelo, compactación

de éste y finalmente al dejar el suelo desnudo de su cubierta vegetal, dan entrada a los difícilmente controlables problemas de erosión, debido a las pendientes del paisaje, unidas a la fragilidad de sus suelos.

Consideramos que a partir de la información aquí presentada, junto con la ya acumulada gracia a la gran cantidad de estudios desarrollados en la zona (ver Cap. 5) es necesaria la creación de un programa integral dentro del Valle de Zapotitlán que permita el uso sustentable no sólo de *E. platyacanthus*, sino de otras especies de cactáceas que pueden estar en situación similar a la especie aquí estudiada. Sería conveniente que las sugerencias aquí presentadas fuesen incluidas en la discusión del plan de manejo de la Reserva de la Biosfera de Tehuacán - Cuicatlán, que actualmente se está elaborando.

10. CONCLUSIONES GENERALES

- 1) En el Valle de Tehuacán, *E. platyacanthus* habita en laderas de pendientes moderadas a abruptas entre los 1,500 y 1,900 msnm, siendo en términos generales más abundante en las laderas orientadas hacia el Norte. Se presenta en suelos de origen calcáreo, con un pH básico, variable cantidad de nitrógeno, y alto contenido de calcio y potasio. En esto coinciden nuestros resultados con las características edafológicas reportadas para las poblaciones de San Luis Potosí (Trujillo,1984) e Hidalgo (Sánchez-Mejorada, 1978). Esto refuerza la idea de Trujillo (1984) de que las características del sustrato y del clima son importantes para determinar la distribución de la especie.
- 2) En el Valle de Zapotilán, *E. platyacanthus* está asociada con diferentes tipos de vegetación que reflejan las condiciones más cálidas y secas del Valle: cardonales, tetecheras y matorrales espinosos, principalmente. El grado de similitud entre las comunidades donde se presenta esta especie fluctúa entre mediano y bajo, lo que demuestra una alta tasa de recambio de especies.
- 3) Dentro de estas comunidades *E. platyacanthus* muestra bajos valores de importancia que se derivan de su baja densidad (<10.3 individuos/100m²), escasa cobertura y baja frecuencia. Su rango en la jerarquía de valores de importancia dentro de la comunidad oscila entre lugares intermedios (del 4º al 11º lugar), pero es uno de los elementos con importancia fisonómica, debido sobre todo a que su desarrollo toneliforme lo hace ser uno de los elementos más conspicuos del estrato medio.
- 4) La distribución discontinua de *E. platyacanthus* en el Valle de Zapotitlán, puede deberse a la influencia de múltiples factores, que incluyen aspectos de tipo histórico; ecológico (dispersión de semillas, competencia o depredación); microclimático y antropológico. Todos estos factores actúan simultáneamente, por lo que es difícil separarlos.

- 5) Muchos de los sitios donde se encuentra esta especie están alterados. Esta alteración se debe principalmente al forrajeo del ganado caprino, así como a la práctica de la agricultura y a la extracción de recursos vegetales. La perturbación es mayor a medida que nos aproximamos a los asentamientos humanos. Estas perturbaciones en las comunidades ocasionan la reducción del número de estratos de la comunidad y de la cobertura vegetal, además de que producen cambios en la diversidad de especies. Estas alteraciones repercuten en las condiciones microclimáticas del suelo así como en las probabilidades de establecimiento de nuevos individuos.
- 6) La mayoría de los organismos de *E. platyacanthus* presentan el típico crecimiento monopódico, pero cerca del 14.4% de los individuos presentan ramificaciones. El proceso de ramificación puede presentarse como una respuesta fisiológica a un daño físico. Para el caso de las poblaciones estudiadas, es probable que este daño sea de origen antropogénico.
- 7) La distribución intrapoblacional en los sitios estudiados es agregada. Este patrón de agrupamiento puede deberse a efectos de microhábitat o nodrizaje que favorecen el establecimiento de los organismos en ciertas zonas.
- 8) Las variables morfométricas estudiadas en los organismos monopódicos (altura, diámetro, costillas y areolas) muestran una alta correlación entre ellas.
- 9) La estructura de alturas en las diferentes poblaciones estudiadas presenta variaciones por sitio. En algunos sitios llama la atención la baja frecuencia en el primer intervalo de tamaño (0-15 cm de altura). Esto indica un bajo reclutamiento en los últimos años.
- 10) Las tasas finitas de crecimiento poblacional (λ) promedio (tomando en cuenta los dos años de estudio), oscilan entre 1.0011 y 0.9387. Durante el tiempo de estudio, sólo dos poblaciones presentaron crecimiento ($\lambda > 1$) o permanencia ($\lambda = 1$), mientras

que las 4 restantes disminuyeron ($\lambda < 1$). Resulta obvio que de continuar esta tendencia, las poblaciones irán disminuyendo gradualmente en el tiempo, y de no invertirse esta tendencia eventualmente desaparecerán.

