

Fenología reproductiva de *Ferocactus robustus* en San Mateo Tlaíxpan, Tecamachalco, Puebla, México

González Machorro Eva María¹ & Navarro Carbajal María del Carmen^{1*}

Resumen

La población estudiada de *Ferocactus robustus* ha disminuido, dada su importancia económica y cultural para los habitantes de San Mateo Tlaíxpan; describir la fenología reproductiva, evaluar la posible relación entre la producción de estructuras reproductivas y el tamaño de las plantas y si el volumen del fruto determina la cantidad de semillas, proporcionará información para la preservación de la especie. Se registró la altura de 170 individuos y el número de estructuras reproductivas que produjeron; se observó la transición de botón a fruto y se determinó el promedio de semillas por fruto. Los ejemplares con alturas superiores a 80 cm produjeron mayor número de estructuras reproductivas. Las épocas de mayor producción de botones, flores y frutos ocurrieron de octubre a diciembre de 2004 y de mayo a julio de 2005. En promedio, 3.14% de los botones transitan a fruto y el volumen del último no determina el número de semillas.

Palabras clave: Fenología, *Ferocactus robustus*, producción de frutos, Tecamachalco.

Abstract

The *Ferocactus robustus* population has declined, because of its economic and cultural importance for the inhabitants of San Mateo Tlaíxpan. Describing the reproductive phenology, assessing the possible relationship between the production of reproductive structures with plants size also if the fruit volume determines the amount of seeds, will provide information for the species preservation. The height of 170 individuals was registered and the number of reproductive structures that were produced; the transition from bud to fruit was observed and the average of seeds for fruit was determined. The individuals with heights of up to 80 cm produced more reproductive structures. The increased production of bud, flowers and fruit occurred from October to December 2004 and from May to July 2005. In average 3.14% of the bud transited to fruit and the volume of the last one does not determine the number of seeds.

Key words: Phenology, *Ferocactus robustus*, fruit production, Tecamachalco.

Introducción

En cactáceas, particularmente del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, México se

han estudiado diversos aspectos como la taxonomía (Hunt & Taylor 1986, 1990; Bravo-Hollis & Sánchez-Mejorada 1991, 1995; Hernández & Godínez 1994; Casas

¹ Laboratorio de Ecología Vegetal, Escuela de Biología, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. Boulevard Valsequillo y Avenida San Claudio. Edificio 112-A, Ciudad Universitaria. Colonia Jardines de San Manuel. C. P. 72570. Tel: (222) 2295500 ext. 7074

*Autor de correspondencia: maria.navarro@correo.buap.mx

Eva María González Machorro

FOTO 1. Individuo de *Ferocactus robustus* en San Mateo Tlaíxpan, Tecamachalco, Puebla.

& Valiente-Banuet 2001; Peters & Martorell 2001; Godínez-Álvarez *et al.* 2008); el efecto del tipo de suelo en la distribución (Aguilera 1970); la importancia de la asociación con plantas nodriza (Valiente-Banuet & Ezcurra 1991); protección contra la herbivoría tanto del individuo como de las flores y frutos (Franco & Nobel 1989; Valiente-Banuet & Ezcurra 1991; Nobel *et al.* 1992); germinación de las semillas (Jordan & Nobel 1981; Del Castillo 1988; Vega-Villasante *et al.* 1996; Rojas-Aréchiga & Vázquez-Yanes 2000); así como aspectos demográficos (Valverde 1999; Ortega-Baes 2001; Mendoza-Martínez 2003; Godínez Álvarez & Valiente-Banuet 2004),

Una característica relacionada con la capacidad para producir botones, flores, frutos y semillas es el tamaño de la planta; generalmente, los organismos más grandes en una población son los más fértiles (Ollerton & Lack 1998). Además, la producción de semillas desempeña un papel importante en especies que dependen de la reproducción

sexual para reclutar nuevos individuos. En *Stenocereus griseus*, *Stenocereus respandus*, *Pilosocereus lanuginosus* (Ruíz *et al.* 2000; Petit 2001), *Echinocactus platyacanthus* (Díaz 2005), *Mammillaria crucigera* (Valverde 1999), *Ferocactus cylindraceus* y *Ferocactus wislizenii* (McIntosh 2002) se encontró que el tamaño o número de ramas de las plantas está relacionado positivamente con la cantidad de estructuras reproductivas que producen. Por otro lado, Díaz (2005) mostró en *Echinocactus platyacanthus* que el volumen del fruto influye significativamente en el número de semillas que contiene.

