

Informe final* del Proyecto R129
Dinámica poblacional de Mammillaria crucigera y Neobuxbaumia macrocephala en la región de Tehuacán-Cuicatlán

- Responsable:** Dra. Ma Teresa Valverde Valdés
- Institución:** Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Departamento de Biología Laboratorio Especializado de Ecología
- Dirección:** Circuito Exterior Ciudad Universitaria, Copilco Universidad, Coyoacán, México, DF, 04510, México
- Correo electrónico:** mtvv@hp.fciencias.unam.mx
- Teléfono/Fax:** 622 4912 Fax: 622 4828
- Fecha de inicio:** Septiembre 30, 1998
- Fecha de término:** Octubre 29, 1999
- Principales resultados:** Informe final, Hoja de cálculo
- Forma de citar** el informe final y otros resultados:** Valverde Valdés, M. T., 2001. Dinámica poblacional de Mammillaria crucigera y Neobuxbaumia macrocephala en la región de Tehuacán-Cuicatlán. Universidad Nacional Autónoma de México Facultad de Ciencias, **Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. R129**. México D. F.
- Forma de citar hoja de cálculo** Valverde Valdés, M. T., 2001. Dinámica poblacional de Mammillaria crucigera y Neobuxbaumia macrocephala en la región de Tehuacán-Cuicatlán. Universidad Nacional Autónoma de México Facultad de Ciencias, **Hoja de cálculo SNIB-CONABIO proyecto No. R129**. México D. F.
- Resumen:** Los altos niveles de endemismo de muchas cactáceas mexicanas sumados a la gran incidencia de sobrecolecta de especímenes y al deterioro creciente de las regiones áridas y semiáridas de nuestro país, han llevado a que un número importante de especies de esta familia se encuentren actualmente amenazadas o en peligro de extinción. Prueba de ello es el gran número de cactus que se reportan en la norma oficial mexicana (NOM-059-ECOL-1994) y en las listas rojas de CITES. La decisión de incluir a cada especie particular en este tipo de listados, muy frecuentemente se basa en observaciones aisladas y recomendaciones intuitivas, más que en un análisis sólido de la biología y la ecología de la especie en cuestión. Este proyecto enfatiza la necesidad de realizar investigación ecológica y demográfica básica sobre las especies que se han ido incorporando a los listados de protección especial; esta información permitiría un análisis detallado de las causas que amenazan su persistencia, así como la planeación de estrategias para su conservación a largo plazo. El proyecto se centra en el análisis demográfico de una población de Mammillaria crucigera (clasificada como vulnerable en la norma mexicana, endémica de dos localidades de la región de Tehuacán-Cuicatlán) y una población de Neobuxbaumia macrocephala (cactus columnar endémico de la región de Tehuacán y actualmente sin ninguna categoría de protección especial asignada). Se plantea la construcción de matrices de proyección poblacional (tipo Lefkovitch) para un período de dos años, incorporando datos empíricos de sobrevivencia y fecundidad; el análisis matricial permitirá el cálculo de las tasas de crecimiento poblacional y la detección de las fases del ciclo de vida que presentan mayor vulnerabilidad para cada especie, lo cual,

además de constituir un método directo para evaluar el estatus de conservación de estas especies, coadyuvará en el diseño de prácticas de manejo y conservación que aseguren su persistencia a largo plazo.

-
- * 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.

INFORME FINAL

correspondiente al proyecto R 129 apoyado por la CONABIO

Dinámica poblacional de *Mammillaria crucigera* y *Neobuxbaumia macrocephala* en la región de Tehuacán-Cuicatlán.

Responsable: Dra. Ma. Teresa Valverde Valdés. Lab. Especializado de Ecología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.

Participantes: Biol. Ligia Guadalupe Esparza Olguín, Pas. de Biol. Cinthya Contreras Muro.

Septiembre de 1999.

RESUMEN.

Los altos niveles de endemismo de muchas cactáceas mexicanas, sumados a la gran incidencia de sobrecolecta de especímenes y al deterioro creciente de las regiones áridas y semiáridas de nuestro país, han llevado a que un número importante de especies de esta familia se encuentren actualmente amenazadas o en peligro de extinción. Prueba de ello es el gran número de cactus que se reportan en la norma oficial mexicana (NOM-059-ECOL-1994) y en las listas rojas de CITES. La decisión de incluir a cada especie particular en este tipo de listados muy frecuentemente se basa en observaciones aisladas y recomendaciones intuitivas, más que en un análisis sólido de la biología y la ecología de la especie en cuestión. Este proyecto enfatiza la necesidad de realizar investigación ecológica y demográfica básica sobre las especies que se han ido incorporando a los listados de protección especial; esta información permitiría un análisis detallado de las causas que amenazan su persistencia, así como la planeación de estrategias para su conservación a largo plazo. Este estudio se centra en el análisis demográfico de una población de *Mammillaria crucigera* (clasificada como *rara* en la norma mexicana, endémica de dos localidades de la región de Tehuacán-Cuicatlán) y una población de *Neobuxbaumia macrocephala* (cactus columnar endémico de la región de Tehuacán y actualmente sin ninguna categoría de protección especial asignada). A través de la construcción de matrices de proyección poblacional (tipo Lefkovitch) para un período de dos años, incorporando datos empíricos de sobrevivencia y fecundidad, se calcularon las tasas de crecimiento poblacional y se construyeron matrices de elasticidad que permitieron detectar las fases del ciclo de vida que presentan mayor vulnerabilidad para cada especie. Las tasas de crecimiento poblacional obtenidas muestran que las poblaciones estudiadas están decreciendo. La permanencia de los individuos adultos en la población es el aspecto del ciclo de vida de ambas especies en el que se obtuvieron mayores valores de elasticidad. Sin embargo, algunas simulaciones numéricas realizadas sugieren que un aumento significativo en la fecundidad de los individuos y en la sobrevivencia de las plántulas de ambas especies puede dar lugar a valores positivos de crecimiento poblacional. El estado de fragilidad de ambas especies nos llevan a proponer que se modifique la categoría de conservación de *Mammillaria crucigera* a *vulnerable*, y que *Neobuxbaumia macrocephala* sea clasificada como *rara*. Se sugiere que se protejan estas especies a través de la conservación de los ambientes en los que viven para favorecer el reclutamiento de nuevos individuos a las poblaciones.

INTRODUCCION.

La familia Cactaceae cuenta con alrededor de 1500 especies de plantas perennes, xerofíticas, que habitan regiones semidesérticas principalmente en el continente americano. En México se encuentran 563 de las especies de cactáceas reconocidas hasta la fecha, de las cuales el 78% son esencialmente endémicas de nuestro país (Anderson et al. 1994, Hernández y Godinez 1994). En términos evolutivos, esta alta tasa de endemismo implica que nuestro territorio ha sido testigo de un intenso proceso de radiación adaptativa. Sin embargo, esta gran diversidad biológica es particularmente frágil. Muchas de estas especies presentan áreas de distribución restringidas, o bien se encuentran limitadas a ambientes muy específicos. Asimismo, suelen ser poco abundantes dentro de su área de distribución, formando poblaciones pequeñas y de baja densidad. Esto determina que, en la actualidad, un gran número de cactáceas estén sujetas a altos riesgos de extinción por razones que van desde la pérdida de su hábitat hasta la recolección excesiva de especímenes (Anderson et al. 1994, Hernández y Godinez 1994, Cancino et al. 1995, Hernández y Bárcenas 1995). Según los reportes de CITES, las cactáceas son la familia de plantas que cuenta con un mayor número de especies en peligro de extinción (Hunt 1992, Nobel 1994).

Dada su abundancia reducida y su área de distribución limitada, muchas de las cactáceas endémicas de México son consideradas especies raras desde el punto de vista ecológico y biogeográfico (Harper 1981). El estudio de la rareza como fenómeno biológico es un área de gran interés en ecología, ya que de alguna manera constituye un análisis de los factores que determinan la abundancia y distribución de las especies en la naturaleza. Por otro lado, las especies raras tienen mayores probabilidades de desaparecer; es por esto que frecuentemente se hace referencia al tema de la rareza al hablar de conservación ecológica. Así, el análisis de las causas de la rareza puede concebirse como una manera de abordar el estudio de los factores que conducen a la extinción de las especies (Gaston 1994).

En este sentido, las cactáceas de México ofrecen una oportunidad única para realizar investigación sobre temas centrales en las áreas de ecología y conservación. Una parte importante de los estudios recientes sobre cactáceas han desembocado en la identificación de un gran número de especies amenazadas. Sin embargo, es de llamar la atención la casi total ausencia

de estudios demográficos o poblacionales con especies de esta familia. De hecho, la dificultad que existe actualmente para evaluar el estado de conservación de muchas especies de cactáceas y clasificarlas según los lineamientos de la norma oficial vigente se debe, fundamentalmente, a la gran ignorancia que existe sobre el comportamiento de sus poblaciones en estado natural (Hernández y Godínez 1994). Parte de las limitaciones actuales de esta norma tienen su origen en la ausencia de información ecológica de un gran número de especies de distribución restringida. Para entender los factores que afectan la distribución y abundancia de estas especies y, por lo tanto, para poder sugerir e implementar mecanismos para su conservación, es necesario elaborar un análisis detallado de su dinámica poblacional y de los factores que afectan su comportamiento demográfico.

En general, se dispone de muy poca información demográfica detallada sobre especies de cactáceas. Los pocos trabajos que existen en este sentido han mostrado que el reclutamiento de nuevos individuos a partir de semillas es poco frecuente y que el número de individuos en una población tiende a fluctuar marcadamente a través del tiempo (Steenbergh y Lowe 1969, 1983, Jordan y Nobel 1981, Martínez et al. 1993, Mandujano 1995), aparentemente como resultado de variaciones temporales en el éxito del establecimiento de plántulas (López-Villavicencio 1999). El estudio de la magnitud y las causas tanto del bajo reclutamiento como de las fluctuaciones poblacionales es de gran interés, no sólo porque contribuye al conocimiento de los factores que afectan la dinámica poblacional de estas especies, sino también porque nos permite discernir entre la dinámica natural de las poblaciones y las tendencias hacia su desaparición.

En el presente estudio se llevó a cabo un análisis demográfico detallado de una población de *Mammillaria crucigera* y otra de *Neobuxbaumia macrocephala*, con el propósito de evaluar tanto su estado actual de conservación como los factores que podrían estar amenazando la persistencia de estas especies a largo plazo en las zonas en las que habitan. Estas dos especies de cactáceas se distribuyen únicamente en unas cuantas localidades de la región de Tehuacán-Cuicatlán, en el estado de Puebla y Oaxaca (Bravo-Hollis y Sánchez Mejorada 1978, 1991). Hasta la fecha no se han hecho estudios ecológicos sobre ninguna de ellas (con excepción de Valiente-Banuet et al. 1997; y Martorel y Peters, en preparación) y, por lo tanto, no se conoce el estado actual de sus poblaciones en su única área de distribución. Es quizá por esta razón que

una de ellas (*N. macrocephala*) no aparece aún en la norma oficial vigente (NOM-059-ECOL/1994), a pesar de que su alto grado de endemismo la hacen claramente vulnerable a todo tipo de presiones de extinción según las observaciones de expertos en la materia (J. Reyes Santiago, comunicación personal) y de los mismos pobladores del área.

Por su parte, *M. crucigera* se encuentra incluida en la norma oficial vigente bajo la categoría de *rara* y en la lista de CITES como *vulnerable* (Hunt 1992). Esta especie se ha reportado solamente de dos localidades, una en Puebla y otra en Oaxaca. Se encuentra restringida a pequeños cerros con una composición edáfica muy particular de caliza y silicatos que, por su misma estructura, están sujetos a altos niveles de erosión hídrica y eólica; además, el pastoreo por ganado caprino en estas zonas ha incrementado las tasas de erosión de manera dramática y la disminución en los tamaños poblacionales de *M. crucigera* ha sido muy notoria e incluso detectable a simple vista en períodos de meses. Este hecho señala la urgencia de tomar medidas conducentes a su protección, para lo cual es esencial el conocimiento de su dinámica poblacional y de los factores que afectan la demografía de esta especie.

