Dinámica poblacional de Mammillaria pectinifera, en el municipio de Santa Clara Huitziltepec, Puebla, México

Deméneghi Calatayud Ana Paulina¹; Navarro Carbajal María del Carmen^{1*}& Saldivar Sánchez Sandra¹

Resumen

Mammillaria pectinifera es una cactácea endémica del Valle de Tehuacán-Cuicatlán; catalogada como amenazada en la Norma Oficial Mexicana (NOM-059-SEMARNAT-2010). En este estudio se evaluaron los parámetros demográficos de una población de esta especie en Santa Clara Huitziltepec, Puebla. La densidad resultó igual a 0.223 individuos/m²; los juveniles constituyeron la mayor proporción y las plántulas II la menor. El 69.14% de los individuos permanecieron durante el período de estudio. La época reproductiva ocurrió de noviembre a abril, los frutos fueron escasos y en promedio producen 18.27 ± 0.53 semillas. La permanencia de los individuos es el factor que más contribuye a la tasa de crecimiento poblacional (λ =0.82 \pm 0.02), este valor sugiere que la población tiende a disminuir.

Palabras clave: Cactaceae, elasticidad, germinación.

Abstract

Mammillaria pectinifera is an endemic cactus of Tehuacán-Cuicatlán Valley; catalogued as threatened in the Oficial Mexican Norm (NOM-059-SEMARNAT-2010). In this study, the demographic parameters of a population of this species in Santa Clara Huitziltepec, Puebla, were evaluated. The density resulted equal to 0.223 individuals/ m^2 ; the juveniles constituted the major proportion and the seedlings II the minor and 69.14% of the individuals remain during the period of study. The reproductive season occurred from November to April, the fruits were scarce and they produce in average 18.27 \pm 0.53 seeds. The individuals survival is the factor that contributes the most to the growth population rate (λ =0.82 \pm 0.02), this value suggests that the population tends to decrease.

Key words: Cactaceae, elasticity.

Introducción

Los estudios ecológicos que involucran aspectos demográficos proporcionan un panorama general del estado actual de

conservación de las poblaciones y se han realizado principalmente en especies registradas en la categoría de amenazadas, entre ellas varias del género *Mammillaria* (López-Villavicencio 1999; Quijas 1999; Contreras 2000; Valverde *et al.* 2004; Valverde *et al.*

Escuela de Biología, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. Blvd. Valsequillo y Av. San Claudio. Edificio 112-A, Ciudad Universitaria. Colonia Jardines de San Manuel. Puebla, Pue. México. C. P. 72570 *Autor de correspondencia: maria.navarro@correo.buap.mx

2006; Avendaño 2007; Ramos 2007; Rojas-Aréchiga & Arias 2007; Peters 2008; Ferrer et al. 2011). Ante la creciente pérdida de calidad de hábitats y fragmentación de los paisajes naturales, el estudio de los parámetros demográficos ha sido una herramienta eficaz para comprender cómo la pérdida o mal funcionamiento de procesos de los ecosistemas modifican la estructura de las poblaciones y las consecuencias de estos cambios a lo largo del tiempo (Martorell & Peters 2009).

En Puebla se localizan algunas regiones con alta diversidad de cactáceas, donde el Valle de Tehuacán-Cuicatlán es sobresaliente (Arias-Montes 1993). Mammillaria pectinifera es endémica de ésta región (Arias et al. 1997) y se distribuye en unas cuantas localidades en la zona Este del estado (Zavala-Hurtado & Valverde 2003), en los municipios de Tecamachalco, San Antonio Texcala, Nicolás Bravo y Tepeaca (Vázquez 2005); está catalogada en la Norma Oficial Mexicana (NOM-059-SEMARNAT-2010) como amenazada (DOF 2010), a pesar de que en los últimos años se ha generado una propuesta para su protección y conservación donde se recomienda que M. pectinifera debe ser considerada como especie en peligro de extinción (Valverde et al. 2009).

M. pectinifera ha sido objeto de estudios ecológicos, que se han llevado a cabo en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán; se ha realizado una evaluación del estado ecológico (Valverde & Zavala-Hurtado 2006), del riesgo de extinción de la especie (Valverde et al. 2009), así como del efecto del disturbio en sus poblaciones (Martorell & Peters 2005) la información ha revelado que sus poblaciones presentan serios riesgos de extinción, debido principalmente a la colecta intensiva con fines comerciales, a que ocupa un hábitat

muy restringido y a la degradación del hábitat donde se desarrolla (Zavala-Hurtado 1997; Rodríguez & Ezcurra 2000; Peters & Martorell 2001; Zavala-Hurtado & Valverde 2003; Martorell & Peters 2005; Valverde & Zavala-Hurtado 2006; Valverde *et al.* 2009). Igual que otras cactáceas, presenta limitada capacidad de dispersión, bajo reclutamiento, tasa de crecimiento poblacional negativa y lento crecimiento de los individuos; lo que ha generado un decremento de sus poblaciones, por lo que se considera como una especie con alta vulnerabilidad biológica (Valverde *et al.* 2009).