Los conocimientos acerca de la fenología de cactáceas ayudan a entender los procesos que influyen en la reproducción sexual, como la relación con polinizadores, las causas bióticas y abióticas que determinan la fenología y el éxito en la reproducción sexual en poblaciones naturales, incluso con fines económicos y de conservación (McIntosh 2002; Piña 2000; Díaz 2005). Se han estudiado aspectos fenológicos en algunas

especies del género *Mammillaria* (Cabrera & Gómez 2004; Castillo 2004; Navarro & Juárez 2006), así como para otras especies como *Echinocactus platyacanthus* (Eguiarte 2000; Díaz 2005; Jiménez-Sierra 2008), *Echinomastus erectocentrus* var. *acunenensis* (Johnson 1992), *Melocactus curvispinus* (Nassar & Ramírez 2004), *Neoraimondia arequipensis* subsp. *roseiflora* (Novoa *et al.* 2005), *Pilosocereus* sp, *Cereus hexagonus*, *Monvillea* cf. *smithiana* (Ruíz *et al.* 2000), *Stenocereus griseus*, *Subpilocereus repandus* y *Pilosocereus lanuginosus* (Petit 2001).

Para el género *Ferocactus* se han registrado datos de fenología reproductiva en *F. histrix* (Escobar & Huerta 1999), *F. cylindraceus*, *F. wislizeni* (McIntosh 2002) y *Ferocactus robustus* (Piña 2000; Carrillo 2006). En esta última especie, la época reproductiva ocurre durante todo el año y la elevada productividad está marcada por temporadas de sequías y lluvias. La mayoría de los organismos (48%) de la población presenta tallas de aproximadamente 1.5 m de altura y 3 m de diámetro; el promedio de semillas fue de 259 y depende de los polinizadores para producirlas; debido a la baja producción de néctar en las flores, que genera un decremento en los visitantes florales (abejas oligolécticas del género *Diadasia*) que fecunden los óvulos, además al poseer un sistema reproductivo xenogámico facultativo, presenta autocompatibilidad parcial del polen lo que disminuye la cantidad de frutos que se producen, pues se ha observado que los frutos provenientes de flores autopolinizadas tienden a producir menos semillas y son más susceptibles a la aborción (Piña 2000). También el tamaño de las plantas, la asignación de recursos y la disponibilidad de agua son factores importantes en la generación de estructu-

ras reproductivas y la maduración de las mismas (Johnson 1992; Weiher *et al.* 1998; Eguiarte 2000; Petit 2001; Novoa *et al.* 2005; Jiménez - Sierra *et al.* 2007).

En la localidad de San Mateo Tlaíxpan, Tecamachalco, Puebla, la población de *Ferocactus robustus* se ha reducido debido a que los tallos de las plantas son usados como leña y sus frutos son extraídos para el consumo humano; además, los habitantes de la región tienen la creencia de que al colocar piedras sobre las plantas, cuando mueran no atravesarán un camino de espinas afectando con esto, a los individuos. Por lo tanto, estudiar la fenología reproductiva de la especie permitirá generar conocimientos acerca de su biología reproductiva, que serán útiles en la implementación de estrategias para la conservación de sus poblaciones. El objetivo de este trabajo fue describir la fenología reproductiva de la especie, evaluar la posible relación entre la cantidad de estructuras reproductivas y el tamaño de las plantas y si el volumen del fruto determina la cantidad de semillas que produce.

Material y métodos

Especie y sitio de estudio

Ferocactus robustus (Pfeiff.) Britton & Rose, es un cactus clonal cespitoso de vida larga que forma montículos constituidos por tallos verdes, de forma ovoide o cilíndrica de aproximadamente 10 cm de diámetro y de 8 a 10 costillas; cada montículo se considera como un individuo o clon (Foto 1). Presenta flores amarillas con franjas rojas de aproximadamente 3 cm de longitud; sus frutos son globosos, amarillos, con una pulpa semijugosa de 1.6 a 2.5 cm de largo y de 1.3 a 2.0 cm de ancho (Foto 2). Las semillas son negras (Arias *et al.* 1997). Presenta un sistema reproductivo xenogámico facultativo y su producción de

estructuras reproductivas es asincrónica (Piña 2000). Se propaga vegetativamente, por la separación de fragmentos de tallos, que presentan raíces secundarias formadas a partir de los restos de la raíz principal o de porciones de los tallos de la parte central que se marchitan y pulverizan, lo que permite que la planta quede separada por una zona de tejido muerto de la que se originan nuevos tallos en la base de los tallos aledaños a esta zona (Carrillo-Ángeles *et al.* 2005).

Ferocactus robustus es una especie endémica del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, en los estados de Puebla y Oaxaca (Bravo-Hollis & Sánchez Mejorada 1991). Comúnmente se le llama biznaga y aún no se encuentra catalogada en ninguna categoría de riesgo.