- 11) El estudio de nueve variables morfométricas de las flores (diámetro de la base del perianto (pericarpelo), diámetro del perianto, longitud de los segmentos externos del perianto, número de estambres, longitud de los estambres más externos, diámetro transversal de la cámara ovárica, longitud del estilo, número de lóbulos del estigma y número de óvulos) mostró que siete de las nueve variables presentan diferencias significativas entre los distintos sitios. Aunque desconocemos su repercusión sobre la adecuación de los individuos, las diferencias observadas entre los distintos sitios en cuanto a la distancia entre anteras y estigmas podría ser relevante por su relación con las probabilidades de entrecruzamiento y con la adecuación de los individuos.
- 12) Las flores de *E. platyacanthus* son diurnas, con una vida media de 2 días y máxima de 3. Abren alrededor de las 10:00 y cerrando a las 19:00 horas, siguiendo la marcha de la luz y la temperatura. La morfología y el comportamiento floral son típicos de una especie melitófila. Los principales polinizadores de la planta son los himenópteros de las familias Megachillidae, Andrenidae, Anophoridae y Halictidae.
- 13) De los 774 individuos registrados en los seis sitios, 461 (59%) fructificaron durante el periodo comprendido entre septiembre de 1997 y septiembre de 1998. La altura mínima de los individuos reproductivos fue de 21 cm. Al incrementarse la altura de los individuos, aumenta también la probabilidad de fructificación, así como la cantidad de frutos producidos.
- 14) *E. platyacanthus* posee un fruto seco y sus semillas carecen de arilo. Esto los hace poco apetecibles para los frugívoros y granívoros potenciales. Las cabras son actualmente los principales consumidores y dispersores de esta especie.

- 15) La contribución a la reproducción (producción de frutos) de los individuos ramificados es importante, ya que casi todos éstos tienen una altura mayor de 20 centímetros y poseen varios meristemas apicales, alrededor de los cuales se producen las flores.
- 16) Los sitios con mayor cantidad de frutos fueron los que además de contener el mayor número de individuos presentaban también el mayor número de individuos ramificados (sitios Cecilia y Jardín). Los frutos maduran a las seis semanas y pueden permanecer en la planta madre por varios meses sin ser removidos. Sin embargo, la permanencia de los frutos es mayor en los sitios Jardín y Cecilia, en donde el pastoreo por cabras es menor.
- 17) Existe una gran variación en el número de semillas por fruto. Algunos frutos no presentan semillas, y entre los que tiene semillas, el número de éstas varía entre 1 y 600. Esta variación puede estar relacionada con factores intrínsecos, como el tamaño de los individuos, o con factores extrínsecos, como la actividad de los polinizadores y las posibilidades de autopolinización o de polinización cruzada.
- 18) A través de las observaciones en el campo a lo largo de dos años (1997-1999), se perdió el 16.5% de los individuos, ya sea por muerte o por desaparición. Las desapariciones (organismos entre 5 a 10 cm de altura) se deben a la extracción de ejemplares por parte de colectores. Las causas de mortalidad están relacionados con su tamaño. Los organismos menores de 5 cm, pueden ser dañados por pisoteo. Algunos individuos de más de 40 cm de altura son dañados intencionalmente con machete por los pastores, dejando el tejido interior de la planta accesible para ser consumido por el ganado. Algunas plantas sobreviven produciendo ramas, pero otras terminan por morir.
- 19) La información recabada en las entrevistas informales con los pobladores de la zona nos indica que: 1) el principal uso que se le da a esta especie de biznaga es como forraje para cabras y asnos, los cuales consumen sus tallos, flores y frutos; 2) la pulpa de la planta es la base para la elaboración del dulce tradicional denominado

acitrón; sin embargo, este uso se está perdiendo debido a lo costoso y laborioso de su procedimiento; 3) las semillas y el tegumento interno del fruto son consumidos directamente en el campo por los pastores y 4) algunos habitantes del área consideran que ésta planta, al igual que muchas otras cactáceas de la zona, no tiene ningún valor, por lo que comúnmente son eliminadas para instalar en su sitio parcelas agrícolas. También se reporta su uso ornamental, así como el empleo del tejido lanoso que produce la planta como relleno para cojines y para la elaboración de tejidos.