Se ha sugerido que debido a la especificidad de hábitat M. pectinifera se distribuye en 11 localidades (Azumbilla, Coapan, El Riego, Frontera, Nicolás Bravo, Nopala, Tecamachalco, Teontepec, Teteletitlán, Texcala, Zapotitlán) del Valle de Tehuacán-Cuicatlán (Peters & Martorell 2001; Valverde et al. 2009). En virtud de que no se tenía conocimiento de la existencia de la población de la especie en un área que no pertenece al Valle de Tehuacán-Cuicatlán; se realizó el presente estudio con el propósito de describir los parámetros demográficos de M. pectinifera y estimar la tasa de crecimiento poblacional por medio de la matriz de transición de Lefkovitch en Santa Clara Huitziltepec, Puebla.

Material y métodos

Especie de estudio. *Mammillaria pectinifera* F.A.C. Weber. Es una cactácea globosa, de aproximadamente 3 cm de diámetro, presenta tubérculos cónicos y lateralmente comprimidos se encuentran ordenados en 8 y 13 series espiraladas, en cada aréola hay de 20 a 40 espinas radiales, de color blanco, cortas y pectinadas, las cuales ocultan el tallo de la planta (Foto 1). Las flores son campanuladas,

miden alrededor de 1cm de diámetro y casi siempre son de color rosa pálido. El fruto es oblongo, de 4 a 6 mm de longitud, de color blanco, madura de 3 a 4 meses después de que las flores son polinizadas, la parte apical del fruto se seca y cae en una o dos semanas, mientras que la parte basal, en la cual se contiene la mayor parte de las semillas, permanece escondida en una cavidad relativamente profunda entre los tubérculos (Bravo-Hollis & Sánchez-Mejorada 1991).

Sitio de estudio. El trabajo se realizó de diciembre de 2007 a abril de 2009 en el cerro "Ahuayo" en el municipio de Santa Clara Huitziltepec, localizado entre 18° 45′ 06″ y 18° 51′ 06″ Norte y 97° 55′ 00″ Oeste, en la parte central del estado de Puebla. El clima es templado subhúmedo con lluvias en verano y temperatura media anual entre 12 y 18 °C, predomina el matorral crasicaule asociado a subinerme y presenta vegetación secundaria arbustiva (INEGI 2000).

Trabajo en campo. En la parte sureste del cerro se delimitó un polígono que contenía a los individuos de la población con un área aproximada de 420 m² donde se marcaron todas las plantas del sitio con etiquetas de aluminio para estimar la densidad; se les midió el diámetro con un vernier digital (precisión 0.1 mm) y fueron incluidas en seis categorías (Cuadro 1). No fue necesario realizar una búsqueda exhaustiva de los individuos pequeños (< 0.7 cm) dado que generalmente se encontraban cercanos a las plantas de mayor tamaño.

El crecimiento se determinó por medio de la producción de nuevas aréolas y la medición del diámetro de los individuos. La supervivencia fue evaluada mediante el número de individuos de cada categoría que permanecieron en el sitio de estudio durante el período de observación (diciembre de 2007 a diciembre de 2008). Ambas variables se registraron trimestralmente.

Debido a la inexistencia de semillas de la especie en la localidad durante diciembre de

2007 a diciembre de 2008, no fue posible realizar una evaluación de la germinación, ni del posible establecimiento de las plántulas en el hábitat ni en invernadero.

Para describir la fenología, durante la época reproductiva se contabilizaron semanalmente el número de botones, flores y frutos, clasificándolos en seis etapas fenológicas (Fig. 1). En abril de 2009; de los individuos reproductivos fueron colectados aleatoriamente 30 frutos, a los que posteriormente en el laboratorio se les extrajeron las semillas para estimar la producción promedio por fruto.

Los tamaños de las plantas observadas en el sitio de estudio estaban fuera del rango de 0.01 a mayores de 20 mm propuesto por Valverde & Zavala-Hurtado (2006); las categorías fueron establecidas de manera arbitraria, por la observación del tamaño (cm) y estado (fenología), el análisis demográfico se realizó con los datos de supervivencia, fecundidad, crecimiento y retrogresión de los individuos de la población y se construyó una matriz de transición de Lefkovitch. Mediante el modelo N (t+1) = An (t); donde A constituye una matriz cuadrada y n es el vector que representa el número de individuos en cada categoría del tiempo t al tiempo t + 1.

Los datos se dispusieron en una matriz de m x m, donde m (= 6) es el número de filas y columnas considerados. Cada valor a;i de la matriz A es la probabilidad de transición de una clase a otra i en un año. Los valores de la primera fila representan la contribución de cada clase j a la fecundidad estimada como el promedio de semillas producidas por individuo para cada categoría de tamaño. Los elementos de la diagonal principal (a_{ii}, con i=j) indican la probabilidad de permanencia de los individuos en la misma clase (estasis). Los valores de la diagonal inferior $(a_{ii}, con i - 1 = j)$ son las probabilidades de transición, en un año, a partir de una clase a la siguiente (crecimiento), mientras que los del extremo superior diagonal $(a_{ij}, con i + 1 = j)$ son las probabilidades de que un

1 /		
Categoría de tamaño		Diámetro (cm)
I	Plántula II	0.3-0.7
II	Juvenil I	0.7- 1.2
III	Juvenil II	1.2-1.7
IV	Juvenil III	1.7-2.5
V	Adulto I	2.5-3.5
VI	Adulto II	3.5-4.6

CUADRO 1. Categorías de diámetro de los individuos de *Mammillaria pectinifera* en Santa Clara Huitziltepec, Puebla.

organismo pase de una clase a otra más pequeña (retrogresión; Caswell 2001).