La zona de estudio se localiza en el cerro “El Águila” al noreste de San Mateo Tlaixpan, en el municipio de Tecamachalco, Puebla, a 2110 msnm. Presenta un clima semicálido con lluvias en verano y el tipo de vegetación corresponde con matorral xerófilo (INEGI-1997).

Fenología reproductiva

En septiembre de 2004 los individuos de la población fueron censados y se les midió la altura para determinar la estructura de tamaños. Con la finalidad de identificar a los individuos reproductivos, todas las estructuras reproductivas fueron marcadas con pintura, y clasificadas en alguna de las siguientes categorías: botones, flores, frutos inmaduros y frutos maduros; asimismo, se registró quincenalmente la aparición de nuevas estructuras durante un año.

En enero de 2008 se seleccionaron 20 plantas reproductivas (de 81 a 130 cm de altura) y se marcaron 5 tallos por planta (clon), en los cuales se registró el total de botones para observar su transición hasta frutos; las plantas y los tallos fueron elegidos al azar dentro de la población. Durante el periodo reproductivo de 2008 (enero a junio), cada tercer día se registro el número de

estructuras reproductivas abortadas (cuando la estructura se desprendía de la aréola y los botones florales no se desarrollaban a flor; ni las flores, se transformaban en frutos), el número de estructuras reproductivas depredadas; así como la aparición de nuevos botones. A partir de estos datos calculamos la probabilidad de transición de las estructuras reproductivas de una fenofase a otra.

Del total de frutos presentes en la población se eligieron de manera aleatoria 24 frutos, de los cuales se midió su diámetro y longitud con un vernier digital. Para estimar el volumen de los mismos se utilizó la fórmula $(V=1/3 \pi (D/2)^2 t$; donde V = volumen aproximado, D = diámetro de la parte más ancha, π = 3.1416 y t = longitud (Hernández & Treviño 1998).

Posteriormente los frutos fueron colectados y abiertos con una aguja de disección, para extraer las semillas: éstas, se lavaron con agua corriente y fueron secadas a temperatura ambiente. De cada fruto se registró el número de semillas para estimar el promedio por fruto.

Para comparar la variación de la producción de estructuras reproductivas con respecto a la categoría de altura (I, II, III, IV y V) y al tipo de estructura (botones, flores y frutos), los datos del número de estructuras reproductivas se sometieron a un análisis de varianza de dos factores, previa transformación logaritmo natural para cubrir los supuestos de normalidad. Las diferencias entre los grupos se determinaron mediante una prueba de Tukey. Se realizó un análisis de correlación simple con el objeto de evaluar la posible relación entre el volumen del fruto y número de semillas por fruto. En ambos casos se utilizó el programa Statistica ver. 6.0.

Resultados

Se registraron 170 individuos (clones) en la población de *F. robustus*, agrupados de acuerdo a la altura en cinco categorías; la ma-



FOTO 2. Fruto de *Ferocactus robustus* donde se aprecian las semillas.

yoría de organismos (34.11%) pertenecieron a la categoría I; mientras que sólo el 2.9% se agruparon en la categoría V (Cuadro 1).

La época reproductiva se observó de octubre de 2004 a julio de 2005, de manera asincrónica con superposición de cada fenofase. En marzo del 2005 el 46% de las plantas se encontraron en estado vegetativo (*i. e.* sin estructuras reproductivas). Los mayores porcentajes de individuos

con botones (68%), flores (41%) y frutos inmaduros (63%) se apreciaron en julio del mismo año; los frutos maduros fueron observados en el 60% de la población en octubre de 2004 (Fig. 1).

Se observaron diferencias significativas entre las categorías de altura ($F=36.15$, $P=0.00$) y la producción de estructuras reproductivas ($F=33.62$, $P=0.00$) mientras que en la interacción entre ambos factores no existió diferencia ($F=0.664$, $P=0.78$). (Fig. 2).

La menor probabilidad de transición ocurrió de botones a flores (0.14); en contraste, el 80% de las flores genera frutos inmaduros (Fig. 3).

Los tallos de las plantas presentaron en promedio mayor pérdida de botones exclusivamente por abortos (38.4 ± 1.7 , media \pm DE); en contraste, en los frutos inmaduros la mayor pérdida ocurrió por depredación (12.5 ± 0.4). En el 63% de los tallos se observó la aparición de nuevos botones durante el período de estudio.

El volumen promedio del fruto fue de 6.6 ± 2.45 cm³ (media \pm DE); produce 442.9 ± 31.48 (media \pm DE) semillas y no existe relación entre ambas variables ($r=0.11$, $P=0.604$).

CUADRO 1. Categorías de altura para los individuos de una población de *Ferocactus robustus* en San Mateo Tlaixpan, Tecamachalco, Puebla ($N=170$).