20) La situación actual de las poblaciones de *E. platyacanthus*, hace necesaria la creación de un plan de manejo que, integrado al “Plan general de manejo de la reserva de Tehuacán -Cuicatlán” permita el aprovechamiento sustentable de los recursos presentes en la zona. Algunas medidas prácticas que podrían promover el uso racional y la preservación de éste recurso son: a) Instrumentar un programa de educación ambiental permanente, que permita a los pobladores de la zona (niños y adultos) valorar sus recursos naturales; b) Fomentar el cultivo comercial de cactáceas y suculentas típicas de la zona en invernaderos o parcelas familiares; c) Instalar zonas de exclusión al pastoreo en algunos sitios con baja perturbación y con alta densidad de *E. platyacanthus*, así como de otras cactáceas endémicas, que constituirían un banco de germoplasma de la vegetación típica de esta zona.

11. LITERATURA CITADA

- Allard, R. W., S. K. Jam y P.L. Workman. 1968. The genetics of inbreeding populations. *Adv. Genet.* 14, 55-131.
- Arias, M., S. S.G. López. 1997. Flora del Valle de Tehuacán. Fascículo 14: Cactaceae. Inst. Biología. UNAM. México. 146 p.
- Arreola N., H. J. 1997. Formas de vida y características morfológicas. pp. 27- 35. En: C. Valles S. (Comp.). *Suculentas mexicanas: Cactáceas*. CONABIO. México.
- Bates, R.G. 1959. *Electrometric pH determinations*. J. Willey & Sons. New York.
- Begon, M., J. I. Harper y C. R. Townsend. 1986. *Ecology: Individuals populations and communities*. Blackwel. England. 875pp
- Beutelspacher, C. R. 1971. Polinization en *Opuntia tomentosa* Salm-Dyck y *O. robusta* Wendland en el Pedregal de San Angel. *Cact. Suculentas Mex.* 16:84-86.
- Boose, D. L. 1997. Sources of variation in floral nectar producton rate in *Epilobium canum* (Onagraceae): implications for natural selection. *Oecología.* 110: 493-500.
- Bouyoucos, G.L. 1963. Directions for making mechanical analysis of soil by hidrometer method. *Soil Sci.* 42:25-30.
- Bravo-Hollis y H. Sánchez-Mejorada. 1991. Las cactáceas de México. Vól. II., UNAM., Méx. pp. 105-112.
- Bravo-Hollis, H. y H. Sánchez -Mejorada. 1978. Las cactáceas de México. Vol. I. UNAM. México. 743 pp.
- Breckenridge, F. G. y J.M. Miller .1982. Pollination biology, distribution, and chemotaxonomy of the *Echinocereus enneacanthus* complex (Cactaceae). *Syst. Bot.* 7: 365-378
- Browsers, J. E. 1998. Reproductive potential and minimum reproductive size of *Ferocactus wislizeni* (Cactaceae). *Desert Plants* 14(1): 3-7.
- Cadaval N., A. 1999. Estudio evolutivo de los azúcre del nectar de *Agave lechugilla* en el desierto de Chihuahua. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM México, D. F. 61pp.
- Carabias, J. 1990. Hacia un manejo integrado. *Ciencias.* Número Especial 4. pp. 75-81.
- Caswell, H. 1989. *Matrix Population Models: Construction, analysis and interpretation*. Sinauer.
- CITES. 1990. Apendice I, II, y III to the Convection on International Diversity Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora. U. S. Fish and Wildlife Service. U.S. Department of the Interior. Washington, D.C. 25 pp.
- CITES. 1992. Cactaceae checklist. (Ed: D.Hunt). Royal Botanic Gardens, Kew Surrey . ISBN 0 947643427. 190 pp.