La información que aquí se reporta corresponde a dos años de observaciones de campo y análisis de datos. Sin embargo, es conveniente aclarar que cuando el apoyo de la CONABIO se solicitó y se aprobó, ya se contaba con un cierto grado de avance en el proyecto (un año). Estrictamente, la presente investigación inició en el mes de junio de 1997, culminando con el primer año de datos en el verano de 1998; posteriormente se pidió apoyo a la CONABIO para poder continuar los estudios un año más. Este apoyo se otorgó para el período de octubre de 1998 a septiembre de 1999. Así, el presente informe incluye el trabajo que hemos realizado desde junio de 1997 hasta septiembre de 1999.

OBJETIVO GENERAL.

Analizar la dinámica poblacional de *Mammillaria crucigera* y *Neobuxbaumia macrocephala*, especies endémicas de la región de Tehuacán-Cuicatlán, para determinar su estatus de conservación, constatar o modificar su categoría actual de protección especial y brindar lineamientos para su manejo y conservación.

Objetivos particulares:

1. Analizar la dinámica poblacional de ambas especies a través de técnicas demográficas tradicionales (i.e., tablas de vida, matrices de proyección poblacional) por medio del monitoreo de individuos de diferentes categorías de edad y de tamaño a través del tiempo.
2. Obtener estimaciones de la tasa de crecimiento de las poblaciones y realizar un análisis de viabilidad poblacional para cada una.
3. Proponer lineamientos y mecanismos para su conservación a largo plazo.

TÉCNICAS Y MÉTODOS UTILIZADOS.

Para la determinación taxonómica de los especímenes con los que se trabajó, así como la elección de los sitios de trabajo y la información empírica sobre las áreas de distribución y estado actual de la taxonomía de cada especie, se contó con el apoyo y participación del Biol. Jerónimo Reyes Santiago, del Instituto de Biología, UNAM, quien tiene un conocimiento excepcional de la familia Cactaceae en México.

A continuación se hace una breve reseña, para cada una de las especies en estudio, de la metodología utilizada durante el desarrollo de este proyecto de investigación.

a) *Mammillaria crucigera*:

Se eligió una población de esta especie en el municipio de San José Tilapa, Pue., en la localidad conocida como Cerro Blanco, sobre la carretera federal Tehuacán-Cuicatlán-Oaxaca, aproximadamente a 9 Km al norte del poblado de Teotitlán de Flores Magón, Oax. En esta población se marcó, en julio de 1997, una muestra de 232 individuos localizados en 37 cuadros permanentes de 1m²; cada cuadro fue marcado con pintura indeleble sobre las paredes verticales del cerro y las plantas fueron localizadas individualmente según su número de cuadro y sus coordenadas (x,y) al interior del cuadro.

De cada planta se contaron el número de tallos (o cabezas) y se tomaron medidas del ancho (diámetro) de cada uno de ellos con la ayuda de un vernier al inicio del estudio.

Posteriormente, en julio de 1998 y en julio de 1999, se re-localizó a cada planta y se volvieron a tomar las mismas medidas para evaluar el destino demográfico de cada una de ellas (mortalidad, crecimiento o decrecimiento). El tamaño de cada planta se evaluó como la suma de las superficies (calculadas como áreas circulares a partir de los diámetros) de todos sus tallos. Así, de un año al siguiente se pudo evaluar qué tanto creció cada planta, ya sea a través de la producción de nuevos tallos o a través del engrosamiento de los ya existentes. En ocasiones se observó también la muerte de tallos de un año al siguiente, por lo que hubieron plantas que decrecieron en tamaño.

Además de los registros anuales del tamaño de cada individuo, las plantas marcadas se visitaron mensualmente, de julio de 1997 a julio de 1999, con el objeto de seguir su fenología reproductiva (producción de botones, flores y frutos) y utilizar estos datos para posteriormente estimar la fecundidad de individuos de diferentes categorías de tamaño.

Adicionalmente, se llevaron a cabo experimentos de germinación en el laboratorio con semillas colectadas en la localidad de estudio, y se montaron algunos experimentos de germinación de semillas y establecimiento de plántulas en condiciones naturales. Con respecto a los experimentos de germinación llevados a cabo en el campo, estos consistieron en la siembra de semillas en pequeñas cajas hechas de maya de mosquitero, rellenas con suelo de la localidad y ubicadas en sitios totalmente expuestos (cinco cajas, con 70 semillas cada una) y en sitios bajo la sombra de arbustos (cinco cajas, con 70 semillas cada una). Estas semillas se sembraron en junio de 1998 y se observaron diariamente durante los primeros dos días; posteriormente se visitaron mensualmente en busca de semillas germinadas con el objeto de evaluar las probabilidades de germinación de las semillas, una vez dispersadas.

Con relación a los experimentos de establecimiento de plántulas, estos se llevaron a cabo introduciendo al campo plántulas de cinco meses de edad, obtenidas por germinación bajo condiciones controladas en el invernadero del Jardín Botánico, UNAM. En junio de 1998 se sembraron ocho lotes de 25 plántulas cada uno: cuatro lotes bajo la sombra de arbustos y cuatro lotes en sitios totalmente expuestos. Cada lote consistió en un área de 20x20 cm, marcada en sus esquinas con estacas de madera; al lado de cada plántula se enterró un palillo de dientes de

plástico de color para permitir su reubicación. Estas plántulas se siguieron diariamente durante dos días y posteriormente cada mes durante un año.

b) *Neobuxbaumia macrocephala*:

Se eligió una población de esta especie en el municipio de Zapotitlán Salinas, Pue., en una localidad conocida como El Volcancillo, sobre la carretera Tehuacán-Huajuapán, a aproximadamente 14 Km al sureste del poblado de Zapotitlán Salinas. En esta población se marcó una muestra de 218 individuos a lo largo de cuatro transectos de 200x20 m. Cada planta se marcó por medio de una etiqueta metálica con un número grabado en su superficie y se localizó en el transecto por medio de coordenadas longitudinales y transversales. Este marcaje inicial se llevó a cabo en junio de 1997, correspondiendo con la temporada de fructificación de *N. macrocephala*, la cual se da de manera sincrónica en esta época de año. Durante esta salida de campo también se midió, con la ayuda de un estadal de 7m, la altura de cada una de las plantas marcadas. Para plantas ramificadas, se midió la altura de cada una de sus ramas y se evaluó su tamaño en términos de la “altura total acumulada”, es decir, la suma de las alturas de todas sus ramas. Además de la altura total, también se midió la “altura a la etiqueta”, es decir, la distancia del ápice de cada rama al sitio en el que se colocó la etiqueta metálica que la identificaba. Esta medida se utilizó para comparar las “alturas a la etiqueta” un año después (en junio de 1998 y, posteriormente, en junio de 1999) y cuantificar de manera más precisa cuánto creció cada planta.

Al comparar el tamaño de cada planta en junio de 1997, de 1998 y de 1999, se calculó la tasa de crecimiento individual para individuos de diferentes categorías de tamaño, así como probabilidades de transición entre categorías de tamaño. Se calcularon también las tasas de mortalidad de las distintas categorías de tamaño.

Además de los datos de tamaño, también se tomaron datos de la fenología reproductiva a través del tiempo. Esto se hizo a través de visitas mensuales al sitio de muestreo (de mayo a julio de cada año, correspondiendo con la temporada reproductiva de la especie), durante las cuales se identificó a cada individuo y se contó su número de flores y/o frutos, anotando comentarios sobre su estado de maduración. Esto permitió estimar el número de estructuras reproductivas que producen, en promedio, las plantas de diferentes categorías de tamaño en cada temporada de

fructificación. Estos datos se utilizaron para calcular las fecundidades por categoría de tamaño, que posteriormente se incorporaron a las matrices de transición (ver más adelante).

Se montaron también experimentos de germinación y de establecimiento de plántulas en condiciones naturales, evaluando la dinámica de los estadios iniciales de desarrollo de los individuos de esta especie. Los experimentos de germinación consistieron en la siembra de ocho grupos de 100 semillas recién colectadas, en pequeñas cajas hechas de tela de mosquitero (20x20x10cm) que se enterraron en el suelo del sitio de estudio. Cuatro de ellas fueron colocados en condiciones expuestas y las otras cuatro bajo la sombra de arbustos (*Lippia graveolens*). Se siguió mensualmente la aparición de plántulas a partir de estos lotes de semillas, lo cual nos permitió estimar la probabilidad de germinación de las semillas, una vez dispersadas. Adicionalmente, se realizaron experimentos de sobrevivencia de plántulas sembrando ocho grupos de 100 plántulas de 1-2 meses de edad (producidas en invernadero) en cuadros de 50x50 cm; cuatro grupos se sembraron en ambientes expuestos y los restantes cuatro bajo la sombra de arbustos (*Lippia graveolens*). Se siguió la sobrevivencia de estas plántulas mes con mes, con el objeto de calcular sus probabilidades de sobrevivencia de un año al siguiente, tanto en 1997-98 como en 1998-99. Estos experimentos también nos permitieron evaluar, a grandes rasgos, el grado en el que el fenómeno de nodricismo se presenta en esta especie.

Para esta especie, que presenta crecimiento columnar (en el que se puede suponer que el tamaño de las plantas refleja su edad), se realizó un segundo análisis demográfico, esta vez por categorías de edad (Núñez-Cosío 1993). Para este análisis se utilizaron los datos del crecimiento de los individuos de diferentes tamaños a lo largo de un año. Con esta información se examinó el proceso de crecimiento de las plantas a través del tiempo y se calculó una función de crecimiento exponencial para estimar la edad de cada planta según su tamaño. Esto permitió obtener una descripción aproximada de la actual estructura de edades de la población a partir de la cual se construyó una tabla de vida estática y se calcularon los principales parámetros de la dinámica poblacional (i.e., R_0 , r y λ). Además, esto nos permitió estimar la edad a la cual se empiezan a reproducir los individuos, evaluar la velocidad a la que crecen estas plantas y conocer otros parámetros de su historia de vida.

c) Análisis numérico.

Los datos de campo obtenidos de la manera antes descrita nos permitieron hacer un análisis demográfico detallado para ambas especies. En ambos casos, las poblaciones se subdividieron en categorías de tamaño (dadas por la altura acumulada y la superficie acumulada de las plantas, respectivamente) evaluando las probabilidades de los individuos de cada categoría de transitar o contribuir a otras categorías de un año al siguiente. Estas probabilidades, junto con los datos de reproducción, germinación y establecimiento, se utilizaron para construir matrices de proyección poblacional de tipo Lefkovitch a partir de las cuales se obtuvo la tasa de crecimiento poblacional (λ), la estructura estable de edades y el valor reproductivo específico de cada categoría (Caswell 1989). Se calcularon intervalos de confianza para las tasas de crecimiento poblacional, según los lineamientos planteados por Alvarez-Buylla y Slatkin (1994).

Además, se construyeron matrices de elasticidad que nos permitieron detectar las fases del ciclo de vida que determinan en mayor medida la dinámica poblacional (van Groenendael et al. 1986, de Kroon et al. 1988). Adicionalmente, se realizaron simulaciones con las matrices obtenidas con el objeto de llevar a cabo un análisis de viabilidad poblacional; estas simulaciones consistieron en alterar, por una cantidad variable, las diversas entradas de la matriz (que implicaran crecimiento, mortalidad o reproducción) y analizar directamente la manera en la que λ se veía modificada por cada alteración. Esto nos permitió evaluar las condiciones demográficas que permitirían, en teoría, un crecimiento poblacional positivo. Como se mencionó, esto último es una herramienta fundamental para proponer lineamientos y criterios de conservación para estas especies. Para todos estos análisis se utilizó un programa de iteración de matrices elaborado en una hoja de cálculo de Excel, que se diseñó *ad hoc* para este proyecto.

RESULTADOS.