Categoría	Altura (cm)	Número de individuos	Porcentaje
I	9-33.2	58	34.11
II	33.3-57.4	52	30.58
III	57.5-81.6	34	20.0
IV	81.7-105.8	21	12.35
V	105.9-130	5	2.9

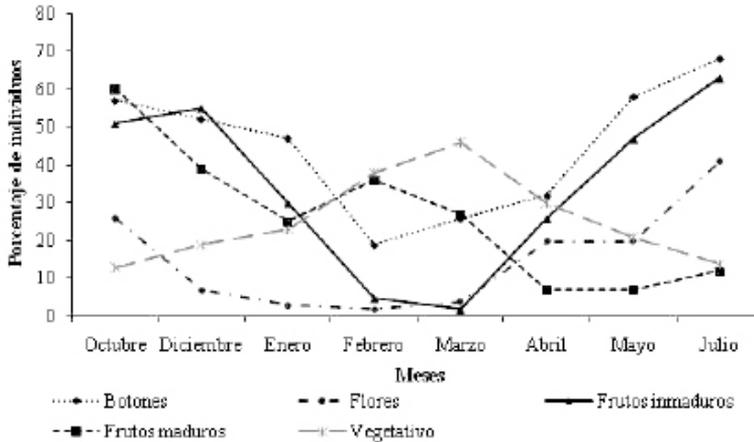


FIGURA 1. Porcentaje de individuos de *Ferocactus robustus* en las diferentes etapas fenológicas registradas de octubre de 2004 a julio de 2005 en el cerro de San Mateo Tlaixpan, Tecamachalco, Puebla.

Discusión

Los organismos de *Ferocactus robustus* en San Mateo Tlaixpan, presentaron alturas de 1.3 m y otras poblaciones de Zapotitlán de las Salinas, se observaron plantas de 3m de diámetro y hasta 1200 tallos en un solo montículo (Piña 2000; Carrillo 2006). Estas plantas de grandes tamaños en una población posiblemente correspondan a individuos longevos que se establecieron en condiciones ambientales favorables y se han mantenido a lo largo del tiempo (Jordan & Nobel 1979; Godínez-Álvarez *et al.* 2003). Lo anterior sugiere que las plantas en San Mateo Tlaixpan no se han mantenido tanto tiempo como las de Zapotitlán de las Salinas, posiblemente por diferencias en la asignación de recursos en los distintos habitats (Carrillo 2006).

Dada su naturaleza clonal, esta planta puede presentar individuos de diferentes tamaños que no necesariamente se correlacionan con la edad; posiblemente en la población estudiada exista una gran canti-

dad de tallos generados por la separación de fragmentos, o porque los tallos de la parte central se hayan marchitado hasta que el tejido muere (Carrillo-Ángeles *et al.* 2005). Por otro lado, la presencia de un gran número de individuos pequeños sugiere que las plantas de *F. robustus* se propagan vegetativamente, debido a que no se encontraron plántulas en el sitio de estudio a pesar de la gran cantidad de semillas que producen sus frutos.

La mayor parte de organismos se agrupa en las categorías pequeñas, semejante a la población de Zapotitlán de las Salinas. Este patrón es, quizá resultado de la lenta transición de las primeras clases de tamaño a las siguientes, además de la retrogresión de los individuos a tamaños menores por medio de propagación clonal, establecimiento y supervivencia de los tallos (Mandujano *et al.* 2001), pues se ha observado que colonias cercanas corresponden al mismo genotipo (Carrillo 2006). Posiblemente la presencia de gran número de individuos pertenecientes a categorías de tallas pequeñas también podría relacionarse con un buen recluta-

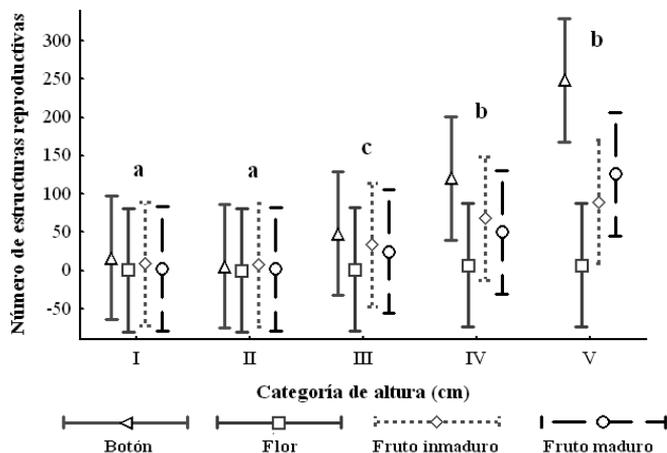


FIGURA 2. Producción de estructuras reproductivas entre categorías de tamaño (altura) y entre tipo de estructura (botones, flores y frutos) de los individuos en la población de *Ferocactus robustus* en el cerro de San Mateo Tlaixpan, Tecamachalco, Puebla (Media + DE). Letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.05$) en el número de estructuras reproductivas por categoría de tamaño.