- Cochran, M.E. y S. Ellner. 1992. Simple methods for calculating age-based life history parameters for stage-structured populations. *Ecological Monographs* 62: 345-364.
- Cox, G.W. 1981. *Laboratory manual of general ecology*. E.C. Brown Co. Dubuque. U.S.A. 237pp.
- Crosby, 1960. The use of electronic commutation in the study of random fluctuation in rapidly evolving populations. *Philosophical transactions of the Royal Society*. B 242: 551- 573.
- Cruz-Cisneros R. y J. Rzedowski. 1980. Vegetación de la Cuenca del Río Tepelmeme. Alta Mixteca, Estado de Oaxaca (México). *Anales Esc. Nal. Ci. Biol.* 22:19-84.
- Dafni, A. 1992. *Pollination Ecology. A Practical Approach*. The Practical Approach Series. Oxford University Press. New York. 201pp.
- Dávila, P. 1983. Flora genérica del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Tesis. Maestro en Ciencias. Fac. Ciencias. UNAM. México. 694p.
- Dávila, P., R. Medina L., A. Ramírez R., A. Salinas T. y P. Tenorio L..1995. Análisis de la flora del valle de Tehuacán-Cuicatlán: endemismo y diversidad. pp. 33-41. En: E. Linares, P. Dávila, F. Chiang, R. Bye, T. Elías, (Comp.). *Conservación de plantas en peligro de extinción: diferentes enfoques*. UNAM. México.
- Dávila, P., J. L. Villaseñor, R. Medina, A. Ramírez, A. Salinas, J. Sánchez-Ken y P. Tenorio. 1993. Listados florísticos de México. X. Flora del valle de Tehuacán-Cuicatlán. Instituto de Biología, UNAM. 194pp.
- De Viana, M. 1988. Agents of dispersal -predation of Cardon seeds (*Trichocereus pasacana*). International Workshop on the evolution, ecology and conseration of columnar cacti and their mutualist. Tehuacán, México.
- Deevey, E. S., Jr. 1947. Life tables for natural populations of animals. *Quart. Rev. Entomol.* 22: 283-314
- Del Castillo, R.F. 1996. Ensayo sobre el fenómeno calcícola-calcífuga en cactáceas mexicanas. *Cact. Suc. Mex., Soc. Mex. Cact.*, 41 (1): 3-11.
- Del Castillo, R.F. y Trujillo, S. 1991. Etnobotany of *Ferocactus histrix* and *Echinocactus platyacanthus*. *Economic Botany* 45(4): 495-502.
- Del Castillo, R.F. y Trujillo, S. 1997. Sobre la naturaleza calcífuga y calcícola en cactáceas II; Comparaciones de germinación y establecimientos en *Echinocactus platyacanthus* y *Ferocactus histrix*. *Cac. Suc. Mex., Soc. Cact. Mex.* 42 (3): 51-55.
- Demant, A. 1978. Características del Eje Neovolcánico Transmexicano y sus problemas de interpretación. *Rev. Int. Geología*. UNAM. Vol II, Núm. 2. México.
- Demant, A. y C. Robin. 1975. Las fases del vulcanismo en México: una síntesis en relación con la evolución geodinámica desde el Cretácico. *Rev. Inst. Geología*. UNAM. 75(1):70-83pp

- Demant, A., R. Mauvois y L. Silva. 1976. El eje Neovolcánico transmexicano. Excursión No. 4. 3º Congreso Latinoamericano de Geología. México.
- Diario Oficial de la Federación. 16 de mayo de 1994. SEMARNAP. NOM-0590-ECOL.1994. Organo del Gobierno Constitucional de los Estados Unidos Mexicanos.
- Diario Oficial de la Federación. 18 de septiembre de 1998. SEMARNAP. Decreto por el cual se declara el valle de Tehuacán como área Natural Protegida con carácter de Reserva de la Biósfera. Organo del Gobierno Constitucional de los Estados Unidos Mexicanos.
- Diario Oficial de la Federación. 28 mayo de 1997. SEMARNAP. Decreto por el cual se declara el valle de Cuicatlán como área sujeta a conservación ecológica con carácter de Reserva de la Biósfera. Organo del Gobierno Constitucional de los Estados Unidos Mexicanos.
- Dominguez, C., G. Avila- Sakari, S. Vázquez-Santana y J. Mértquez. 1997. Morphobased male in the tropical distylous *Eriothroxilum havanense* (Erythroxylaceae). Am. Journal of Botany. Pp. 626-632.
- Dowrick, . 1956. Heterostyly and homostyly in *Primula obconica*. Heredity 10, 219-236.
- Eguarte, L. y A. Búrquez. 1987. Reproductive ecology of *Manfreda brachystachya*, an iteroparous species of Agavaceae. Southwestern Naturalist 32: 169-178.
- Eguiarte, L. 1983. Biología floral de *Manfreda brachystachya* (Cav). Rose en el Pedregal de San Angel, D.F: Tesis Licenciatura. Fac. Ciencias. UNAM. México.
- Eguiarte, L. y A. Búrquez. 1988. Reducción en la fecundidad en *Manfreda brachystachya* (Cav.) Rose, una agavácea polinizada por murciélagos: los riesgos de la especialización en la polinización. Boletín de la Soc. Bot. Méx. 48: 147-149.
- Escobar, S., V. y F. M. Huerta M. 1999. Relaciones Ecológicas de *Ferocactus histrix* (DC:) Lindsay en los llanos de Ojuelos, Jalisco- Zacatecas. Cactaceas y Suculentas mexicanas. Tomo XLIV.. no. 2. Soc. Mex. de Cactología. 40- 58pp.
- Fleming, T. H., S. Maurice, S. Buchmann y M. D. Tuttle. 1994. Reproductive biology and relative male and female fitness in trioecius cactus, *Pachocereus pringlei* (Cactaceae). American Journal of Botany 81: 858-867.
- Franco, A. C., y P.S. Nobel. 1989. Effect of nurse plants on microhabitat and growth of cacti. Journal of Ecology 77: 870-886.
- Ganders, F. R. 1976. Self- incompatibility in the Cactaceae. Cactus Succulent J. 38: 39-40.
- Gardner, B. Jr. 1986. Preserving endangered species and other biological resources. The Science of total Environment, 56: 89-97.
- Gibson, A. C. y K. E. Horack. 1978. Systematic anatomy and phylogeny of mexican columnar cacti. Ann. Missouri Bot. Gard. 65:999-1057.