Con la iteración de la matriz se evaluó la tasa de crecimiento poblacional (λ) y los vectores \mathbf{v} y \mathbf{w} , los cuáles proporcionan una estimación de la distribución estable y del valor reproductivo (Caswell 2001). Se realizó un análisis de sensibilidad para predecir la importancia relativa de las diferentes transiciones para la manutención de λ y uno de elasticidad para medir la contribución de cada uno de los elementos de la matriz (permanencia, crecimiento, fecundidad y retrogresión) al cambio proporcional de λ (Silvertown et al. 1993).

La tasa de crecimiento poblacional (λ) , el valor reproductivo (w) y la distribución estable (v); así como el análisis de sensibilidad y elasticidad se evaluaron con el programa RAMAS Eco Lab ver. 2. La distribución estable de tamaño fue comparada con la distribución observada con una prueba de Bondad del Ajuste de Chi cuadrada (Zar 2010) y para estimar el intervalo de confianza de λ se uso el método analítico (Caswell 2001).

Resultados

En Santa Clara Huitziltepec se localizaron 94 individuos de *Mammillaria pectinifera* en la población, constituida en su totalidad por individuos solitarios. En el sitio de

estudio, la densidad estimada resultó igual a 0.223 individuos/m².

La distribución de los individuos por categorías de tamaño en la población, mostró que las plántulas II y los adultos II son escasos (5.32 y 2.13% respectivamente); mientras que, los más abundantes fueron los juveniles III (36.17%; Fig. 2).

Las plantas presentaron un incremento promedio de 2.29 ± 0.11 aréolas/año (\pm EE); en contraste el diámetro promedio para la población fue de 0.09 ± 0.03 cm/año, el mayor incremento ocurrió en junio (0.31 ± 0.1 cm).

Se registró una supervivencia del 69.14 % del total de individuos de la población, debido a que 29 ya habían desaparecido en el último trimestre (septiembre-diciembre 2008) época en la que las plantas son muy llamativas debido al inicio de la floración (algunos ejemplares fueron utilizados para adornar el atrio de la iglesia de la comunidad); además se observó la presencia de ganado caprino que generaba la muerte de los individuos al ser pisoteados o ramoneados. Al concluir el año de muestreo, los valores más altos se presentaron en los juveniles (73.53 - 81.25%); a diferencia de los adulto I y II de los cuales sólo permanecieron 45 y 50% respectivamente (Fig. 3).

La etapa reproductiva en *M. pectinifera* sucedió de noviembre de 2008 a abril de 2009. El número de botones aumentó en



FOTO 1. Ejemplar de Mammillaria pectinifera, en su hábitat natural.

diciembre y el de las flores en enero. Se observó que los frutos maduraron después de tres meses y el máximo número de ellos se presentó en abril. Las plantas pertenecientes a la categoría juvenil III generaron el mayor porcentaje de botones (52.13), flores (57.89), frutos (45.45) y semillas (47.01).

El diagrama de flujo numérico para los eventos fenológicos mostró que la proba-

bilidad de transición de botones a flores es alta (0.97), no obstante son pocas las flores que se desarrollan a fruto; sin embargo una vez formados logran madurar en su totalidad (Fig.4); cada fruto produce en promedio 18.27 ± 0.53 semillas.

El modelo del ciclo de vida mostró que a excepción de los adultos II, todas las categorías presentaron transiciones a la catego-

CUADRO 2. Valores estimados en la matriz de transición para la población de *Mammillaria pectinifera* en Santa Clara Huitziltepec, Puebla. A={a_{ij}}, fecundidad (primera fila), permanencia (diagonal principal) y crecimiento (subdiagonal). **w**: estructura estable de tamaños; **v**: valor reproductivo. PII: Plántula II, JI: Juvenil I, JII: Juvenil II, JIII; Juvenil III, AI: Adulto I, AII: Adulto II.

Categorías	Categoría en n_{t+1}							
en n _{t+1}	PII	JI	JII	JIII	AI	AII	w	v
PII	0	0	0.11	0.08	0.06	0	0.090	1
JI	0.4	0.53	0	0	0	0	0.122	1.27
JII	0.2	0.24	0.690	0.03	0	0	0.416	1.57
JIII	0	0	0.13	0.65	0.05	0	0.321	0.81
AI	0	0	0	0.06	0.45	0	0.051	0.26
AII	0	0	0	0	0	0.5	0	0



FIGURA 1. Esquema de la clasificación de las etapas fenológicas de los individuos de *Mammillaria pectinifera*. B_1 : Botón dentro de los tubérculos, B_2 : Botón fuera de los tubérculos, F_1 : Flor en antesis, F_2 : Flor seca, F_1 : Fruto inmaduro y F_1 : Fruto maduro.

ría inmediata con probabilidades inferiores a 0.25. Las mayores corresponden con la permanencia (0.4-0.69). El valor más alto de fecundidad (0.07) lo presentaron los individuos de la categoría juvenil II. (Fig. 5; Cuadro 2). La regresión ocurrió en los juvenil III y adultos I en baja proporción (0.03 y 0.05 respectivamente).

La tasa de crecimiento poblacional estimada para M. pectinifera fue menor a la unidad (λ = 0.82 ± 0.02). La estructura estable (\boldsymbol{w}) predice un mayor porcentaje de juveniles II (41.6%) y plántulas (9%) lo cual difiere con la estructura encontrada en el sitio de estudio (χ^2 =70.719, g.l.= 5, P< 0.05), donde éstas categorías están menos representadas y existe un mayor porcentaje de juveniles III y adulto I (Fig. 6).