miento a nivel sexual en épocas favorables (Carrillo 2006), y a la existencia de periodos de tiempo en que las condiciones ambientales no son las óptimas para la germinación y establecimiento de plántulas. Un resultado que apoya la posibilidad de reclutamiento en estas poblaciones naturales es que en condiciones de invernadero aproximadamente el 80% de las semillas de la especie germinan sin necesidad de escarificación (Piña 2000; Navarro & González 2007).

La época reproductiva de *F. robustus*, ocurrió durante toda la etapa de muestreo; se detectó superposición de todas las fenofases lo que coincide con otros estudios para la misma especie (Piña 2000; Carrillo 2006); así como, para *Ferocactus histrix* (Del Castillo 1988; Escobar & Huerta 1999), *Stenocereus gummosus*, *Stenocereus quereta-*

roensis, *Mammillaria crucigera*, *Echinocereus pulchellus* var. *pulchellus* y *Stenocactus crispatus* (León de la Luz & Domínguez 1991; Lomeli-Mijes & Pimienta-Barrios 1993; Contreras 2000; Navarro & Flores 2002; López & Navarro 2009).

Este patrón asincrónico y extendido puede ser una estrategia de los individuos que previene la competencia intraespecífica por polinizadores y dispersores al permanecer con flores y frutos durante largas temporadas (Rathcke & Lacey 1985); ocasionado por factores intrínsecos como el tamaño y el genotipo de la planta (Eguiarte 2000). Además podría estar determinada por la cantidad de recursos disponibles (Valverde 1999), puesto que se ha observado que la disponibilidad de agua en el hábitat y en la estructura de la planta favorece la pro-

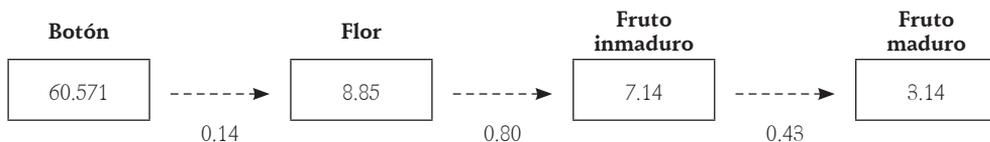


FIGURA 3. Probabilidades de transición de las estructuras reproductivas de *Ferocactus robustus* en San Mateo Tlaixpan, Tecamachalco, Puebla. Los valores dentro de los cuadros indican el número promedio de estructuras, los números intercalados representan probabilidades de transformación entre las diferentes etapas.

ducción de flores y el desarrollo de frutos en *F. robustus* (Piña 2000; Carrillo 2006). Lo anterior sugiere que el inicio de las lluvias induce a la producción de estructuras reproductivas, en virtud de que el 60% de los individuos de la población de Tecamachalco comenzaron a producir estructuras al iniciar esta época (marzo-abril del 2005).

El tamaño de las plantas es otro factor relacionado con la producción de estructuras reproductivas; se observó que los individuos pertenecientes a las categorías III, IV y V (57.5-130 cm) generaron mayor cantidad de botones, flores y frutos que las plantas de las otras categorías.

Se encontró variación entre la altura de las plantas de *F. robustus* y la producción de estructuras reproductivas ($F= 36.15$, $P= 0.00$); lo mismo se ha registrado para *Ferocactus cylindraceus*, *Ferocactus wislizeni* (McIntosh 2002), *E. platyacanthus* (Eguiarte 2000; Díaz 2005), *Mammillaria hamata* (Castillo 2004), *Stenocereus griseus* (Ruiz *et al.* 2000), *Stenocereus respandus*, y *Pilosocereus lanuginosus* (Petit 2001). Los individuos con mayores tallas o con mayor número de ramificaciones posiblemente sean capaces de adquirir mayor cantidad de recursos e invertirlos tanto en el crecimiento como en la reproducción sexual y así asegurar su descendencia (Díaz 2005).