- Gibson, A. C. y P.S. Nobel. 1986. *The Cactus Primer*. Harvard Univ. Press. London. 286 pp.
- Golubov, J., L. E. Eguiarte, M.C. Mandujano, J. López-Portillo, y C. Montaña. 1999. Why be a honeyless honey mesquite? Reproduction and mating system of nectarful and nectarless individuals. *American Journal of Botany* 86(7): 995-963.
- Gómez Pompa, A. 1985. Los recursos bióticos de México: reflexiones. De. Alhambra, Méx. 122pp.
- Grant, V. y K. A. Grant, 1979a. Pollination of *Echinocereus fasciculatus* y *Ferocactus wislizenii*; *Plant Syst. Evol.* 132: 85-90.
- Grant, V. y K. A. Grant, 1979b. Pollination of *Opuntia lindheimeri* and related species. *Plant Syst. Evol.* 132: 313-320.
- Grant, V. y K. A. Grant, 1979c. Pollination of *Opuntia basilaris* and *O. littoralis*. *Plant Syst. Evol.* 132: 321-325.
- Hartl, D. L. y A.G. Clark. 1989. *Principles of Population Genetics*. Sinauer ass., Inc. Massachusetts. 681pp.
- Hernández, H. N. y H. Godínez A. 1994. Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. *Acta Botánica Mexicana* 26:33-52.
- Hodges, S.A., 1995. The influence of nectar production on hawkmoth behavior, self pollination, and seed production in *Mirabilis multiflora* (Nyctaginaceae). *American Journal of Botany* 82(2): 197-204.
- IUCN. Listado de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza y los Recursos Naturales
- IUCN. 1990. *Centers of Plant Diversity. An introduction to the Project with guidelines for collaborators*. Parchment (Oxford) Ltd., Kew, England. 31pp.
- Jain, S. K. 1976. The evolution of inbreeding in plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 7, 469-495.
- Jaramillo, V. y F. González Medrano. 1983. Análisis de la vegetación arbórea de la provincia florística de Tehuacán-Cuicatlán. *Bol. Soc. Bot. México* 45:49-64.
- Johnson, R. A. 1992. Pollination and reproductive ecology of Acuña cactus, *Echinomastus erectocentrus* var. *acunenesis* (Cactaceae). In. *J. Plant Sci.* 153(3): 400-408. 400-408pp.
- Jordan, P.W., y P.S. Nobel. 1979. Infrequent establishment of seedling of Agave dessert (Agavaceae) in the North Western Sonora Dessert. *Am. Jour. of Botany* 66: 1079-1084.
- Krebs, C. 1978. *Ecology: The experimental analysis for distribution and abundance*. Harper and Row Pub. New York. U.S.A.
- Krebs, C.J. 1989. *Ecological Metodology*. Harper & Row. New York. 654pp.
- Kroon, H, A.Plaisier, J.Groenendael y H. Caswell. 1986. Elasticity: The relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology* 67(5): 1427-1431