En esta sección se hace una presentación de los principales resultados obtenidos en la presente investigación para cada una de las especies estudiadas.

a) *Mammillaria crucigera*:

- *Biología reproductiva y fases tempranas de desarrollo.*

M. crucigera tiene un período de reproducción relativamente asincrónico, en el que existen individuos reproductivos prácticamente a lo largo de todo el año (Fig. 1). Sin embargo, existen temporadas de producción máxima de estructuras reproductivas. Por ejemplo, la producción de botones florales inicia en noviembre, presentando su pico máximo en enero y finalizando en mayo. Las flores maduras se observaron en mayor abundancia en el mes de febrero y finalizaron en el mes de mayo. Por último, la producción de frutos se dio de manera continua, aunque presentó un pico en abril para 1998, y en mayo para 1999; cada planta produjo un promedio de $3.84 (\pm 3.47)$ frutos anuales en 1997-98 y de $3.15 (\pm 2.84)$ en 1998-99. La antesis de las flores dura alrededor de tres días; es por esto que la temporada de floración es más sincrónica que la de fructificación, puesto que ésta última se va expresando poco a poco conforme los frutos van madurando en el interior de la planta, durante todo el año. Es posible que los frutos que emergen en un momento dado sean producto de flores polinizadas mucho tiempo atrás. Además, existen dos tipos de frutos: los externos, que son largos, de color rojo y emergen hacia el exterior, y los internos, que son más redondeados, de color rosa pálido y permanecen enterrados entre las areolas del tallo. Cada planta produce más o menos el mismo número de frutos externos e internos, y la cantidad de semillas no difiere significativamente entre ambos tipos de fruto (Promedio del No. de semillas por fruto = 20 ± 12.6).

La probabilidad de reproducción a lo largo de un periodo de un año es diferente para plantas de distintas categorías de tamaño (ver Tabla 1 para la definición de las categorías de tamaño utilizadas). Mientras que las plantas de tamaño pequeño tiene pocas probabilidades de reproducirse, el porcentaje de individuos de las categorías 3, 4 y 5 que sí se reproducen es mayor del 80% (Fig. 2).

Se observó que los frutos maduros no permanecen mucho tiempo en las plantas, sino que son rápidamente retirados por animales que presuntamente fungen como dispersores. En el caso de *M. crucigera*, se han observado lagartijas alimentándose de los frutos, por lo que suponemos que estos animales son los que llevan a cabo el transporte de las semillas. Una vez que las semillas llegan al suelo, su destino es muy difícil de evaluar. En este estudio se hicieron experimentos de germinación de semillas, tanto en condiciones controladas como en el campo, para poder especular sobre su posible destino y sobre la importancia de esta fase del ciclo de vida en el comportamiento de la población. Bajo condiciones de invernadero el porcentaje total de germinación (en semillas de menos de 10 meses de edad) varió entre 20% (en sustrato de agar al 2%) y 70% (utilizando sustrato de la zona de estudio); estos porcentajes se alcanzaron al cabo de 35 días de observaciones, presentándose las primeras semillas germinadas alrededor del día 12. Por otro lado, de las semillas que se pusieron a germinar en el campo (N = 700), no se observó una sola germinada durante el monitoreo mensual que se llevó a cabo a lo largo de todo un año. Esto nos hace suponer que las probabilidades de que una semilla germine en condiciones naturales son muy bajas, dadas las condiciones de elevada aridez y exposición solar de los sitios que ocupa esta especie. Sin embargo, es importante tomar en cuenta que nuestro seguimiento de este experimento fue relativamente espaciado (una vez al mes), por lo que es posible que hayamos perdido eventos de germinación entre observaciones contiguas, sobre todo durante el primer mes posterior a la siembra, en el verano. De esta manera y con el objeto de permitirnos realizar una estimación de la fecundidad de las plantas, se utilizó (para la construcción de las matrices) un valor de probabilidad de germinación de 0.01, lo que implicaría que una de cada 100 semillas germina exitosamente. Aunque este es un dato totalmente hipotético, creemos que refleja de manera adecuada las bajas probabilidades de éxito en la germinación que sugieren nuestras observaciones.

La fecundidad de las plantas reproductivas se evaluó en términos del número estimado de plántulas que un individuo promedio de cada categoría de tamaño aportaría a la siguiente generación. Este valor de fecundidad es función, entonces, de la producción de semillas y de su probabilidad de germinación (fijada en 0.01). En la Tabla 2 se desglosan los resultados de fecundidad por categoría de tamaño para los dos ciclos anuales que comprendió este estudio. Nótese que la fecundidad fue mayor conforme aumentó el tamaño de las plantas, y que la

fecundidad del período de 1997-98 fue mayor, en términos generales, que la de 1998-99. El número promedio de frutos producidos en 1997-98 por los individuos de cada categoría varió entre 1.3 y 16, mientras que en 1998-99 varió entre 0.3 y 4. Los datos de fecundidad que se presentan en la Tabla 2 fueron los que se incorporaron a las matrices de proyección poblacional. Según nuestros cálculos, el número de plántulas que deberían haber estado presentes en nuestros cuadros de muestreo, es de 374 para 1997-98 y de 71 para 1998-99.

Con respecto a los experimentos de establecimiento de plántulas realizados en el campo, para esta especie no se tuvo éxito, pues todas las plántulas transplantadas murieron en un lapso menor de 24 horas. Al día siguiente del trasplante ya no quedaba una sola plántula viva. Las causas de mortalidad se desconocen; muchas de ellas se observaron totalmente secas en los cuadros de trasplante, pero otras se encontraban ausentes. Es posible que estas últimas hayan sido víctimas de algún tipo de predación, pues las plántulas de cinco meses de edad aún no presentan ni areolas ni espinas (y aparentemente muestran todavía un metabolismo tipo C3), lo cual las hace más susceptibles tanto al ataque por herbívoros, como a las condiciones de aridez del medio.

- *Demografía matricial y análisis de elasticidad.*

La densidad poblacional en el sitio de estudio fue de 5.65 ± 3.49 ind/m²; sin embargo, debe recordarse que la colocación de los cuadros de muestreo, a partir de los cuales se calculó este valor de densidad, fue dirigida hacia sitios de mayor abundancia de plantas. De esta manera, se estima que la densidad real en las paredes del cerro en donde se llevó a cabo el estudio es apenas superior a 2 ind/m².

Para construir las matrices de transición de tipo Lefkovich para los dos períodos de estudio (1997-98 y 1998-99) se partió de una clasificación de los individuos de la población en ocho categorías de tamaño, definidas por su área acumulada (Tabla 1). Para definir las categorías utilizadas se aplicaron criterios relacionados con su estado de desarrollo (p. ej., potencial de reproducción) y, en el caso de los adultos, se fijaron intervalos de tamaño que aseguraran que cada categoría contara con un número aceptable de individuos (>10).

Se construyó una matriz de proyección poblacional para cada periodo, en la cual se incorporaron los datos de fecundidad, sobrevivencia, crecimiento, decrecimiento o retrogresión. A partir de estas matrices, se obtuvo la tasa de crecimiento poblacional en el equilibrio (λ), el vector de la estructura estable de tamaños y el vector de los valores reproductivos específicos por categoría (Tabla 3). Como se mencionó antes, para generar estas matrices, hubo algunas celdas que se tuvieron que estimar, en particular las de fecundidad (primer renglón) y la de transición de plántulas a juveniles (única entrada de la primera columna del lado izquierdo). La fecundidad (número promedio de plántulas con las que contribuye un individuo de cada categoría a la siguiente generación) es función del número de semillas producidas por cada planta en un año, multiplicado por la probabilidad de germinación; estos datos se encuentran reportados, por categoría, en la Tabla 2. Con respecto a la entrada de establecimiento y sobrevivencia de plántulas (transición de la categoría 0 a la 1), se planeaba utilizar los resultados de sobrevivencia de plántulas obtenidos a partir de los experimentos de establecimiento en el campo. Sin embargo, como se detalló con anterioridad, no se obtuvieron resultados que nos permitieran estimar el valor de esta entrada, puesto que todas las plántulas murieron. De esta forma, se decidió utilizar una probabilidad de transición hipotética de 0.001, lo cual implicaría que una de cada 1000 plántulas sobreviven de un año al siguiente. El valor real de esta transición podría ser incluso más pequeño, o más grande en años de mayor éxito de establecimiento. La importancia de esta transición en particular para el crecimiento de la población se evaluó a través de simulaciones numéricas, como se detalla más adelante.

Las matrices de transición obtenidas para los dos períodos de estudio mostraron tasas de crecimiento poblacional menores de uno (Tabla 3). Para 1997-98 la λ fue de 0.977 ± 0.049 mientras que para 1998-99 fue de 0.896 ± 0.077 ; nótese que únicamente para el segundo periodo la λ difirió significativamente de uno. Esto sugiere que la población apenas se está manteniendo estable numéricamente o está decreciendo, pues el establecimiento de plántulas es prácticamente nulo y la mortalidad es alta. La mortalidad fue mayor y la fecundidad menor en 1998-99 que en el periodo anterior, lo cual contribuye a explicar el decremento en λ para este segundo periodo. Las fecundidades, en general, resultaron ser muy bajas. En ambas matrices los valores de permanencia en la misma categoría son los más altos. Nótese que la estructura de las matrices para esta especie contemplan la posibilidad de crecer más de una categoría de tamaño en un año,

pues se presentan “saltos” hasta de cuatro o cinco categorías. A su vez, también se presentan retrogresiones hasta de dos o tres categorías, lo cual generalmente estuvo dado por la muerte de tallos. Las muertes, tanto de tallos como de plantas enteras, tuvieron diferentes causas. Una causa importante fue la caída de plantas provocada por la misma erosión del sustrato; por otro lado, se observó la presencia de un insecto cerambícido (*Moneilema* sp) que aparentemente consume los tejidos de esta y otras cactáceas (Schmalzel *et al.* 1995); y por último, se sabe que existen hongos que provocan infecciones que reducen el vigor de estas plantas (Schmalzel *et al.* 1995); la presencia de este tipo de infecciones puede constatare por el color amarillento que adquieren los tallos de los individuos infectados, cosa que se observó con frecuencia en la zona de estudio.

Las estructuras poblacionales esperadas en el equilibrio (Tabla 3) muestran la tendencia a acumular una mayor proporción de individuos en la primera y en la última categoría. Por otro lado, los valores reproductivos son muy bajos para la categoría de plántulas, y se distribuyen más o menos equitativamente entre las demás categorías, con un ligero aumento hacia las categorías mayores; esto último es más evidente en los valores reproductivos de 1998-99 (Tabla 3).

Las matrices de elasticidad para ambos periodos (Tabla 4) muestran que las entradas que más efecto relativo tienen sobre la tasa de crecimiento poblacional son las de permanencia en la misma categoría; en particular, la permanencia de los individuos en la última categoría explica más del 90% del valor de λ en ambos casos. Los valores de elasticidad para las fecundidades son prácticamente nulos, sobre todo para 1998-99. Asimismo, el valor de la elasticidad correspondiente a la sobrevivencia de plántulas es también extremadamente bajo.

Se realizaron simulaciones numéricas con la matriz de 1997-98, variando los valores de fecundidad (multiplicándolos por valores entre 1/15 y 15), los de mortalidad (variando su valor original desde -20% hasta +20%) y el de establecimiento de plántulas (utilizando valores desde 0.0001 hasta 0.01), para evaluar bajo qué condiciones se obtenía una λ por encima de la unidad. Los resultados indican que se obtendría una λ mayor de uno únicamente al multiplicar los valores originales de fecundidad por 15 ($\lambda = 1.004$). Con respecto a las variaciones en la mortalidad, se obtienen λ positivas al disminuir la mortalidad en un 5% ($\lambda = 1.05$), en un 10% ($\lambda = 1.10$), y en

un 20% ($\lambda = 1.18$). Al modificar el valor de el establecimiento de plántulas, no se llegaron a obtener valores de λ por encima de uno. Es necesario tomar en cuenta, sin embargo, que en la naturaleza es posible que estos valores (i.e., los de fecundidad, mortalidad y establecimiento de plántulas) varíen de manera coordinada y no independientemente, como se asumió en las simulaciones numéricas realizadas. Un mayor detalle sobre este aspecto de los resultados se puede consultar en Contreras (1999).