A pesar de que las plantas son reproductivamente activas, se observó que una baja proporción de botones llegan a fructificar, similar a la población del Valle de Tehuacán (Carrillo 2006). La mayoría de los botones (86%), fueron abortados; este valor es semejante al observado en *Pterocereus gaumeri* (88-96%) y superior a los registrados en *Stenocereus gummosus* (41%), *Echinocereus pulchellus* var. *pulchellus* (56 - 75%) y *Peniocereus striatus* (55%). (Méndez *et*

al. 2005; León de la Luz & Domínguez 1991; Navarro & Flores 2002; Cervantes-Corral *et al.* 2004). Algunos factores que pueden influir en este patrón son: la disponibilidad de recursos posiblemente agua (León de la Luz & Domínguez 1991; Johnson 1992; Méndez *et al.* 2005). En *F. robustus* la producción de estructuras reproductivas sufre un incremento conforme se presentan las lluvias en el sitio de estudio (abril a octubre de 2008), las cuales permiten a las plantas adquirir mayor tamaño, generar más tallos y un incremento en la posibilidad de desarrollar estructuras reproductivas; el lugar de crecimiento (condiciones de humedad y luz); la acción de patógenos y de herbívoros (Jordano 2004).

Para los individuos de *Ferocactus robustus*, en Tehuacán, se observó que cuando ocurrió autogamia, solo el 25% de los frutos alcanzan la maduración y en promedio se generan 96 semillas por fruto; en contraste 85% frutos y 315 semillas se generan a partir de polinización cruzada (Piña 2000). El porcentaje de frutos que alcanzaron la madurez en la población estudiada (43%), sugiere que en la mayoría de las flores que produjeron las plantas de Tecamachalco, posiblemente ocurrió autogamia, que no permitió la fecundación de los óvulos ni la formación de frutos.

A pesar de que los frutos de *F. robustus* producen en promedio gran número de semillas (442) no se observaron plántulas en el sitio de estudio; posiblemente, debido a la escasez de situaciones favorables como lluvia abundante y temperaturas óptimas que faciliten la germinación y a la escasez de plantas nodriza que garanticen el crecimiento y establecimiento de nuevos individuos (Piña 2000). Se ha observado que posterior a la germinación, las plántulas

FOTO 3. Individuo de *Ferocactus robustus* en floración.

son individuos muy vulnerables que están expuestos a diversas amenazas bióticas (herbivoría, competencia, alelopatía) y abióticas (deseccación del suelo, niveles de radiación, sitios y temperaturas inadecuadas) que limitan su supervivencia, provoca que sólo una pequeña fracción de los individuos consiga establecerse y que la fase de plántula sea una de las etapas más críticas en el ciclo de vida (Padilla 2008).

En *F. robustus*, el tamaño del fruto no determina la cantidad de semillas que contiene, similar a *Pterocereus gaumeri* (Méndez *et al.* 2005), *Mammillaria crucigera* (Valverde 1999), y en contraste con *Echinocactus platyacanthus* (Díaz 2005). El número de semillas puede ser el reflejo de la presencia de polinizadores, de la viabilidad,

identidad y cantidad de polen que permite la fecundación de los óvulos, así como de la disponibilidad de recursos que posibiliten invertir energía para producir semillas (Johnson 1992; Piña 2000)

Literatura citada

- Aguilera H N. 1970. Suelo de las zonas áridas de Tehuacán, Puebla y sus relaciones con las cactáceas. *Cact Suc Mex* **15**:51-61.
- Arias S, Gama S. & Guzmán U. 1997. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Fascículo 14. *Cactaceae* A. L. Juss. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Bravo-Hollis H & Sánchez-Mejorada H. 1991. *Las Cactáceas de México*. Vol. II Universidad Nacional Autónoma de México. México.