- Lambert, S. 1985. Variable self-compatibility in *Neolloydia intertexta* (Cactaceae). *Plant. Syst. Evol.* 148:287-289.
- Larson G., J. 1992. Estudio demográfico de *Echeveria fibbiflora* DC. (Crasulaceae) en el pedregal de San Angel. Tesis de Licenciatura. Fac. Ciencias. U.N.A.M. 119pp.
- Ledezma M., A. R. 1979. Tipos de vegetación y algunas características ecológicas en que se desarrolla en los municipios de Caltepec y Zapotitlán de las Salinas, Puebla, México. Tesis. Universidad Autónoma de Nuevo León, Méx
- Leslie, P.H. 1945. On the uses of matrices in certain population mathematics. *Biometrika* 33 (III): 183-212.
- Leuck, E. E. y J. M. Miller .1982. Pollination biology and chemotaxonomy of the *Echinocereus viridiflorus* complex (Cactaceae). *Am. J. Bot.* 67: 24-48.
- Lewontin, R. C. 1985. Population genetics. *Ann. Re. Genet.* 19: 81-102.
- López, R.E. 1981. Geología de México. Tomo III. México. 446p.
- Mandujano S., M. C. 1995. Establecimiento por semilla y propagación vegetativa de *Opuntia rastrera* en dos ambientes contrastantes en la reserva de la Biósfera de Mapimí, Durango. Tesis de Doctorado (Ecología) Centro de Ecología. UNAM. 82pp
- Mandujano, M.C. C. Montaña y L. E. Eguiarte. 1996. Reproductive ecology and inbreeding depression in *Opuntia rastrera* (Cactaceae) in the Chihuahuan Desert: Why are sexually derived recruitmens so rare? *Ammerican Journal of Botany.* 83(1)
- Maurawski, D. A., T. H. Fleming, K. Ritland and J.L. Hamrick. 1993. Mating system of *Pachycereus pringlei*: an autotetraploid cactus. *Heredity* 72: 86-94.
- Mc Farland, J.D., P.G. Kevan y M.A. Lane. 1989. Polination biology of *Opuntia imbricata* (Cactaceae) in southern colorado. *Can. J. Bot.* 67: 24-28.
- Meyrán J.G. 1980. Guía botánica de cactáceas y otras suculentas del Valle de Tehuacán, Soc. Mexicana de Cactología, A.C.- CONACyT. México.51 p.
- Mitchell, R. J. 1993. Adaptative significance of *Ipomopsis aggregata* nectar production: observation and experiment in the field. *Evolution*, 47 (1): 25-35.
- Mittermeier, R. A.. 1988 Primate diversity and the tropical forest. Case studies from Brazil and Madagascar and the importance of the megadiversity countries. pp. 145-154. In: E.O. Wilson (Ed.). *Biodiversity*. National Academy Press. Washington, DC.
- Nobel, P.S. 1980. Morphology, nurrs plants and minimum apical temperatures for young *Carnegia gigantea*. *Botanical Gazette* 141: 188-191.