Al realizar el seguimiento del crecimiento de los individuos, fue posible determinar su tasa de crecimiento individual, según su tamaño. Con estos datos se construyó una curva de crecimiento individual exponencial, que nos permite estimar la edad de las plantas según su tamaño (superficie acumulada) (Fig.3). Esto nos permitió describir la estructura de edades de la población (Fig. 4), la cual muestra que ésta no presenta individuos de entre 1 y 8 años; la mayor parte de los individuos muestreados (70%) tienen edades de 28 a 40 años. Nuestros datos sugieren que las plantas de *M. crucigera* se reproducen por primera vez cuando tienen entre 10 y 13 años, y alcanzan una edad máxima de alrededor de 50 años. Es importante tener en cuenta que algunas plantas de la localidad de estudio eran aún más grandes que las muestreadas; además, existe mucha fuente de error al realizar el cálculo de la edad, pues la pérdida de cabezas y el tipo de ramificación que presentan los tallos dificulta un seguimiento certero. Esto nos lleva a tomar estos análisis con cautela.

b) *Neobuxbaumia macrocephala*:

- *Biología reproductiva y fases tempranas de desarrollo.*

La temporada de floración de esta especie es muy sincrónica; comienza en abril con la producción de botones florales, y para finales de mayo se observan los primeros frutos. El pico de fructificación se presentó, para ambos años de estudio, a finales del mes de junio. La fructificación continúa durante el mes de julio y todavía en agosto se producen algunos frutos. Las flores son rojas, de anthesis nocturna y son polinizadas por murciélagos (Valiente-Banuet *et al.* 1997); se presentan en número variable (c.a. de 3 a 30 por individuo) en el ápice de las ramas en individuos mayores de 3m de altura.

Cada fruto produjo, en promedio, 465.4 ± 209.1 semillas en 1997 y 392.7 ± 161.3 semillas en 1998. Los frutos son consumidos por aves que fungen como dispersores de semillas. La probabilidad de que un individuo se reproduzca aumenta según su tamaño (Fig.5). Menos del 40% de los individuos de la categoría 6 se reprodujeron en 1997, mientras que más del 90% de los individuos de la categoría 9 lo hicieron ese mismo año. Para 1998 se observa un patrón similar, con menos del 30% de individuos reproduciéndose en la categoría 6 y cerca del 80% en la categoría 9 .

Las semillas recién colectadas de esta especie son altamente viables. La germinación en condiciones controladas varió entre 85% (con sustrato de agar al 2%) y 79% (con sustrato de tierra). Sin embargo, el porcentaje de germinación en el campo, en el verano de 1997, fue de 0.25%, tanto en sitios expuesto como en sitios protegidos; en 1998 se observó una germinación del 4.75% en sitios protegidos y de 0.0% en sitios expuestos. Con respecto a estos datos, es necesario tomar en cuenta que el seguimiento de la germinación se llevó a cabo mensualmente, con excepción de los primeros cuatro días posteriores a la siembra en el verano de 1998; de esta forma, es posible que se hayan perdido observaciones de eventos de germinación ocurridos entre visitas contiguas al área de estudio.

Las fecundidades específicas de cada categoría de tamaño (la definición de las distintas categorías de tamaño utilizadas se encuentra en la Tabla 5) se estimaron, al igual que para *M. crucigera*, como una función del número de semillas producidas por un individuo promedio de cada categoría y de su probabilidad de germinación. Según los resultados de los experimentos de germinación en el campo, estas probabilidades fueron de 0.0025 para 1997 y de 0.024 para 1998. La fecundidad de los individuos de diferentes categorías aumentó al incrementar su tamaño (Tabla 6). En 1997-98 la fecundidad de los individuos varió entre 4 y 32 plántulas por planta, y en 1998-99 varió entre 7 y 77.

Con respecto a los experimentos de sobrevivencia de plántulas, se observó una mayor mortalidad en sitios expuestos en ambos períodos. En 1997-98 se observó una mortalidad total en este tratamiento a partir del cuarto mes posterior a la siembra. En 1998-99 la mortalidad total

en este tratamiento se observó a partir del primer mes. En el tratamiento bajo matorrales se observó una mortalidad mucho menor; de hecho, al cabo de un año todavía se encontraron plántulas vivas (1.3% en 1997-98 y 2.3% en 1998-99). Los datos de este experimento se utilizaron para calcular la probabilidad de transición de la categoría 0 a la 1.

- *Demografía matricial y análisis de elasticidad.*

La densidad de individuos de *N. macrocephala* en el sitio de estudio fue de 129 ± 10 ind/ha. Es importante hacer notar que el sitio escogido para el estudio presenta una densidad relativamente alta de individuos de esta especie en comparación con sitios aledaños. En las zonas cercanas a los poblados o hacia las partes más bajas de las cañadas la densidad disminuye marcadamente.

Para *N. macrocephala* se construyeron dos matrices de transiciones de tipo Lefkovitch, una para 1997-98 y otra para 1998-99. La construcción de las matrices partió de la clasificación de individuos en 10 categorías de tamaño (Tabla 5); los criterios para realizar esta clasificación fueron similares a los utilizados para *M. crucigera*. El cálculo de las entradas de fecundidad se realizó como se definió en la sección anterior, y para estimar el valor de la transición de la categoría 0 (plántulas) a la categoría 1 se utilizaron los resultados de los experimentos de establecimiento de plántulas en el campo.

El valor de λ para ambas matrices fue menor que la unidad (0.979 ± 0.119 en 1997-98 y 0.994 ± 0.115 en 1998-99), aunque los intervalos de confianza calculados muestran que no difieren significativamente de uno. En ambas matrices (Tabla 7) los valores de permanencia son mayores que los de crecimiento y existen pocas transiciones que impliquen retrogresión. La fecundidad fue mayor en 1998-99, lo que explica el mayor valor de λ observado para este período. La mortalidad en ambos años fue mayor para las categorías no reproductivas y, en general, disminuyó al aumentar el tamaño de las plantas. Las estructuras estables de tamaños (Fig. 6) contemplan una proporción dominante de individuos en la categoría de plántulas, lo cual las hace diferir estadísticamente de las estructuras observadas para ambos años ($G= 68.8$, $p<0.05$ para 1997-98 y $G=x 62.2$, $p<0.05$ para 1998-99; $gl= 9$ para ambos casos). Los vectores de los valores reproductivos por categoría muestran valores bajos para las categorías no reproductivas;

con respecto a las categorías reproductivas, el valor máximo se presenta en la categoría 6 y después disminuye hacia categorías mayores (Tabla 7).

Las matrices de elasticidad para ambos años se presentan en la Tabla 8. Se observa que los valores de elasticidad correspondientes a las fecundidades son muy bajos. Los mayores valores de elasticidad se presentan en la permanencia de individuos en sus misma categoría, sobre todo para los de la categoría 9 en 1997-98 y para los de la categoría 8 en 1998-99.

Se realizaron simulaciones numéricas con la matriz de 1997-98, variando los valores de fecundidad (multiplicándolos por valores entre 1/10 y 10), el de establecimiento de plántulas (multiplicándolo por valores entre 1/10 y 10) y los de crecimiento (variando su valor original desde -30% hasta 30%) para evaluar bajo qué condiciones se obtenía una λ por encima de la unidad. Los resultados indican que se obtendría una λ mayor de uno únicamente al multiplicar los valores originales de fecundidad por 10 ($\lambda = 1.002$). Al modificar el valor de establecimiento de plántulas, se llegó a obtener una λ mayor que uno ($\lambda = 1.002$) únicamente cuando se multiplicó por 10 el valor original. Con respecto a las modificaciones realizadas sobre las entradas de crecimiento, no se llegaron a obtener valores de λ por encima de uno. También se realizaron simulaciones incrementando los valores de mortalidad para analizar la manera en la que este proceso afecta la dinámica poblacional; en estos casos siempre se detectó una disminución en el valor de λ al incrementar la mortalidad de los individuos. Un mayor detalle sobre este aspecto de los resultados se puede consultar en Esparza (1998).

Con respecto al análisis demográfico por edades, la Fig. 7 presenta la curva de crecimiento individual obtenida para *N. macrocephala*, a partir de la cual se puede estimar la edad de individuos de diferentes alturas acumuladas. Se observa, en primer lugar, que esta planta puede vivir hasta alrededor de 160 años, según el tamaño de las plantas más grandes incluidas en nuestra muestra. Sin embargo, es necesario tomar en cuenta que pueden encontrarse plantas de mayor tamaño, y que existe mucha incertidumbre en el cálculo de la edad, por lo que estimamos que la longevidad máxima de esta especie podría ser de cerca de 200 años. La primera reproducción (3 m de altura total acumulada) ocurre a una edad aproximada de 96 años, y la tasa de crecimiento individual aumenta conforme incrementa el tamaño de las plantas.

La estructura de edades de la población (Fig. 8) muestra una abundancia relativamente reducida de individuos menores de 5 años en comparación con la abundancia de individuos de entre 6 y 10 años. Los individuos que se presentan en mayor abundancia son los de 6 a 30 años de edad, así como los de 110 a 135 años de edad. La tabla de vida estática obtenida a partir de este análisis (Tabla 9) muestra que la mortalidad es mayor durante las fases tempranas de desarrollo, lo cual correspondería a una curva de sobrevivencia del tipo III. El tiempo generacional (i.e., el tiempo promedio que pasa entre el nacimiento de un individuo y el nacimiento de su descendencia) es de más de 130 años. Según los datos de la tabla de vida, la tasa de crecimiento poblacional resultó ser positiva ($\lambda = 1.06$). Es necesario tomar en cuenta que para la construcción de esta tabla de vida fue necesario realizar una serie de supuestos (como partir de la estructura de edades – a su vez estimadas – de la población, el análisis de sobrevivencia que permitió calcular la columna de frecuencia calculada, etc.) que nos llevan a sugerir que el análisis matricial arrojó resultados más realistas que la tabla de vida con respecto al estado actual de la población. Aún así, nótese que el valor de λ obtenido según la tabla de vida se encuentra dentro de los intervalos de confianza de las λ s estimadas a partir del análisis matricial. Para mayor detalle sobre estos resultados se puede consultar Vilchis-Anaya (1999).

DISCUSIÓN DE RESULTADOS Y CONSIDERACIONES PARA LA CONSERVACION.

Los resultados presentados con anterioridad muestran que ninguna de las dos especies estudiadas presentó tasas poblacionales positivas durante los dos años de estudio. En general, la mortalidad de individuos en un periodo de crecimiento es mayor que el número de individuos nuevos que se establecen (i.e. plántulas), lo cual daría lugar, en el largo plazo, al decrecimiento de la población, según el análisis matricial determinista llevado a cabo (que contempla la descripción de la dinámica poblacional que se obtendría de permanecer constantes las condiciones actuales – Caswell 1989).

En el caso de *M. crucigera* se obtuvieron valores de λ bajos; incluso en uno de los

periodos el valor de λ resultó ser significativamente menor que uno. Ahora, es importante recordar que para esta especie, los valores de fecundidad y de establecimiento de plántulas que se incorporaron a la matriz, partieron de estimaciones totalmente hipotéticas, pues en los experimentos de germinación y establecimiento no se observaron resultados. Esto implica que el valor real de λ en esta población podría ser incluso mucho menor al reportado en este estudio. Es claro que estas fases tempranas de desarrollo constituyen un filtro poblacional muy dramático y que es posible que no se estén reclutando individuos nuevos a la población. De hecho, la gráfica de estructura de edades muestra que no se encuentran representados los individuos menores de 8 años de edad. Independientemente de los errores en las estimaciones de la edad y de lo reducido de nuestra muestra, podemos suponer que el reclutamiento ha sido prácticamente nulo en los últimos años, lo cual nos habla de una población que, de seguir esta tendencia, llegaría pronto a la desaparición. Tomando en cuenta el valor de $\lambda = 0.896$ obtenido para 1998-99, esta población llegaría a un tamaño del 5% de su tamaño actual en aproximadamente 27 años, lo cual constituye un hecho alarmante.