La permanencia mostró valores de sensibilidad mayores a los del crecimiento y la fecundidad. El valor más alto (0.55) corresponde a los juveniles II (Cuadro 3). De manera similar, al considerar la elasticidad por proceso demográfico la permanencia es el parámetro que tiene una mayor contribución a la tasa de crecimiento poblacional (77.84%), seguido del crecimiento (12.72%) y la fecundidad (7.67%); en la matriz, los valores más altos se presentaron en las entradas de permanencia (0.006-0.46). Los de fecundidad varían entre 0.003-0.04, mientras que los más bajos se observaron en la retrogresión (Cuadro 4).

Discusión

Se ha sugerido que las densidades encontradas en algunas poblaciones de cactáceas dependen de factores específicos (tipo de hábitat, vegetación de la zona, sequedad del medio, depredación, actividades antropogénicas) donde se han establecido

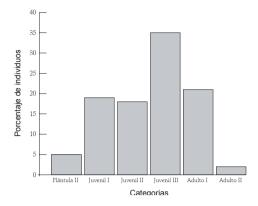


FIGURA 2. Porcentaje de individuos presentes en cada categoría de tamaño de la población de *Mammillaria pectinifera* observada en Santa Clara Huitziltepec, Puebla. N = 94.

dichas poblaciones (Nobel et al. 1992); para Mammillaria pectinifera se registró una densidad baja (0.223 ind/m²) comparada con los observados (0.44 ind/m²) en cuatro localidades de la Región de Tehuacán-Cuicatlán (Valverde et al. 2009). Más aún si se considera la densidad en las poblaciones estudiadas por Zavala-Hurtado (1997) en Zapotitlán Salinas, donde los resultados oscilaron desde 3.42 hasta 49.5 ind/m².

Probablemente las variaciones encontradas en las diferentes zonas de establecimiento de la especie, nos permiten inferir que la baja densidad en la población de M. pectinifera en Santa Clara Huitziltepec se deba en mayor medida a la extracción de individuos, principalmente de las categorías de mayor tamaño, aunado con el pisoteo y ramoneo generado por el ganado caprino; ambos factores tal vez influyen negativamente en el establecimiento de plántulas en la población. Se ha sugerido que la distribución en esta especie es restringida y se relaciona con una alta especificidad de hábitat (Zavala-Hurtado & Valverde 2003). Además, de que se ha encontrado que las densidades más grandes ocurren en sitios con mayor dificultad de acceso (Zavala-Hurtado 1997). Desafortunadamente la población de M pectinifera en el sitio de estudio se encuentra muy accesible y las plantas pueden ser localizadas fácilmente por los lugareños.

El patrón observado para la estructura de tamaños de *M. pectinifera* en Santa Clara Huitziltepec, sugiere una población estable debido a que los individuos juveniles están presentes en una mayor proporción; mientras que, las plántulas y los adultos se encuentran en cifras menores (Odum & Barret 2006); este patrón es similar al encontrado en otras poblaciones estudiadas

CUADRO 3. Valores obtenidos en la matriz de sensibilidad para la población de *Mammillaria pectinifera* en Santa Clara Huitziltepec, Puebla para el periodo 2007-2008. PII: Plántula II, JI: Juvenil I, JII: Juvenil II, JIII; Juvenil III, AI: Adulto I, AII: Adulto II.

Categorías	Categoría en n_{t+1}					
en n _{t+1}	PII	JI	JII	JIII	AI	AII
PII	0.0767	0.1033	0.3537	0.2727	0.0434	0
JI	0.0979	0.132	0.4518	0.3483	0.0555	0
JII	0.121	0.1631	0.5583	0.4305	0.0685	0
JIII	0.0622	0.0839	0.2872	0.2215	0.0353	0
AI	0.0205	0.0276	0.0945	0.0729	0.0116	0
AII	0	0	0	0	0	0

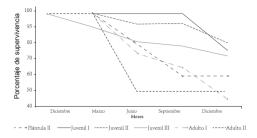


FIGURA 3. Porcentaje de supervivencia de los individuos de *Mammillaria pectinifera* en las diferentes categorías de tamaño, en Santa Clara Huitziltepec, Puebla durante el periodo de diciembre de 2007 a diciembre de 2008.

para la misma especie (Zavala-Hurtado 1997; Peters 2008). Al compararla con *M. dixanthocentron*, *M. crucigera* y *M. supertexta* se observa un patrón diferente, en éstas poblaciones los adultos constituyen más del 50% (Contreras 2000; Avendaño 2007; Ramos 2007); las variaciones en la estructura de tamaño de éstas poblaciones pueden estar determinadas por: la producción de semillas; la tasa de germinación; los bancos de semillas en el suelo; la propagación vegetativa; los herbívoros; los patrones climáticos y por parches de calidad ambiental, los cuales son aprovechados por diversas cactáceas serótinas como

estrategia de establecimiento (Silvertown 1987; Peters *et al.* 2009).