- Nolasco, H., F. Vega-Villasante, H. L. Romero-Shmidt y A. Díaz Rondero. 1996. The effects of salinity, acidity, light and temperature on the germination of seeds of cardon (*Pachycereus pringlei* (S.Wats) Britton & Rose, Cactaceae). *Journal of Arid Environments* 33:87-94.
- Osborn, M.M., P.G. Kevan, y L.A. Lane. 1988. Polination biology of *Opuntia polycantha* and *O. phaecantha* (Cactaceae) in southern Colorado. *Plant Syst. Evol.* 159: 5-94.
- Perkin Elmer Co. 1976. Analytical methods for atomic absorption spectrophotometry. Perkin Elmer. Norwalk, Connecticut.
- Pianka R., E. 1988. *Evolutionary Ecology*. Harper & Row. New York. 468 pp.
- Pike, G.H. 1991. What does it cost a plant to produce floral nectar? *Nature* 350: 58-59.
- Pimienta, E. 1997. El nopal en México y el mundo. pp. 87-95. En: C. Valles S. (Comp.). *Suculentas mexicanas. Cactáceas*. CONABIO. México.
- Piñero, D., M. Martínez-Ramos y J. Sarukhán. 1984. A population model of *Astrocaryum mexicanum* and a sensitivity analysis of its finite rate of increase. *Journal of Ecology* 72: 977-991.
- Pizzeti, 1988. *Guía de Cactáceas*. Grijalbo. Barcelona. 374pp.
- Pleasants, J. M. y J.S. Chaplin. 1983. Nectar production rate of *Asclepias quadrifolia*: causes and consequences of individual variation. *Oecologia* 59: 232-238
- Pyke, G.H. 1991. How much does floral nectar cost? *Nature* 350: 58-59.
- Rabenda, I. 1990. Braking dormancy in cactus seed. *Cactus & Succ. J. (U.S.)* 62: 86-94.
- Ramamoorthy T.P., R. Bye, A. Lot y J. Fa (Eds). 1993. *Biological diversity of Mexico: origins and distribution*. Oxford Univ Press, New York.
- Rathke, B.J. 1992. Nectar distibutions, pollinator behavior, and plant reproductive success. pp. 113-138. In: Hunter M.D. Ohgushi T. Price P.W. (eds) *Effects of resource distribution on animal-plant interactions*. Academic Press, N.Y.
- Real, L. 1983. *Pollination Biology*. Academic Press, Inc. Orlando. 283pp.
- Real, L. y B. J. Rathcke. 1991. Individual variation in nectar production and its effect on fitness in *Kalmia latifolia*. *Ecology* 72: 149-155.
- Reyes S, J. 1997. Cultivo y propagación como plantas de ornato. pp. 69-77. En: C.Valles S. (Comp.). *Suculentas Mexicanas: Cactáceas*. CONABIO. México, D.F.
- Richards, A.J. 1986. *Plant Breeding Systems*. G.Allen & UNWIN, Boston. 510pp
- Rojas A. M. 1995. *Estudios sobre la germinación de cactáceas del Valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla*. Tesis de Maestría en ciencias (Biología) Fac. Ciencias. UNAM. 125 pp.

- Ross, R. 1981. Chromosomes counts, cytology, and reproduction in the Cactaceae. *AM. J. Bot.* 68: 463-470.
- Rutman, S. 1992. Handbook of federally endangered, Threatened, and candidate plants of Arizona. U.S. Fish and Wildlife Service, Phoenix, 57pp.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa. México. 432p.
- Rzedowski, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botánica Mexicana* 14:3-21.
- 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 Mejorada, H.1978. Manual de Campo de las Cactáceas y suculentas de la Barranca de Metztitlán. Soc. Mex. de Cactología. A.C. y CONACyT. Publicación de Difusión Cultural Num.2.
- Sánchez-Martínez, G. Galindo y J. Hernández. 1995. Propagación de cactáceas del Estado de Querétaro, México: Estrategia para su conservación. pp. 107-117. En: E. Linares, P. Dávila, F. Chiang, R. Bye y T. Elias.(Comp.). Conservación de plantas en peligro de extinción: diferentes enfoques. UNAM, México.
- Sarukhán, J. y M. Gadgil. 1974. studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L y *R. acris* L.. III. A mathematical model incorporating multiple modes of reproduction. *J. Ecol.* 62: 921-936.
- Sociedad Botánica de México. 1995. Guía de Excursiones Botánicas. XIII Congreso Mexicano de Botánica. 1995. 40 p.
- Sosa, V. Jr. 1998. Seed dispersal and recruitment of columnar cacti in the Sonoran Desert of Mexico. International Workshop on the evolution, ecology and conservation of columnar cacti and their mutualist. Tehuacan, México.
- Southwick, E. E. 1984. Photosynthate allocation to floral nectar: a neglected energy investment. *Ecology* 65: 1775-1779.
- Spears, E.E: Jr. 1987. Island and mainland polination ecology of *Centrosema virginianum* and *Opuntia stricta*. *J. Ecol.* 75: 351-362.
- Stearns, S. 1992. The evolution of life histories. Oxford University Press. Oxford. 249pp.
- Stebins, G.L. 1974. Flowering plants: Evolution above the species level. Belknap Press. Cambridge, Massachusetts.
- Stebins, G.L. 1970. Adaptive radiation in angiosperms. 1. Pollination mechanisms. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1: 307-326.