Las causas de mortalidad de los individuos de esta especie son variadas. Una muy importante es la que tiene que ver con la erosión del sustrato en el que viven. Como se establecen en paredes prácticamente verticales, compuestas de un sustrato sedimentario altamente susceptible a la erosión, es frecuente que se desprendan trozos de cerro y que se lleven consigo a las plantas. Por otro lado, tenemos la seguridad de que esta especie originalmente no se encontraba limitada exclusivamente a las paredes verticales del cerro, sino que se encontraba también en sitios con pendientes mucho más suaves. De hecho, a la fecha ocasionalmente todavía se le encuentra en este tipo de micrositios, en donde suponemos que la mortalidad es altísima, causada principalmente por el intenso tráfico de ganado caprino que constantemente circula por la zona. Así, una de las pocas alternativas de conservación que existen para esta especie es la protección de su hábitat. Esto tendría efectos positivos sobre la disminución de la mortalidad de individuos adultos que, según los análisis de elasticidad, son los que permiten la permanencia de la población; además, al proteger el hábitat de algunas de sus fuentes de erosión y destrucción, automáticamente se generarían mejores condiciones para la sobrevivencia de semillas y plántulas, cosa que a la fecha constituye la principal limitante para el crecimiento poblacional de esta especie.

Sería importante seguir realizando estudios ecológicos sobre esta especie, sobre todo con los aspectos que tienen que ver con la germinación de semillas y establecimiento y crecimiento de plántulas, con el objeto de evaluar la conveniencia de llevar a cabo programas de reintroducción. Por otro lado, también sería interesante abordar el estudio de algunas de las causas de mortalidad de individuos que se observaron durante el desarrollo de esta investigación, como el amarillamiento y eventual muerte de los tallos, el ataque por insectos cerambícidos, etc. Es posible que algunos de estos factores sean los que determinen, en un contexto más global, la rareza y el alto grado de endemismo de esta especie. Adicionalmente, sería importante llevar a cabo estudios que nos permitieran delimitar con mayor detalle el área de distribución de *M. crucigera*. Hasta hace unos meses estaba reportada únicamente de dos localidades cercanas entre ellas, una en Puebla y otra en Oaxaca (Bavo-Hollis y Sánchez Mejorada 1991). Sin embargo, Martorel y Peters (en preparación) la han encontrado en diversos cerros, cercanos a San José Tilapa (Pue.) y a Teotitlán de Flores Magón (Oax.), que cuentan con una composición edáfica similar a la de Cerro Blanco, en donde se llevó a cabo la presente investigación.

En el caso de *N. macrocephala* se obtuvieron, en general, tasas de crecimiento poblacional más cercanas a la unidad en comparación con *M. crucigera*. Esto nos hace suponer que los problemas demográficos y de conservación de *N. macrocephala* se encuentran menos acentuados que para la otra especie. En *N. macrocephala*, tanto el establecimiento de plántulas como la germinación de semillas arrojaron números positivos, lo cual sugiere que sus poblaciones podrían mantenerse cercanas a la densidad actual de no acentuarse la pérdida de hábitat en su área de distribución que, como se ha mencionado con anterioridad, es muy restringida. Sin embargo, si se compara la dinámica de los estadios tempranos de desarrollo de esta especie (i.e. semillas y plántulas) con los de otras especies del mismo género pero que son más comunes en el área de estudio (por ejemplo, *Neobuxbaumia tetetzo* – Valiente-Banuet y Ezcurra 1991), puede constatarse que la principal limitante para el aumento en el tamaño poblacional de *N. macrocephala* se encuentra precisamente en el bajo éxito de la germinación y el establecimiento. Esto se puede corroborar con los resultados de nuestras simulaciones numéricas (Esparza 1998), que sugieren que el valor de λ puede llegar a ser mayor que la unidad únicamente al aumentar los valores de fecundidad (i.e. que se refieren precisamente al número de

plántulas emergidas) y los valores del establecimiento de plántulas.

Nuestros resultados sugieren que, con una $\lambda = 0.979$, como la que se obtuvo para 1997-98, la población tardaría alrededor de 140 años en disminuir hasta un tamaño de 5% del tamaño actual, mientras que con una $\lambda = 0.994$, como la obtenida en 1998-99, tardaría cerca de 500 años en alcanzar dicho tamaño poblacional. A partir de esto se puede concluir que la población estudiada de *N. macrocephala* no es viable a largo plazo bajo las condiciones demográficas observadas. Una de las maneras de incrementar su tasa de crecimiento poblacional sería favoreciendo las condiciones que permiten la germinación de semillas y el establecimiento de plántulas. Una de las causas importantes de mortalidad de plántulas en la zona de estudio es el pisoteo por ganado caprino, y el constante ramoneo que las cabras realizan en los arbustos que fungen como nodrizas de esta especie. Así, limitar el pastoreo por ganado caprino incrementaría las probabilidades de establecimiento de esta especie. Por otro lado, los análisis de elasticidad muestran que la sobrevivencia de los adultos es fundamental, sobre todo porque, al no haber establecimiento de nuevos individuos, la permanencia de la población depende de ellos. Es claro que al incrementar λ , el valor de los adultos en términos de su efecto sobre la tasa de crecimiento poblacional (elasticidad) disminuiría. Sin embargo, bajo las condiciones actuales es fundamental proteger a los individuos adultos. Es importante señalar que, en la zona de estudio, muchos adultos son lastimados (a machete) por los pobladores de la zona con el objeto de exponer sus parénquimas saturados de humedad y ofrecerlos como bebida al ganado caprino. Esta es una causa importante de mortalidad de adultos de *N. macrocephala* que también podría ser controlada al limitar el acceso de este tipo de ganado a la zona y al incrementar el nivel de conciencia ecológica de los pobladores de la región que, a su vez, deberían de contar con fuentes alternativas de ingresos adicionales a la cría de ganado caprino. En este sentido, queda claro una vez más que los problemas de conservación se encuentran íntimamente relacionados con los conflictos sociales y la situación económica y política de cada región, y que no es posible pretender solucionar alguno de estos aspectos sin abordar los otros. De esta forma, los programas de conservación ecológica no pueden concebirse independientemente de los programas de desarrollo social y de producción rural.

CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES.

1. Las tasas de crecimiento poblacional de *M. crucigera* y de *N. macrocephala* son negativas, es decir, las poblaciones se encuentran decreciendo numéricamente. Al ritmo de disminución actual, la población de *M. crucigera* podría reducirse a un 5% de su tamaño actual en menos de 30 años, mientras que la de *N. macrocephala* se reduciría a dicho tamaño en un tiempo de entre 140 y 500 años.
2. Para ambas especies los valores de elasticidad que resultaron mayores fueron los que se refieren a la permanencia de adultos (sobre todo los de mayor tamaño) en su misma categoría. Esto puede explicarse porque, al no haber entrada de nuevos individuos a la población, el mantenimiento de la misma depende de que los adultos presentes sobrevivan. Así, es importante proteger a estos individuos y generar las condiciones que permitan un incremento en su tasa de sobrevivencia en cada caso.
3. Las principales limitantes para el crecimiento de las poblaciones de *M. crucigera* y *N. macrocephala* son la germinación de semillas y la sobrevivencia de plántulas. Estos estadios presentan una mortalidad muy alta, dada principalmente por las condiciones de aridez de los sitios en que habitan. Aunque se espera que en años de mayor precipitación exista una mayor sobrevivencia de estos estadios, se recomienda que las prácticas de conservación que se apliquen vayan encaminadas a favorecer la entrada de nuevos individuos a la población. En este sentido, la presencia del ganado caprino parece ser un elemento negativo en ambos casos, pues provoca niveles de perturbación que son resentidos en mayor medida precisamente por los estadios más tempranos de desarrollo de las plantas.
4. Dadas las condiciones demográficas actuales de las poblaciones estudiadas, se recomienda reclasificar a *Mammillaria crucigera* en la categoría de **vulnerable** de la norma oficial vigente (su clasificación actual es de especie *rara*); por otro lado, se recomienda ubicar a *Neobuxbaumia macrocephala* en la categoría de **rara**, pues en la norma oficial vigente no se encuentra reportada bajo ninguna categoría de protección.

A continuación se presenta la lista de “Resultados y Productos” que se entregó a la CONABIO como parte del proyecto inicial. Según lo establecido en dicha lista, la información contenida en el reporte final cubre todos los compromisos adquiridos con dicha institución.

- a) Reporte de densidades poblacionales de ambas especies en las áreas de estudio.
- b) Análisis de la estructura poblacional (número de individuos en diferentes clases de edad y de tamaño) para el período 1997-1999.
- c) Datos empíricos sobre la biología reproductiva de las especies en condiciones naturales: temporadas de floración y fructificación, no. de frutos por planta, no. de semillas por fruto.
- d) Estimación y análisis de la tasa de crecimiento de las poblaciones para el período 1997-1999.
- e) Análisis de viabilidad poblacional basado en la tasa de crecimiento poblacional de dos años consecutivos para cada especie.
- f) Determinación (o corroboración, según el caso) del estatus de conservación de las especies según las categorías definidas en la norma oficial vigente.
- g) Evaluación de posibles amenazas para la persistencia, a mediano y largo plazo, de estas especies en sus respectivas zona de distribución.
- h) Lineamientos y propuestas para su conservación a largo.

Aquí, se presenta el calendario de actividades que se estableció al inicio del convenio, con el objeto de que sea posible verificar el cumplimiento de los tiempos comprometidos con la CONABIO para la realización del proyecto de investigación:

Mes	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Toma de datos fenológicos y observación de experimentos en el campo	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Captura de datos de campo	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Análisis de datos del período 1997-98	X	X										
Montaje de experimentos de germinación	X											
Montaje de experimentos de establecimiento	X											
Reporte Semestral						X						
Toma de datos de tamaño y de volumen											X	
Análisis de datos del periodo 1998-99											X	X
Reporte Final												X

BIBLIOGRAFÍA.

- Alvarez-Buylla, E. y Slatkin, M. (1994) Finding confidence limits on population growth rates: three real examples revisited. *Ecology* 75: 255-260.
- Anderson, E.F., Arias Montes, S. y Taylor, N.P. (1994) Threatened cacti of Mexico. Royal Botanical Gardens. Kew, U.K.
- Bravo-Hollis, H. y Sánchez-Mejorada, H. (1978, 1991) Las Cactáceas de México. Vols. I, II y III. UNAM, México.
- Cancino, J., Romero-Schmidt, H., Ortega-Rubio, A., León de la Luz, J.L. (1995) Observations on distribution and habitat characteristics of the endangered Mexican endemic cacti *Stenocereus eruca*. *Journal of Arid Environments* 29: 55-62.
- Caswell, H. (1989) Matrix population models. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts, USA.
- Contreras, C. (1999 – en preparación) Dinámica poblacional de *Mammillaria crucigera* (Cactaceae) una especie rara de la región de Tehuacán-Cuicatlán. Tesis de Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias, UNAM.
- Gaston, K.J. (1994) Rarity. Chapman and Hall. London
- van Groenendael, J., de Kroon, H. y Caswell, H. (1988) Projection matrices in population biology. *TREE* 3 (10): 264-269.
- Esparza, L. (1998) Estudio poblacional de *Neobuxbaumia macrocephala*: análisis matricial. Tesis de Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias, UNAM.
- Harper, J.L. (1981) The meanings of rarity, en: The biological aspects of rare plant conservation. Hugh Synge (ed). John Wiley & Sons Ltd. Pp 189-203.
- Hernández, H.M. y Godinez, H. (1994) Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. *Acta Botánica Mexicana* 26: 33-52.
- Hernández, H.M. y Bárcenas, R.T. (1995) Endangered cacti in the Chihuahuan desert: I. Distribution patterns. *Conservation Biology* 9(5): 1176-1188.
- Hunt, D. (1992) CITES Cactaceae checklist. Royal Botanical Gardens. Kew. U.K.
- Jordan, W.P. y Nobel, P. (1981) Seedling establishment of *Ferocactus acanthodes* in relation to drought. *Ecology* 62: 901-906.
- de Kroon, H., Plaisier, H., van Groenendael, J.M. and Caswell, H. (1986). Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology* 67(5): 1427-1431.
- López-Villavicencio, M. (1999) Dinámica poblacional de *Mammillaria magnimamma* en la Reserva del Pedregal de San Ángel. Tesis de Maestría en Ciencias (Ecología y Ciencias Ambientales). Facultad de Ciencias, UNAM.
- Mandujano Sánchez, 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, Centro de Ecología, UNAM.