El incremento en diámetro registrado para *M. pectinifera* resultó igual a 0.09 cm/ año, este valor es bajo comparado con otras especies del mismo género (Quijas 1999; Contreras 2000; Cortés 2003; Castillo 2004). Se observó un incremento en junio $(0.31 \pm 0.1 \,\mathrm{cm})$, período en el que ocurren las lluvias, de igual manera sucede con M. zephyranthoides y M. hamata (Cortés 2003; Castillo 2004), lo anterior sugiere que las plantas de éstas especies son capaces de aprovechar al máximo el agua durante la temporada de lluvias (verano) y alcanzan en ésta época los diámetros mayores debido a la hidratación de sus tejidos (Bravo-Hollis & Scheinvar 1995). *M. pectinifera* produce 2.29 ± 0.11 aréolas por año, valor inferior al encontrado en M. zephyranthoides (Cortés 2003); y mayor al de M. mystax (Saldivar 2011). Posiblemente el lento crecimiento de M. pectinifera da una idea de los desafíos que afrontan los individuos en su ambiente natural (Valverde & Zavala-Hurtado 2006).

La supervivencia de los individuos en la población de *M. pectinifera* resultó

CUADRO 4. Valores obtenidos en la matriz de elasticidad para la población de *Mammillaria pectinifera* en Santa Clara Huitziltepec, Puebla para el periodo 2007-2008. PII: Plántula II, JI: Juvenil I, JII: Juvenil II, JIII; Juvenil III, AI: Adulto I, AII: Adulto II.

Categorías	Categoría en n _{t+1}						
en n_{t+1}	PII	JI	JII	JIII	AI	AII	
PII	0	0	0.0471	0.0264	0.0032	0	
JI	0.0474	0.0846	0	0	0	0	
JII	0.0293	0.0474	0.466	0.0156	0	0	
JIII	0	0	0.0452	0.1741	0.0021	0	
AI	0	0	0	0.0053	0.0063	0	
AII	0	0	0	0	0	0	



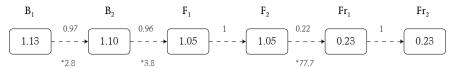


FIGURA 4. Diagrama de flujo numérico a partir del número de botones florales hasta su desarrollo a frutos para *Mammillaria pectinifera* en Santa Clara Huitziltepec, Puebla. Los valores dentro del cuadro indican el número promedio de B_1 : Botón dentro de los tubérculos, B_2 : Botón fuera de los tubérculos, F_1 : Flor en antesis, F_2 : Flor seca, F_1 : Fruto inmaduro, F_2 : Fruto maduro; en la línea punteada se representa la probabilidad de desarrollo entre estadios. El porcentaje de abortos se indica con asterisco.

igual a 69.14% y en todas las categorías se presentó mortalidad. Difiere a lo observado en M. mystax donde la permanencia fue superior a 90% (Saldivar 2011). Los adultos presentaron los valores más bajos (45-50 %); este patrón coincide con el observado en M. hamata (Navarro & Castillo 2007). Lo anterior posiblemente se puede atribuir a la mortalidad causada por ramoneo y pisoteo de ganado caprino que dejaba expuestos los tejidos sin posibilidad alguna de regenerarse, como se ha visto en la mayoría de las localidades donde se distribuye M. pectinifera (Zavala-Hurtado & Valverde 2003; Valverde et al. 2009); así como también ocurre en otras especies del mismo género (Contreras & Valverde 2002; Navarro & Juárez 2006; Saldivar 2011) debido posiblemente a que en su hábitat los tallos de estas plantas constituyen la única fuente de fibra y agua para los herbívoros (Nobel 1988).

Otro factor que puede contribuir a la escasa supervivencia es la extracción de las

plantas en floración, con fines ornamentales para las festividades locales. De igual manera, Zavala-Hurtado (1997) observó que la supervivencia de *M. pectinifera* en Zapotitlán Salinas, disminuye en la época de floración ya que las plantas son atractivas y son extraídas de su hábitat; lo cual también ocurre con los individuos de *M. hamata* (Navarro & Castillo 2007).

En mamilarias se ha encontrado que sus períodos reproductivos inician a principio de invierno y duran más de cinco meses (Godínez-Álvarez et al. 2003; Contreras & Valverde 2002; Navarro & Castillo 2007; Saldivar 2011). La época reproductiva de *M. pectinifera* inicia a finales de noviembre y culmina en abril; mientras que en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Zavala-Hurtado (1997) y Valverde et al. (2009) encontraron que la producción de estructuras reproductivas de esta especie ocurre de diciembre a mayo; posiblemente esta diferencia pueda atribuirse a las condiciones de su hábitat, pues se ha sugerido que las especies mo-

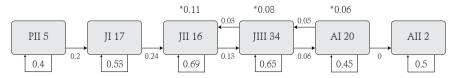


FIGURA 5. Modelo del ciclo de vida para la población de *Mammillaria pectinifera* en Santa Clara Huitziltepec, Puebla. Las flechas indican las transiciones que llevan a cabo los organismos dadas en términos de probabilidad de permanencia, transición y retrogresión. Los asteriscos indican la fecundidad. PII: Plántula II, JI: Juvenil I, JII: Juvenil II, JIII: Juvenil II, JIII; Juvenil II, AI: Adulto I, AII: Adulto II.

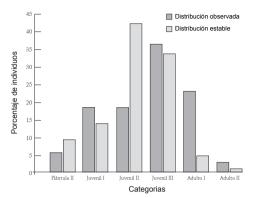


FIGURA 6. Estructura poblacional inicial de *Mammillaria pectinifera* en Santa Clara Huitziltepec, Puebla y estructura estable de tamaños.

difican sus períodos de floración debido a factores tales como la precipitación y la temperatura (Mandujano *et al.* 2010).