- Bravo-Hollis H & Scheinvar L. 1995. *El interesante mundo de las Cactáceas*. CONACYT, FCE. México, D.F.
- Cabrera LJ & Gómez S. 2004. Biología Reproductiva de *Mammillaria mathildae* (Cactaceae), especie microendémica del Estado de Querétaro y en peligro de extinción. Resúmenes del IV Congreso Mexicano y III Latinoamericano y el Caribe de Cactáceas y otras Suculentas. Guadalajara, Jalisco, México.
- Carrillo-Ángeles IG. 2006. Distribución especial de clones de *Ferocactus robustus*: consecuencias sobre la reproducción sexual. Tesis de Maestría (Biología Ambiental). Instituto de Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Carrillo-Ángeles I, Golubov J, Rojas-Aréchiga M & Mandujano MC. 2005. Distribución y estatus de conservación de *Ferocactus robustus* (Pfeiff.) Britton & Rose. *Cact Suc Mex* **50**:36–55.
- Casas A & Valiente-Banuet A. 2001. Los recursos vegetales del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Biodiversitas* **35**:12–14.
- Castillo AD. 2004. Estado actual de la población y fenología reproductiva de *Mammillaria hamata*, en la localidad de los Ángeles Tetela, Puebla. Tesis de Licenciatura. Escuela de Biología. Universidad Autónoma de Puebla. Puebla. México.
- Cervantes-Corral F, Reyes-Olivas A, Casillas-Álvarez P & Palacios-Soto M. 2004. Demografía floral y sistemas de reproducción de *Peniocereus striatus* (Brandege) F. Buxbaum en Sinaloa. Resúmenes del IV Congreso Mexicano y III Latinoamericano y el Caribe de Cactáceas y otras Suculentas. Guadalajara, Jalisco, México.
- Contreras MC. 2000. Dinámica poblacional de *Mammillaria crucigera* (Cactaceae), una especie rara de la región Tehuacán-Cuicatlán. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Del Castillo R. 1988. Fenología y remoción de semillas de *Ferocactus histrix*. *Cact Suc Mex* **33**:5–14.
- Díaz HH. 2005. Descripción de la morfometría y fenología reproductiva de *Echinocactus platyacanthus* en el municipio de Tecali de Herrera, Puebla. Tesis profesional. Escuela de Biología. Universidad Autónoma de Puebla. México.
- Eguiarte L. 2000. Análisis de la distribución y estructura de las poblaciones de *Echinocactus platyacanthus*. Link & Otto, en el Valle de Zapotitlán, Puebla. Informe de proyecto L009. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Escobar V & Huerta F. 1999. Relaciones ecológicas de *Ferocactus histrix* (DC.) Lindsay en los Llanos de Ojuelos, Jalisco-Zacatecas. *Cact Suc Mex* **44**:40–48.
- Franco AC & Nobel PS. 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *J. Ecol* **77**: 870–886.
- Godínez-Álvarez H & Valiente-Banuet A. 2004. Demography of the columnar cactus *Neobuxbaumia macrocephala*: a comparative approach using population projection matrices. *Plant Ecol* **174**:109–118.
- Godínez-Álvarez H, Jiménez M, Mendoza M, Pérez F, Roldán P, Ríos-Casanova L & Lira R. 2008. Densidad, estructura poblacional, reproducción y supervivencia de cuatro especies de plantas útiles en el Valle de Tehuacán, México. *Rev Mex Biodiv* **79**:393–403.
- Godínez-Álvarez H, Valverde T & Ortega-Baes P. 2003. Demographic trends in the Cactaceae. *Bot Rev* **69**:173–203.
- Hernández BT & Treviño CJ. 1998. Notas referentes al fruto de *Ariocarpus agavoides* (Castañeda) Anderson. *Cact Suc Mex* **43**:80–84.

- Hernández HN & Godínez H. 1994. Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. *Act Bot Mex* **26**:33-52.
- Hunt D & Taylor NP. 1986. The genera of Cactaceae: towards a new consensus. *Bradleya* **4**:65-78.
- Hunt D & Taylor NP. 1990. The genera of Cactaceae: progress towards a consensus. *Bradleya* **8**:85-107.
- INEGI. 1997. Enciclopedia de los Municipios de Puebla. Tecamachalco. Puebla.
- Jiménez-Sierra C, Mandujano MC & Eguiarte LE. 2007. Are populations of the candy barrel cactus (*Echinocactus platyacanthus*) in the Desert of Tehuacán, México at risk? Population projection matrix and Life Table Response Analysis. *Biol Conserv* **135**:278-292.
- Johnson RA. 1992. Pollination and reproductive ecology of acuña cactus, *Echinomastus erectocentrus* var. *acunensis* (Cactaceae). *Int J Plant Sci* **153**:400-408.
- Jordan PW & Nobel PS. 1979. Infrequent establishment of seedlings of *Agave deserti* (Agavaceae) in the Northwestern Sonoran desert. *Am J Bot* **66**:1079-1084.
- Jordan PW & Nobel PS. 1981. Seedling establishment of *Ferocactus acanthodes* in relation to drought. *Ecology* **62**:901-906.
- Jordano P, Pulido F, Arroyo J, García-Castaño JL & García-Fayos P. 2004. Procesos de limitación demográfica. En: Valladares, F. (ed.). Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante.
- León de la Luz JL & Domínguez R. 1991. Evaluación de la reproducción por semilla de la pitaya agria (*Stenocereus gummosus*) en Baja California Sur, México. *Act Bot Mex* **14**:75-87.
- Lomeli-Mijes E & Pimienta-Barrios E. 1993. Demografía reproductiva del pitayo (*Stenocereus queretaorensis* (Web.) Buxbaum). *Cact Suc Mex* **38**:13-19.
- López & Navarro. 2009. Estudio demográfico de *Stenocactus crispatus* (Cactaceae) en Los Ángeles Tetela, Puebla, México. *Cact Suc Mex* **54**:100-112
- Mandujano MC, Montaña C, Franco M, Golubov J & Flores-Martínez A. 2001. Integration of demographic annual variability in a clonal desert cactus. *Ecology* **82**:344-359.
- McIntosh M. 2002. Flowering phenology and reproductive output in two sister species of *Ferocactus* (Cactaceae). *Plant Ecol* **159**:1-13.
- Méndez M, Durán R, Dzib G, Simá L, Simá P, Orellana R. 2005. Floral demography and reproductive system of *Pterocereus gaumeri*, a rare columnar cactus endemic to Mexico. *J Arid Environ* **62**:363-376.
- Mendoza-Martínez D. 2003. Demografía de la *Mammillaria kraehenbuehlii* (Kraenz) en la Reserva de la Biósfera de Tehuacán-Cuicatlán. Tesis de maestría. ITAO.
- Nassar JM & Ramírez N. 2004. Reproductive biology of the melon cactus *Melocactus curvispinus* (Cactaceae). *Plant Syst Evol* **238**:31-44
- Navarro MC & González ME. 2007. Efecto de la escarificación de semillas en la germinación y crecimiento de *Ferocactus robustus* (Pfeiff.) Britton & Rose (Cactaceae). *Zonas Áridas* **11**:195-205.
- Navarro MC & Juárez S. 2006. Evaluación de algunos parámetros demográficos de *Mammillaria zephyranthoides* en Cuautinchán, Puebla, México. *Zonas Áridas* **10**:74-83.
- Navarro MC & Flores A. 2002. Aspectos demográficos de *Echinocereus pulchellus* var. *pulchellus* en el municipio de Chignahuapan, Puebla. *Cact Suc Mex* **47**:23-31.
- Nobel PS, Miller MP & Graham AE. 1992. Influence of rocks on soil temperature, soil