- Martínez, J.G., Suzan, H., y Salazar, C.A. (1993) Espectos ecológicos y demográficos de *Ariocarpus trigonus* (Weber) Schumann. *Cact. Succ. Mex.* 38: 30-38.
- Martorel, C. y Peters, E. (en preparación) Conservación de cactáceas endémicas de Tehuacán-Cuicatlan. Reporte de Biología de Campo (1998-99). Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, UNAM.
- Nobel, P.S. (1994) Remarkable agaves and cacti. Oxford University Press. Oxford, U.K.
- Núñez Cosío, H. (1993) Determinación de edades de una cactácea columnar *Neobuxbaumia tetetzo* (Coulter) Backeberg en Zapotitlán de las Salinas, Puebla. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Schmalzel, R., Reichenbacher, F.W. & Rutman, S. 1995. Demographic study of the rare *Coryphanta robbinsorum* (Cactaceae) in Southeastern Arizona. *Madroño* 42(3): 332-348.
- Steenbergh, W.F. y Lowe, C.H. (1969) Critical factors during the first years of life of the saguaro (*Cereus giganteus*) at the Saguaro National Monument, Arizona. *Ecology* 50: 825-834.
- Steenbergh, W.F. y Lowe, C.H. (1983) Ecology of the saguaro: Growth and demography. National Park Services scientific monograph series: No. 8, 17. USA.
- Valiente-Banuet, A. y Ezcurra, E. (1991) Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisiana* in the Tehuacán valley, Mexico. *J. Ecol.* 79:961-971.
- Valiente-Banuet, A., Rojas-Martínez, A., Arizmendi, M.C. y Dávila, P. (1997) Pollination biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalensis* and *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, central Mexico. *Am. J. Bot.* 84(4): 452-455.
- Vilchis-Anaya, E. (1999 – en preparación) Demografía por edades de *Neobuxbaumia macrocephala* en Zapotitlán Salinas, Pue. Tesis de Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias, UNAM.

Figura 1. Comportamiento de la producción de botones, flores y frutos de la población de *Mammillaria crucigera* de noviembre de 1997 a junio de 1999.

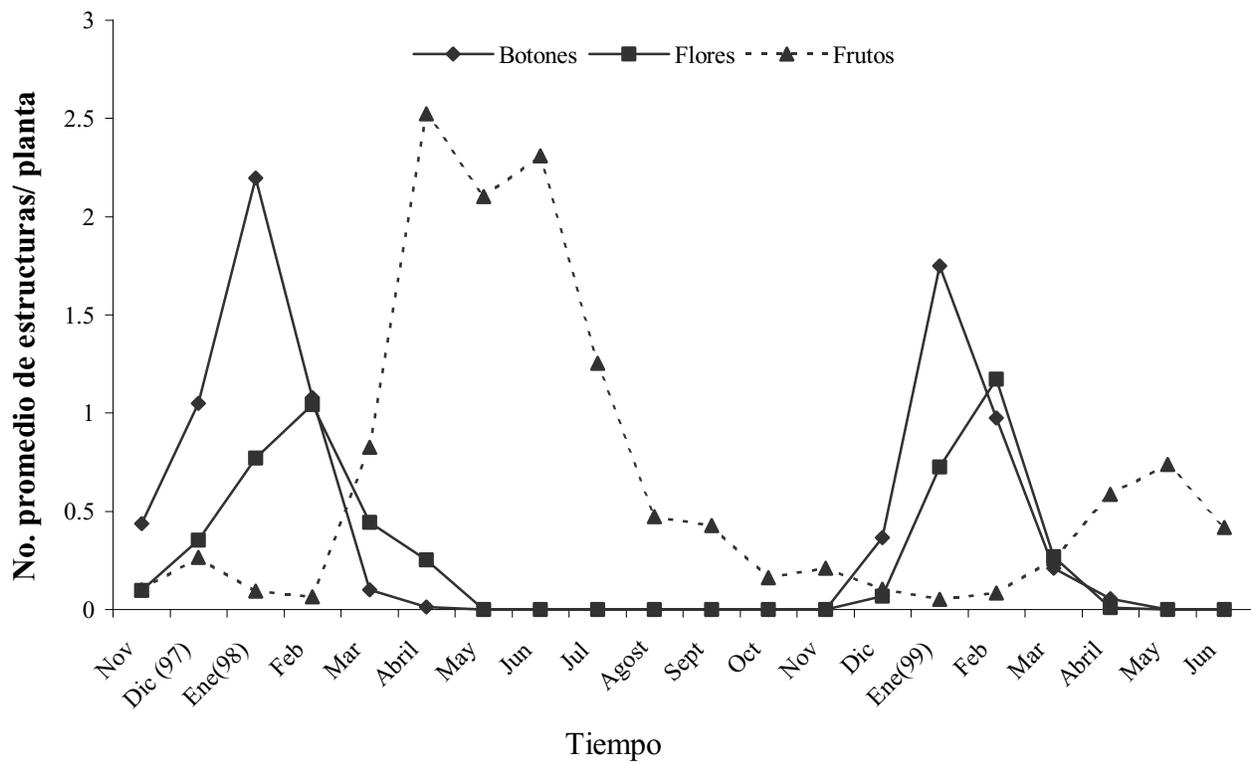
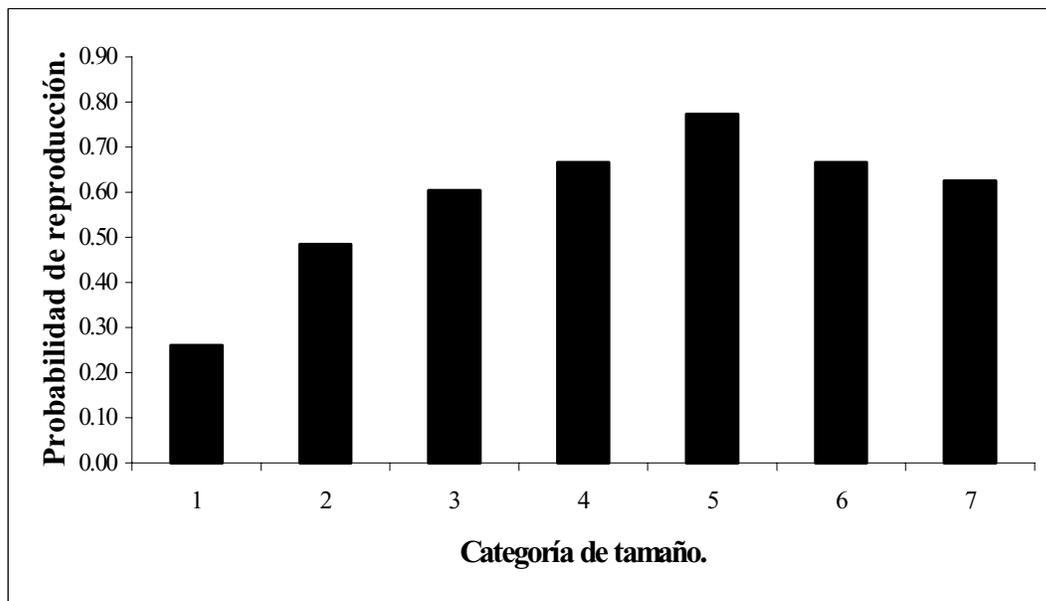


Figura 2. Probabilidad de reproducción de las categorías adultas de los individuos de *M. crucigera*. Periodo a) 1997-1998 y b) 1998-1999.

a)



b)

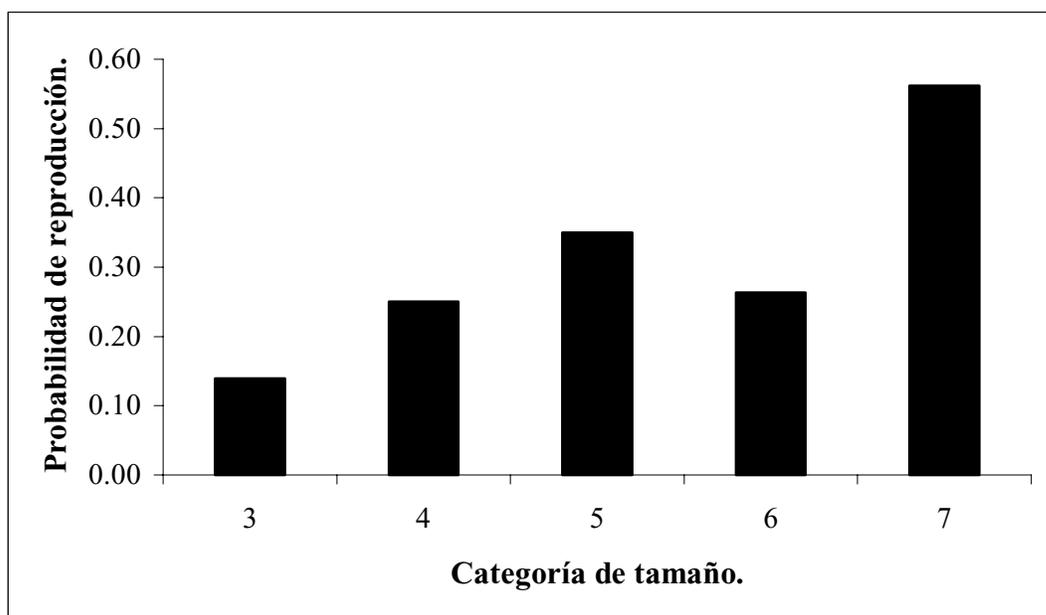


Figura 3. Curva de crecimiento individual de las plantas de *Mammillaria crucigera*.

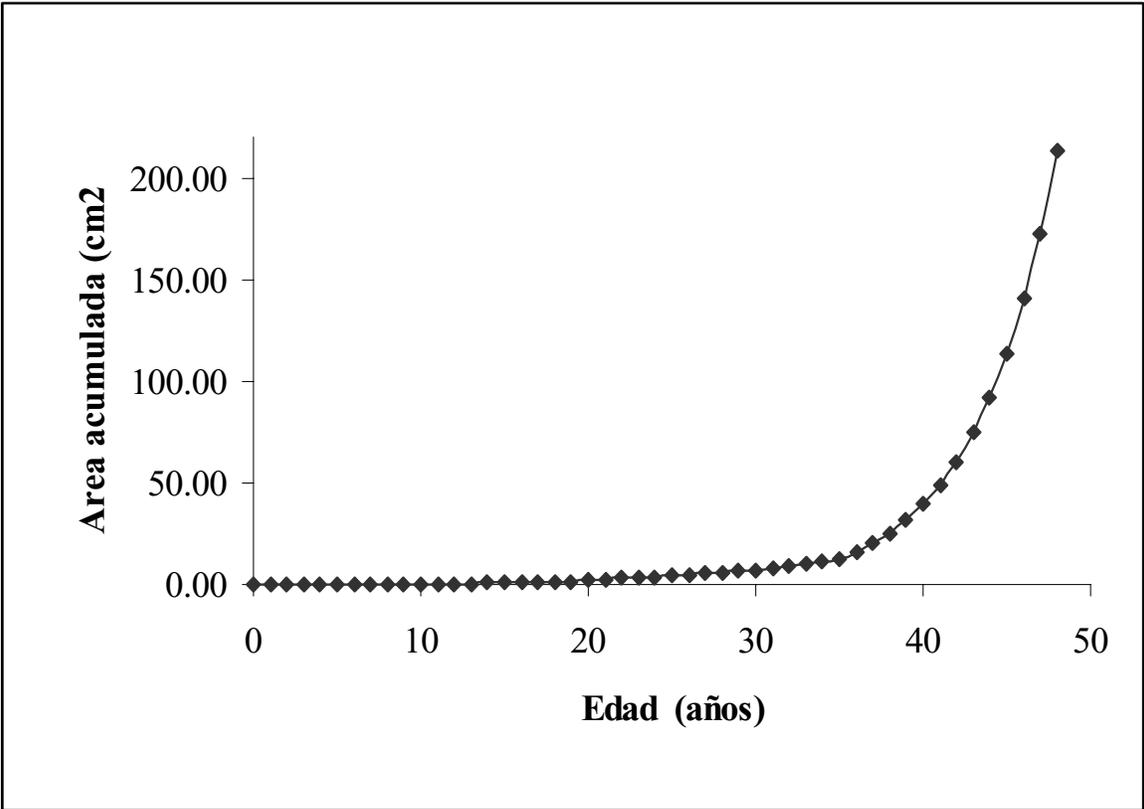


Figura 4. Estructura de edades observada de la población de *Mammillaria crucigera*