La producción de estructuras reproductivas desde botones a frutos en la población de *M. pectinifera* denota un patrón similar al observado en *M. mystax* (Saldivar 2011). La transición más crítica ocurre de flor a fruto, lo que puede atribuirse a la competencia por asignación de recursos entre estructuras reproductivas, baja tasa de polinización y/o fertilización, depredación de flores o bien, a la escasez de polinizadores (Del Castillo 1988; León de la Luz & Domínguez 1991; Lomeli-Mijes & Pimienta-Barrios 1993; Contreras 2000).

A pesar de la baja producción de frutos en la población de *M. pectinifera* se estimó un promedio de 18.27 ± 0.53 semillas/fruto, otros autores han encontrado para esta especie entre 11.8 a 18 semillas/fruto (Zavala-Hurtado 1997; Valverde *et al.* 2009). Además se observaron frutos pequeños, posiblemente debido a esto la producción de semillas es escasa dado que la variación en el número de semillas por fruto se ha relacionado con el tamaño del fruto (León de la Luz & Domínguez 1991)

y con el número y/o la eficiencia de los polinizadores (Quijas 1999). Otro factor que podría contribuir con la escasez de frutos es la serotinia estrategia donde las plantas de la especie los retienen por varios años (Peters *et al.* 2009), tal vez por esta razón no se observaron frutos ni se obtuvieron semillas de diciembre de 2007 a marzo de 2009 en la localidad de estudio.

Las probabilidades de transición estimadas para *M. pectinifera* son bajas (<0.24) y sugieren lento crecimiento (Godínez-Álvarez *et al.* 2003), similar a lo registrado para otras especies de mamilarias (Cortés 2003; Navarro & Castillo 2007; López & Navarro 2009; Saldivar 2011). Se ha encontrado que en la mayoría de estas especies la permanencia es el componente de la matriz que presenta las probabilidades más altas; como sucede para *M. pectinifera* en diferentes localidades de la Región Tehuacán-Cuicatlán (Zavala-Hurtado 1997; Valverde & Zavala-Hurtado 2006).

Los resultados de la tasa de crecimiento poblacional en especies del género Mammillaria muestran que el valor de λ varía, en algunas hay estabilidad (López-Villavicencio 1999; Contreras 2000; Contreras & Valverde 2002; Valverde et al. 2004; Avendaño 2007; Ferrer et al. 2011), otras presentan tendencia al crecimiento (Quijas1999; Ramos 2007) y otras se encuentran en declive (Valverde 2001; Cortés 2003; Flores et al. 2010), como también sucede en dos de las poblaciones de M. pectinifera donde se ha estimado una λ menor a 1 (Zavala-Hurtado 1997; Valverde & Zavala-Hurtado 2006). Así mismo, la tasa de crecimiento poblacional para M. pectinifera en Santa Clara Huitziltepec $(\lambda = 0.82 \pm 0.02)$, sugiere un decremento de la población en esta localidad.

La estructura actual de M. pectinifera difiere de la estructura estable. Esta última se caracteriza por presentar un incremento en la proporción de individuos juvenil II y de plántulas II, que indicaría que en la población exista una capacidad de germinación relativamente alta y una vez establecidas las plantas, tengan un crecimiento acelerado el cual les permita transitar a las siguientes categorías. Sin embargo, contrario a lo que establece el modelo de "equilibrio", el ambiente y los parámetros demográficos no se mantienen constantes y la heterogeneidad en ellos existe tanto en tiempo como en espacio (Caswell 2001); como en la mayoría de las poblaciones, M. pectinifera no se encuentra en equilibrio en lo que se refiere a su estructura poblacional (Contreras 2000; Valverde & Zavala-Hurtado 2006; Avendaño 2007; Ramos 2007; Flores et al. 2010; Ferrer et al. 2011: Saldivar 2011).

El valor más alto de sensibilidad en la matriz corresponde con la permanencia de los Juveniles II (0.55). Esta podría considerarse la etapa más importante para la manutención de la población debido a que en esta categoría se observó la menor mortalidad. También se registraron altos valores en el crecimiento y la fecundidad, como ocurre en otras especies (López-Villavicencio 1999; Saldivar 2011).

Al agrupar los valores de elasticidad por proceso demográfico se observó que la permanencia contribuye en mayor proporción a la tasa de crecimiento (77.84%). Lo anterior sugiere que en el hábitat resulta difícil obtener los recursos necesarios para el crecimiento y la reproducción. Este comportamiento es el esperado cuando se trata de especies de larga vida y coincide con el encontrado para otras cactáceas (Godínez-

Álvarez et al. 1999; López-Villavicencio 1999; Quijas 1999; Contreras 2000; Contreras & Valverde 2002; Mandujano et al. 2001; Esparza-Olguín et al. 2002; Flores & Manzanero 2005; Ferrer et al. 2011).