- Steenbergh, W. F. y C. H. Lowe, 1977. Ecology of the saguaro II. Reproduction, germination, establishment, growth, and survival of the young plant. National Park services Scientific Monographs 8. 242pp.
- Technicon Industrial Systems.1997. Technicon Industrial Method No. 329-74 W/B. individual/simultaneous determinations of nitrogen and/or phosphorus in BD acid digest. technicon Industrial System. Tarrytown, N.Y.
- Toledo, V. M. 1988. La diversidad Biológica de México. Ciencia y Desarrollo. núm. 81, año XIV: 17-30pp.
- Toledo, V. M. y M. J. Ordóñez. 1998. El panorama de la biodiversidad de México: una revisión de los hábitats terrestres. pp. 739-757. En: Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (Comp.). Diversidad Biológica de México: Orígenes y distribución. Instituto de Biología. UNAM. México.
- Trujillo A., S. 1984. Distribución geográfica y ecológica de *Echinocactus platyacanthus* un ejemplo de distribución disyunta. Cact. Suc. Mex. Soc. Cact. Mex. Núm.4: 75-81.
- Trujillo, A., S. 1982. Estudios sobre algunos aspectos ecológicos de *Echinocactus platyacanthus* (S.L.P.). Tesis de Licenciatura. ENEP-I. UNAM. México.
- Valiente-Banuet, A. y E. Ezcurra. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* en the Tehuacán Vally, Mexico. Journal of Ecology 79: 961-971.
- Valiente-Banuet, A. y M. C. Arizmendi. 1997. Interacción entre cactáceas y animales: polinización, dispersión de semillas y nuevos individuos. pp. 61-67. En: C. Valles S. (Comp.). Suculentas mexicanas: Cactáceas. CONABIO. México. D.F.
- Valiente-Banuet, A., A. Bolongaro-Crevenna, O. Briones, E. Ezcurra, M. Rosas, H.Núñez, G. Bernard y E. Vázquez. 1990. Spatial relationships between cacti and nurse shrubs in a semi-arid environment in central Mexico. Journal of vegetation Science. 1.
- Valiente-Banuet, A., F. Vite y A. Zavala-Hurtado. 1990. Interaction between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse shrub *Mimosa luisana*. J.Veg. Sci.1.
- Vandemeer, J. 1980. Saguaro and nurse trees: A new hypothesis to account for population fluctuations. Southwest. Nat. 25:357-360.
- Villaseñor, J.L., P. Dávila y F. Chiang. 1990. Fitogeografía del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Bol. Soc. Bot. México. 50: 135-149.
- Walkley, A. 1946. A critical examination of rapid method for determining organic carbon in soils-effect of variations in digestion conditions and inorganic soil constituents. Soil. Sci. 63: 251-263
- Walter, H. E. y E. Stadelmann.1974. A new approach to water relations in desert plants. G.W. Brown (Ed.): Desert Biology. Academic Press, New York.

- Wilson M.V. y A. Shmida. 1984. Measuring beta diversity with presence-absence data. *Journal of Ecology* 72:1055-1064.
- Williams, P. M. e I. Arias. 1978. Physio-ecological studies of plant species from the arid and semiarid regions of Venezuela. I. The role of endogenous inhibitors in the germination of the seeds of *Cereus griseus* (Haw.) Br. & R. (Cactaceae). *Acta Cient. Venez.* 29: 93-97.
- Willison, J. 1995. La educación ambiental en los jardines botánicos en la raíz misma de la conservación. pp. 153-160. En: E. Linares, P. Dávila, F. Chiang, R. Bye y T. Elías.(Comp.). *Conservación de plantas en peligro de extinción: diferentes enfoques*. UNAM, Mex.
- Wyatt, R. 1983. Pollination and breeding systems. pp. 51-95. In: L. Real (Ed.). *Pollination biology*. Academic Press, Inc. Orlando.
- Zavala, A. 1980. Estudios ecológicos en el valle semiárido de Zapotitlán de las salinas, Puebla. Clasificación de la vegetación. Tesis de Lic. UNAM, Fac. Ciencias. México.158 pp.
- Zavala, A. 1982. Estudios ecológicos en el Valle de Zapotitlán, Puebla. I. Clasificación numérica de la vegetación basada en atributos binarios de presencia de especies. *Biótica* 7: 99-120.
- Zimmerman, M. 1983. Plant production, flowering phenology and strategies for pollination, pp. 157-178. In: J. Lovett-Doust y L. Lovett-Doust (eds.). *Plant Reproductive Ecology: Patterns and Strategies*. Oxford University Press, Oxford. U.K.
- Zimmerman, M. y G.H. Pyke. 1988. Experimental manipulation of *Polemonium foliasissimum*. Effects on subsequent nectar production, seed production, and growth. *J. Ecol.* 76:777-789.