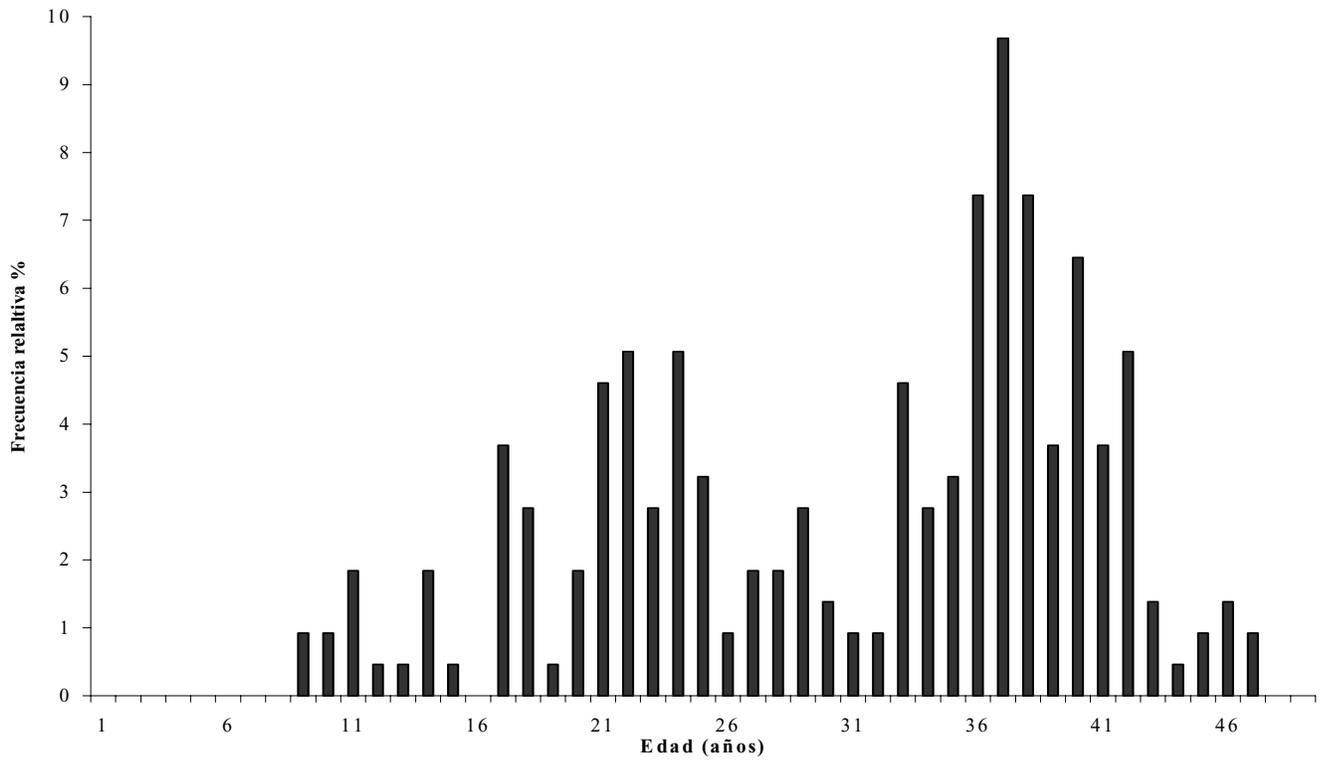
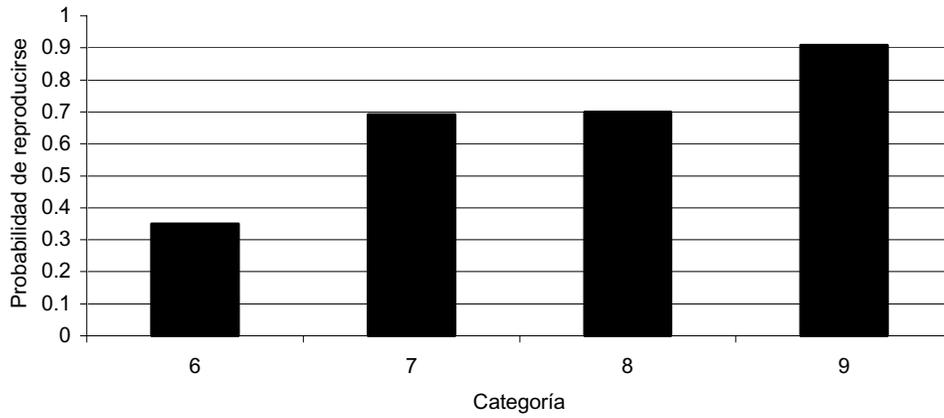


Figura 5. Probabilidad de reproducción de las cuatro categorías adultas de individuos de *Neobuxbaumia macrocephala*. a) 1997-98, b) 1998-99.

a)



b)

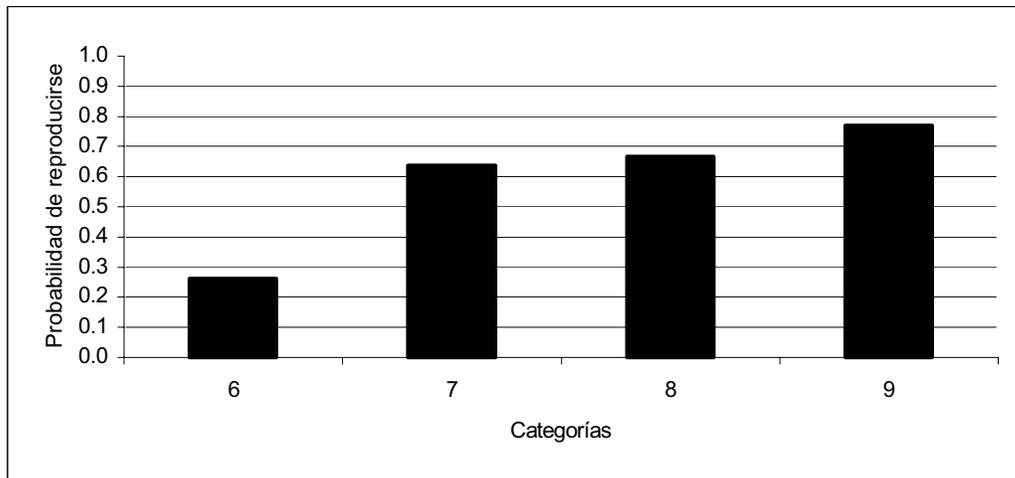


Figura 7. Curva de crecimiento individual (incluyendo su intervalo de confianza) de los individuos de *Neobuxbaumia macrocephala*.

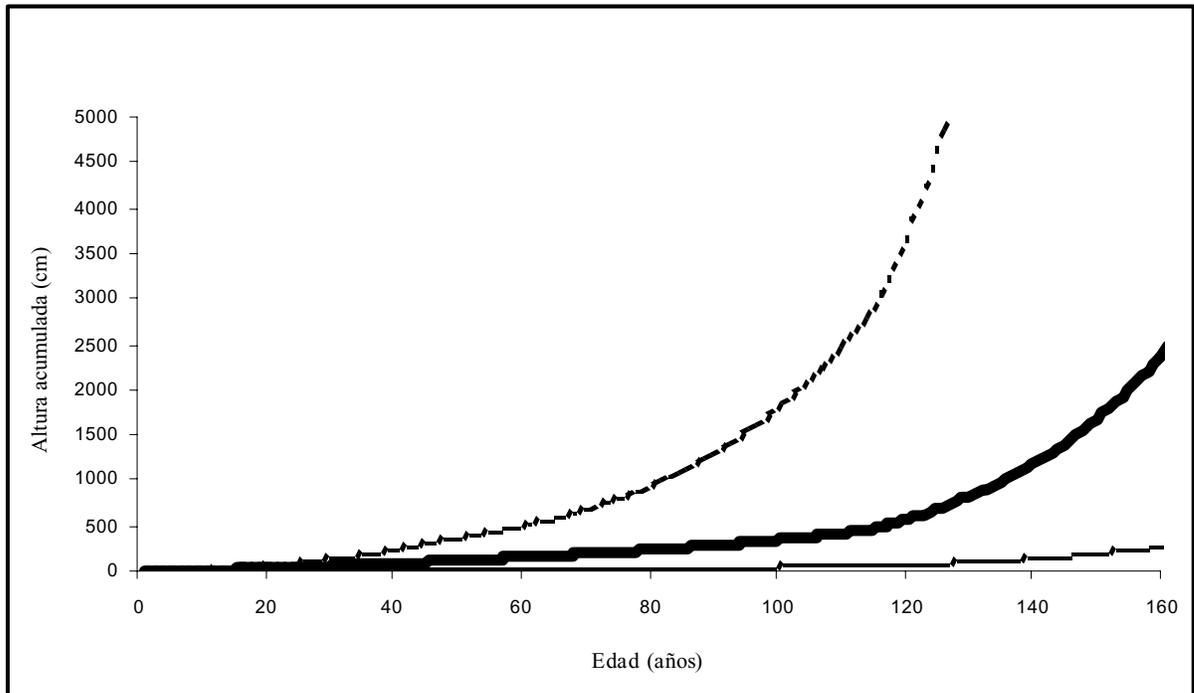


Figura 8. Estructura de edades observada de la población de *Neobuxbaumia macrocephala*.

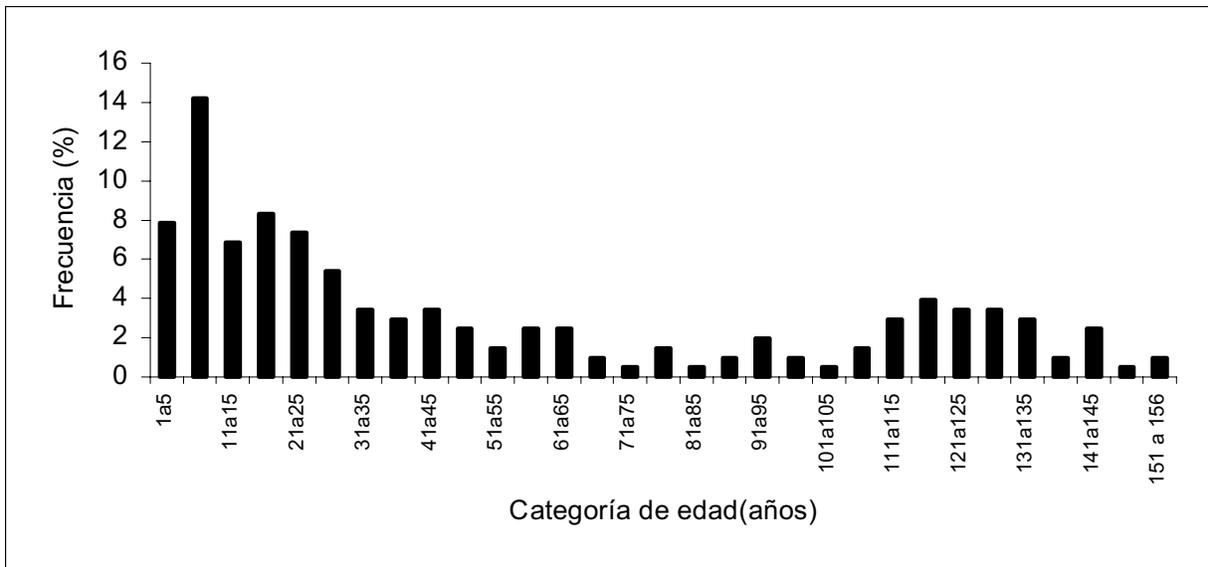


Tabla 1. Categorías de tamaño empleadas para el análisis demográfico de *M. crucigera*. El área acumulada se refiere a la sumatoria del área de todas las cabezas o tallos que integran a un individuo.