Para la elasticidad por categoría de tamaño, se encontró que la permanencia de los juveniles II y III contribuye de manera significativa al valor de lambda; como ocurre en otra población de la misma especie (Valverde & Zavala-Hurtado 2006) y con otras especies del género (Avendaño 2007; Saldivar 2011). Dado que durante el período de estudio no se observaron plántulas menores de 0.3 cm, se podría sugerir que el establecimiento en el sitio de estudio es escaso. En la población estudiada el hecho de que las plántulas se encuentren poco representadas a diferencia de los adultos, se debe posiblemente a que se ha experimentado una reducción en sus tasas de reclutamiento, lo cual podría atribuirse ya sea a cambios en las condiciones microambientales que dificultan la germinación de las semillas, a la supervivencia de las plántulas o bien a la existencia de pulsos naturales en el reclutamiento como se ha observado en otras especies (Trejo 1999; Contreras 2000; Peters et al. 2009)

Probablemente, el valor estimado de λ , se deba a que en la matriz de transiciones la categoría de plántulas II y de adultos II estuvieron representadas por pocos individuos (5 y 2 respectivamente), además de que no fue posible realizar una evaluación de la capacidad de germinación de las semillas, ni del establecimiento de las plántulas, debido a la escasez de semillas para realizar los experimentos y de que no se encontraron plántulas recién establecidas en la época de lluvias. Al final del período la población redujo su tamaño en aproxima-

damente 30%. Aunque las observaciones en este estudio son ciertamente limitadas, se considera que de continuar esta tendencia podría verse afectada la permanencia de la especie en esta localidad.

Literatura citada

- Arias S, Gama S & Guzmán U. 1997. Flora del valle de Tehuacán–Cuicatlán. Fascículo 14. Cactaceae. UNAM. México, D.F.
- Arias-Montes S. 1993. Cactáceas: Conservación y Diversidad en México. *Rev Soc Mex Hist Nat* **44**:109-115.
- Avendaño TJ. 2007. Dinámica poblacional de *Mammillaria supertexta* Mart. ex Pfeiff. en el Valle de Cuicatlán, Oaxaca, México. Tesis de Maestría. Instituto Politécnico Nacional. Oaxaca.
- Bravo-Hollis H & Sánchez-Mejorada H. 1991. *Las Cactáceas de México*. Vol 3. UNAM.

 D.F. México.
- Bravo-Hollis H & Scheinvar L. 1995. *El interesante mundo de las cactáceas*. Fondo de cultura económica. UNAM. México.
- 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. BUAP. Puebla, México.
- Caswell H. 2001. Matrix population models. Construction, analysis, and interpretation. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA.
- Contreras C & Valverde T. 2002. Evaluation of the conservation status of a rare cactus (*Mammillaria crucigera*) through the analysis of its population dynamics. *J Arid Environ* **51**:89-102.
- Contreras C. 2000. Dinámica poblacional de *Mammillaria crucígera* (Cactaceae) una especie rara de la región de Tehuacán-

- Cuicatlán. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. México, D.F.
- Cortés P. 2003. Contribución al conocimiento de la dinámica poblacional de *Mammillaria zephyranthoides* en Cuautinchán, Puebla. Tesis de Licenciatura. Escuela de Biología. BUAP. Puebla, México.
- Del Castillo R F. 1988. Fenología y remoción de semillas en *Ferocactus histrix*. *Cact Suc Mex* **33**:5-14.
- DOF (Diario Oficial). 2010. Norma Oficial Mexicana. NOM-059-SEMARNAT-2010. Protección Ambiental-Especies Nativas de México de Flora y Fauna Silvestre-Categorías de Riesgo y Especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio. Lista de especies en riesgo (30 de diciembre de 2010). México.
- Esparza-Olguín L, Valverde T & Vilchis-Anaya E. 2002. Demographic Analysis of a Rare Columnar Cactus (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacán Valley, México. *Biol Conserv* **103**:349-359.
- Ferrer M, Duran R, Méndez M, Dorantes A & Dzib G. 2011. Dinámica poblacional de genets y ramets de *Mammillaria gaumeri* cactácea endémica de Yucatán. *Bol Soc Bot Méx* **89**:83-105.
- Flores A & Manzanero GI. 2005. Método de evaluación de riesgo de extinción de *Mammillaria huitzilopochtli* D. R. Hunt. *Cact Suc Mex* **50**:15-26.
- Flores A, Manzanero GI, Golubov J, Montaña C & Mandujano MC. 2010. Demography of an endangered endemic rupicolous cactus. *Plant Ecol* **210**:53-66.
- Godínez-Álvarez H, Valiente-Banuet A & Valiente-Banuet L. 1999. Biotic interactions and the population dynamics of the long-lived, columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo* in the Tehuacán Valley, México. *Can J Bot* 77:203-208.

- Godínez-Álvarez H, Valverde T & Ortega-Baes P. 2003. Demographic trends in the Cactaceae. *Bot Rev* **69**:173-203.
- INEGI. 2000. Santa Clara Huitziltepec. Estado de Puebla, México.
- 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 & Pimenta-Barrios E. 1993. Demografía reproductiva del Pitayo (*Ste-nocereus queretaorensis* (Web.) Buxbaum). Cact Suc Mex **38**:13-19.
- López D & Navarro C. 2009. Estudio demográfico de *Stenocactus crispatus* (Cactaceae) en los Ángeles Tetela, Puebla, México. *Cact Suc Mex* **54**:100-111.
- López-Villavicencio M. 1999. Dinámica poblacional de *Mammillaria magnimamma* en la reserva del Pedregal de San Ángel. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F.
- Mandujano MC, Carrillo-Ángeles I, Martínez-Peralta C & Golubov J. 2010. Reproductive Biology of Cactaceae. En Ramawart KG (ed.). *Desert Plants*. Springer. Verlag Berlin.
- 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.
- Martorell C & Peters EM. 2005. The measurement of chronic disturbance and its effects on the threatened cactus *Mammillaria* pectinifera. Biol Conserv **124**:199-207.
- Martorell C & Peters EM. 2009. Disturbanceresponse analysis: a method for rapid assessment of the threat to species in disturbed areas. *Conserv Biol* **23**:377-387.
- Navarro MC & Castillo AD. 2007. Estado actual de la población de *Mammillaria hamata* en