- water potential, and rooting patterns for desert succulents. *Oecologia* **92**:90-96.
- Novoa S, Ceroni A & Arellano C. 2005. Contribución al conocimiento de la fenología del cactus *Neoraimondia arequipensis* subsp. roseiflora (Werdermann & Backeberg) Ostolaza (Cactaceae) en el Valle del Río Chillón, Lima-Perú. *Ecología Aplicada* **4**:35-40.
- Ollerton J & Lack A. 1998. Relationships between flowering phenology, plant size and reproductive success in *Lotus corniculatus* (Fabaceae). *Plant Ecol* **139**:35-47.
- Ortega-Baes P. 2001. Demografía de la cactácea columnar *Escontria chiotilla*. Tesis de maestría. Facultad de Ciencias. Universidad Autónoma de México.
- Padilla RFM. 2008. Factores limitantes y estrategias de establecimiento de plantas leñosas en ambientes semiáridos. Implicaciones para la restauración Estación Experimental de Zonas Áridas (CSIC). General Segura, 1. 04001 Almería, España. *Ecosistemas* **17**:155-159.
- Peters E & Martorell C. 2001. Conocimiento y conservación de las Mamillarias endémicas del Valle de Tehucán-Cuicatlán. Universidad Autónoma de México. Instituto de Ecología.
- Petit S. 2001. The reproductive phenology of three sympatric species of columnar cacti on Curacao. *J Arid Environ* **49**:521-531.
- Piña RHH. 2000. Ecología reproductiva de *Ferocactus robustus* en el Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla. Tesis de maestría. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. Instituto Politécnico Nacional. México.
- Rathcke B & Lacey E. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Ann Rev Ecol Syst* **16**:179-214.
- Rojas-Aréchiga M & Vázquez-Yanes C. 2000. Cactus seed germination: a review. *J Arid Environ* **44**:85-104.
- Ruiz A, Santos M & Cavelier J. 2000. Estudio fenológico de Cactáceas en el Enclave Seco de la Tatacona, Colombia. *Biotropica* **32**:397-407.
- Valiente-Banuet A. & 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, México. *J Ecol* **79**:961-971.
- Valverde T. 1999. Dinámica poblacional de *Mammillaria crucigera* y *Neobuxbaumia macrocephala* en la región de Tehuacán-Cuicatlán. Informe de proyecto R129. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Vega-Villasante F, Nolasco H, Montaña C, Romero-Schmidt H & Vega-Villasante E. 1996. Efecto de la temperatura, acidez, iluminación, salinidad, irradiación solar y humedad sobre la germinación de semillas de *Pachycereus pecten-aborigium* "Cardón Barbón" (Cactaceae). *Cact Suc Mex* **41**:51-61.
- Weiher E, Clarke GD & Keddy PA. 1998. Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. *Oikos* **81**:309-322.

Recibido: noviembre 2011; aceptado: diciembre 2011.
Received: November 2011; Accepted: December 2011.