Categoría	Area acumulada (cm ²)	Estadio de desarrollo	Características reproductivas
0	0-0.1	Plántulas	No reproductivos
1	0.1-1.075	Juveniles	No reprod. (en general)
2	1.075-3.075	Adultos (2)	Reproductivos
3	3.075-10.075	Adultos (3)	“
4	10.075-17.075	Adultos (4)	“
5	17.075-24.075	Adultos (5)	“
6	24.075-31.075	Adultos (6)	“
7	31.075	Adultos (7)	“

Tabla 2. Tabla de Fecundidades por categoría de la población de *M. Crucigera*. Periodo a)1997-1998 y b) 1998-1999.

a)

Categoría de tamaño	Fi. total (n)	Frutos totales por categoría	Frutos por planta	Semillas por planta calculado	Plántulas por planta calculado	Plántulas totales calculado	Vx	Lx	Qx
0	1000	0	0	0	0	0	0.000	0.000	0.999
1	23	30	1.304	26.087	0.261	6.000	0.109	0.913	0.087
2	33	213	6.455	129.091	1.291	42.600	0.121	0.909	0.090
3	48	298	6.208	124.167	1.242	59.600	0.141	0.937	0.063
4	33	290	8.788	175.758	1.758	58.000	0.155	0.970	0.030
5	22	165	7.500	150.000	1.500	33.000	0.154	0.955	0.045
6	18	237	13.167	263.333	2.633	47.400	0.163	1.000	0.000
7	40	638	15.950	319.000	3.190	127.600	0.157	0.975	0.025

b)

Categoría de tamaño	Fi. total (n)	Frutos totales por categoría	Frutos por planta	Semillas por planta calculado	Plántulas por planta calculado	Plántulas totales calculado	Vx	Lx	Qx
0	1000	0	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.999
1	11	0	0.000	0.000	0.000	0.000	0.072	0.818	0.182
2	24	0	0.000	0.000	0.000	0.000	0.095	0.792	0.208
3	43	15	0.349	6.977	0.070	3.000	0.102	0.814	0.186
4	32	27	0.844	16.875	0.169	5.400	0.116	0.844	0.156
5	20	24	1.200	24.000	0.240	4.800	0.175	0.900	0.100
6	19	28	1.474	29.474	0.295	5.600	0.209	1.000	0.000
7	57	262	4.596	91.930	0.919	52.400	0.232	0.875	0.105

Tabla 2. Tabla de Fecundidades por categoría de la población de *M. Crucigera*. Periodo a)1997-1998.

a)

Categoría de tamaño	Fi. total (n)	Frutos totales por categoría	Frutos por planta	Semillas por planta calculado	Plántulas por planta calculado	Plántulas totales calculado	Vx	Lx	Qx
0	1000	0	0	0	0	0	0.000	0.000	0.999
1	23	30	1.304	26.087	0.261	6.000	0.109	0.913	0.087
2	33	213	6.455	129.091	1.291	42.600	0.121	0.909	0.090
3	48	298	6.208	124.167	1.242	59.600	0.141	0.937	0.063
4	33	290	8.788	175.758	1.758	58.000	0.155	0.970	0.030
5	22	165	7.500	150.000	1.500	33.000	0.154	0.955	0.045
6	18	237	13.167	263.333	2.633	47.400	0.163	1.000	0.000
7	40	638	15.950	319.000	3.190	127.600	0.157	0.975	0.025

Tabla 2. Tabla de Fecundidades por categoría de la población de *M. Crucigera*. Periodo b) 1998-1999.

b)

Categoría de tamaño	Fi. total (n)	Frutos totales por categoría	Frutos por planta	Semillas por planta calculado	Plántulas por planta calculado	Plántulas totales calculado	Vx	Lx	Qx
0	1000	0	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.999
1	11	0	0.000	0.000	0.000	0.000	0.072	0.818	0.182
2	24	0	0.000	0.000	0.000	0.000	0.095	0.792	0.208
3	43	15	0.349	6.977	0.070	3.000	0.102	0.814	0.186
4	32	27	0.844	16.875	0.169	5.400	0.116	0.844	0.156
5	20	24	1.200	24.000	0.240	4.800	0.175	0.900	0.100
6	19	28	1.474	29.474	0.295	5.600	0.209	1.000	0.000
7	57	262	4.596	91.930	0.919	52.400	0.232	0.875	0.105

Tabla 3. Matrices de transiciones para la población de *M. crucigera*. Período a) 1997. Probabilidad de germinación para el cálculo de fecundidad igual 0.01%.

a)

$$\lambda = 0.977$$

Categorías (t+1)	Categorías (t)								w	v
	0	1	2	3	4	5	6	7		
0	0	0.261	1.291	1.242	1.758	1.500	2.788	3.190	0.763	0.000
1	0.001	0.425	0.030	0	0	0	0	0	0.001	0.109
2	0	0.391	0.455	0	0	0	0	0	0.001	0.121
3	0	0.087	0.424	0.563	0	0	0	0	0.001	0.141
4	0	0	0	0.33	0.485	0	0	0	0.001	0.155
5	0	0	0	0.042	0.242	0.455	0	0	0.001	0.154
6	0	0	0	0	0.152	0.364	0.333	0	0.001	0.163
7	0	0	0	0	0.091	0.136	0.667	0.975	0.231	0.157
Qx	0.999	0.087	0.090	0.063	0.030	0.045	0	0.025		
N	100	23	33	48	33	22	18	40		

Tabla 4. Matrices de elasticidades para la población de *M. crucigera*. Periodo a)1997- 1998.

a)

Categorías (t+1)	Categorías (t)							
	0	1	2	3	4	5	6	7
0	0	0	0	0	0	0	0	<i>0.002</i>
1	<i>0.002</i>	0.002	0	0	0	0	0	0
2	0	<i>0.002</i>	0.002	0	0	0	0	0
3	0	0	<i>0.002</i>	0.003	0	0	0	0
4	0	0	0	<i>0.002</i>	0.002	0	0	0
5	0	0	0	0	<i>0.001</i>	0.001	0	0
6	0	0	0	0	<i>0.001</i>	<i>0.001</i>	0.001	0
7	0	0	0	0	0	0	<i>0.002</i>	0.973

Tabla 9. Matriz de elasticidades de *Neobuxbaumia macrocephala*. a) 1997-98. En negritas se marcan las cinco elasticidades de mayor valor.

a)

Categoría n_{t1}	Categoría inicial (n_{t0})									
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9
0	0	0	0	0	0	0	5.206E-05	6.087E-05	0.001	0.005
1	0.005	0.004	0	0	0	0	0	0	0	0
2	0	0.006	0.012	0	0	0	0	0	0	0
3	0	0	0.006	0.043	0	0	0	0	0	0
4	0	0	0	0.006	0.051	0	0	0	0	0
5	0	0	0	0	0.006	0.070	0	0	0	0
6	0	0	0	0	0	0.006	0.057	0.002	0	0
7	0	0	0	0	0	0	0.008	0.015	0	0
8	0	0	0	0	0	0	0	0.006	0.142	0.050
9	0	0	0	0	0	0	0	0	0.056	0.440

Tabla 9. Matriz de elasticidades de *Neobuxbaumia macrocephala*. a) 1997-98, b) 1998-99.
En negritas se marcan las cinco elasticidades de mayor valor.

a)

Categoría n_{t1}	Categoría inicial (n_{t0})									
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9
0	0	0	0	0	0	0	5.206E-05	6.087E-05	0.001	0.005
1	0.005	0.004	0	0	0	0	0	0	0	0
2	0	0.006	0.012	0	0	0	0	0	0	0
3	0	0	0.006	0.043	0	0	0	0	0	0
4	0	0	0	0.006	0.051	0	0	0	0	0
5	0	0	0	0	0.006	0.070	0	0	0	0
6	0	0	0	0	0	0.006	0.057	0.002	0	0
7	0	0	0	0	0	0	0.008	0.015	0	0
8	0	0	0	0	0	0	0	0.006	0.142	0.050
9	0	0	0	0	0	0	0	0	0.056	0.440

b)

Categoría n_{t1}	Categoría inicial (n_{t0})									
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9
0	0	0	0	0	0	0	1.003E-04	5.830E-04	0.003	0.005
1	0.008	0.053	0.000	0	0	0	0	0	0	0
2	0	0.008	0.016	0	0	0	0	0	0	0
3	0	0	0.008	0.040	0	0	0	0	0	0
4	0	0	0	0.008	0.056	0	0	0	0	0
5	0	0	0	0	0.008	0.043	0	0	0	0
6	0	0	0	0	0	0.008	0.070	0	0	0
7	0	0	0	0	0	0	0.008	0.079	0	0
8	0	0	0	0	0	0	0	0.007	0.327	0.021
9	0	0	0	0	0	0	0	0	0.025	0.201

Tabla 7. Categorías de tamaño utilizadas para el análisis de la dinámica poblacional de *N. macrocephala*. La altura total se refiere a la sumatoria de las alturas de todas las ramas de un individuo.

Categoría	Altura total (cm)	Características
Individuos no reproductivos		
0	0 a 1	Plántulas
1	>1 a 5	
2	>5 a 15	} Juveniles
3	>15 a 45	
4	>45 a 135	
5	>135 a 300	
Individuos potencialmente reproductivos		
6	>300 a 550	Adultos
7	>550 a 850	
8	>850 a 1050	
9	>1050	

Tabla 6. Resumen de la fecundidad de los individuos de *Neobuxbaumia macrocephala*.
b)1998-99

b)

Categoría	Número de frutos/categoría	Promedio de frutos/ind/cat	Promedio de semillas/ind/cat	Fecundidad
6	15 ± 1.619	0.789	310.066	7.364
7	42 ± 4.332	3.818	1499.591	35.615
8	43 ± 4.757	3.583	1407.354	33.425
9	107 ± 10.051	8.231	3232.635	76.775

Nota: El promedio de semillas por fruto para todas las categorías fue de 392.750 ± 161.282 ; mientras que la probabilidad de germinación fue de 0.024 para todas las categorías.

Tabla 6. Resumen de la fecundidad de los individuos de *Neobuxbaumia macrocephala*.
a)1997-98, b)1998-99

a)

Categoría	Número de frutos/categoría	Promedio de frutos/ind/cat	Promedio de semillas/ind/cat	Fecundidad
6	71 ± 7.258	3.550	1652.115	4.130
7	128 ± 14.559	9.846	4582.25	11.456
8	88 ± 9.355	8.800	4095.385	10.238
9	300 ± 23.946	27.273	12692.310	31.731

Nota: El promedio de semillas por fruto para todas las categorías fue de 465.385 ± 209.112 ; mientras que la probabilidad de germinación fue de 0.0025 para todas las categorías.

b)

Categoría	Número de frutos/categoría	Promedio de frutos/ind/cat	Promedio de semillas/ind/cat	Fecundidad
6	15 ± 1.619	0.789	310.066	7.364
7	42 ± 4.332	3.818	1499.591	35.615
8	43 ± 4.757	3.583	1407.354	33.425
9	107 ± 10.051	8.231	3232.635	76.775

Nota: El promedio de semillas por fruto para todas las categorías fue de 392.750 ± 161.282 ; mientras que la probabilidad de germinación fue de 0.024 para todas las categorías.

Tabla 9. Matriz de elasticidades de *Neobuxbaumia macrocephala*. b) 1998-99. En negritas se marcan las cinco elasticidades de mayor valor.

Categoría n_{t1}	Categoría inicial (n_{t0})									
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9
0	0	0	0	0	0	0	1.003E-04	5.830E-04	0.003	0.005
1	0.008	0.053	0.000	0	0	0	0	0	0	0
2	0	0.008	0.016	0	0	0	0	0	0	0
3	0	0	0.008	0.040	0	0	0	0	0	0
4	0	0	0	0.008	0.056	0	0	0	0	0
5	0	0	0	0	0.008	0.043	0	0	0	0
6	0	0	0	0	0	0.008	0.070	0	0	0
7	0	0	0	0	0	0	0.008	0.079	0	0
8	0	0	0	0	0	0	0	0.007	0.327	0.021
9	0	0	0	0	0	0	0	0	0.025	0.201