- Los Ángeles Tetela, Puebla, México. *Cact Suc Mex* **52**: 68-78.
- Navarro MC & Juárez MS. 2006. Evaluación de algunos parámetros demográficos de *Mammillaria zephyranthoides* en Cuautinchán Puebla, México. *Zonas Áridas* **10**:74-83.
- Nobel P. 1988. Environmental biology of Agaves and Cacti. Cambridge University Press. USA.
- Nobel P, Miller P & Graham E. 1992. Influence of rocks on soil temperature, soil water potential and rooting patterns for desert succulents. *Oecologia* **92**:90-96.
- Odum E & Barret G. 2006. Fundamentos de Ecología. Quinta edición. CENGAGE LEAR-NING. México.
- Peters EM. 2008. Distribución geográfica, demografía y conservación de *Mammillaria* pectinifera (Rümpler) F.A.C. (Cactaceae). Tesis de Doctorado. Instituto de Ecología. UNAM. México, D.F.
- Peters EM & Martorell C. 2001. Conocimiento y conservación de las mamilarias endémicas del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Universidad Nacional Autónoma de México Instituto de Ecología. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. R166. México D.F. (Para las secciones de exploración y descripción de localidades).
- Peters EM, Martorell C & Ezcurra E. 2009. The adaptative value of cued seed dispersal in desert plants: seed retention and release in *Mammillaria pectinifera* (Cactaceae), a small globose cactus. *Am J Bot* **96**:1-6
- Quijas S. 1999. Análisis demográfico por edades de Mammillaria magnimamma en el Pedregal de San Ángel. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. México, D.F.
- Ramos A. 2007. Estudio poblacional de *Mam-millaria dixanthocentron* Becket. *ex* Mitran en el Valle de Cuicatlán, Oaxaca. Tesis de

- Maestría. Instituto Politécnico Nacional. Oaxaca
- Rodríguez CE & Ezcurra E. 2000. Distribución espacial en al hábitat de *Mammillaria pectinifera y Mammillaria carnea* en el Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, México. *Cact Suc Mex* **45**:4-14.
- Rojas-Aréchiga M & Arias S. 2007. Avances y perspectivas en la investigación biológica de la familia Cactaceae en México. *Bol Soc Latin Carib Cact Suc* **4**:1-3.
- Saldivar S. 2011. Dinámica poblacional de *Mammillaria mystax* en Cañada Morelos, Puebla. Tesis de Licenciatura. Escuela de Biología. BUAP. Puebla, México.
- Silvertown JW. 1987. Introduction to plant population ecology. Longman Scientific & Techical, Essex. England.
- Silvertown J, Franco M, Pisanty I & Mendoza A. 1993. Comparative plant demography: relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *J Ecol* **81**:465-476.
- Trejo M. (1999). Abundancia y distribución espacial de *Mammillaria magnimmama* (Haworth) Cactaceae en la Reserva del Pedregal de San Ángel, México D.F. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Valverde MT. 2001. Dinámica poblacional de *Mammillaria crucigera* y *Neobuxbamia macrocephala* en la región de Tehuacán-Cuicatlán. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. R129. Facultad de Ciencias. UNAM. México D. F.
- Valverde T, Quijas S, López-Villavicencio M & Castillo S. 2004. Population dynamics of

- Mammillaria magnimamma Haworth (Cactaceae) in a lava-field in central Mexico. *Plant Ecol* **170**:167-184.
- Valverde PL & Zavala-Hurtado JA. 2006. Assessing the ecological status of *Mammillaria* pectinifera Weber (Cactaceae), a rare and threatened species endemic of the Tehuacán-Cuicatlán Region in Central Mexico. *J Arid Environ* **64**:193–208.
- Valverde PL, Zavala-Hurtado JA, Jiménez-Sierra C, Rendón-Aguilar B, Cornejo-Romero A, Rivas-Arancibia S, López-Ortega D & Pérez-Hernández MA. 2009. Evaluación del riesgo de extinción de *Mammillaria pectinifera*, cactácea endémica de la región de Tehuacán-Cuicatlán. *Rev Mex Biodiv* 80:219-230.
- Vázquez E. 2005 Biología floral de *Mammillaria* pectinifera (Stein). Informe final del Servicio Social. Universidad Autónoma Metropolitana. Unidad Iztapalapa.
- Zar JH. 2010. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, Upper Saddle River, NJ, US.
- Zavala-Hurtado JA. 1997. Estatus ecológicos de *Mammillaria pectinifera* Weber y *Pachycereus fulviceps* Weber en el Valle de Zapotitlán, Puebla. Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa. Dpto Biología. Informe final CONABIO-UAMI proyecto No.G022, México D.F.
- Zavala-Hurtado JA & Valverde PL. 2003. Habitat restriction in *Mammillaria pectinifera*, a threatened endemic Mexican cactus. *J Veg Sci* **14**: 891-898.

Recibido: diciembre 2012; Aceptado: junio 2013. Received: December 2012; Accepted: June 2013.