

# Dinámica poblacional de *Mammillaria humboldtii* una cactácea endémica de Hidalgo, México

MARISOL MARTÍNEZ-RAMOS<sup>1</sup>, GABRIEL ARROYO-COSULTCHI<sup>1</sup>, MARÍA MANDUJANO C.<sup>2</sup> Y JORDAN GOLUBOV<sup>1,3</sup>

Botanical Sciences  
94 (2): 199-208, 2016

DOI: 10.17129/botsai.270

## Resumen

El género *Mammillaria* es de los más diversificados dentro de la familia Cactaceae, México es su centro de diversificación y los estudios que analicen detalladamente los ciclos de vida de especies pertenecientes a este género son necesarios para determinar el estado de sus poblaciones y planear estrategias de conservación. *Mammillaria humboldtii* es una especie endémica de Estado de Hidalgo, actualmente se encuentra en la categoría de “amenazada” por la NOM-059-SEMARNAT-2010 y en “peligro crítico” por la UICN. Se emplearon modelos de proyección matricial para evaluar el estado de conservación de una población de *M. humboldtii* dentro de la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán (2012-2013). Se construyó una matriz de transición para poder calcular la tasa de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ); se simuló los cambios en los elementos de la matriz que corresponden a la permanencia de banco de semillas, transición de semilla a plántula y permanencia de adultos. La tasa de crecimiento poblacional  $\lambda$  es de 0.7931 (0.7797 - 0.8050) indicando que la población decrece un 20 %. El proceso demográfico al que  $\lambda$  es más sensible fue la estasis ( $S = 70.05 \%$ ), seguido del crecimiento ( $G = 15.69 \%$ ). El valor reproductivo más alto fue el de la categoría adulto 3, las simulaciones mostraron que al incrementar el establecimiento de plántulas y la permanencia de adultos aumenta el valor de  $\lambda > 1$ , estos procesos son los principales cuellos de botella de la dinámica y crecimiento poblacional. Cualquier estrategia de manejo para la conservación de esta especie *in situ* deberá considerar el monitoreo a largo plazo de la población así como asegurar el establecimiento de plántulas y supervivencia de los adultos.

**Palabras Clave:** Cactaceae, conservación, riesgo de extinción, simulaciones numéricas, modelos matriciales.

## Population dynamics of *Mammillaria humboldtii*, an endemic cactus from Hidalgo state, Mexico

### Abstract

The genus *Mammillaria* is the most diversified in the Cactaceae. Mexico is center of this diversification, however studies that analyze the life cycles of these species are needed to help in population diagnostics and provide management information for their conservation. *Mammillaria humboldtii* is an endemic species of Hidalgo, currently listed as “threatened” by Mexican legislation (NOM-059-SEMARNAT-2010) and the IUCN lists it as “critically endangered”. The study employed matrix projection models to evaluate a population of *M. humboldtii* within the Metztitlán Canyon Biosphere Reserve. A one year transition matrix was constructed from which the finite population growth rate ( $\lambda$ ) was determined. Changes in matrix elements corresponding to the permanence in the seed bank, transition from seed to seedling and adult stasis were simulated. The population growth rate was below unity ( $\lambda = 0.7931$ , CI = 0.7797-0.8050) indicating a decreasing population over time. Stasis ( $S = 70.05 \%$ ) was the process that contributed the most towards  $\lambda$ , followed by growth ( $G = 15.69 \%$ ). The highest reproductive value was for those adults in size class 3, and the simulations showed that increasing seedling establishment and survival of adults increased the value of  $\lambda > 1$ , suggesting these processes as the main bottlenecks in the dynamics and population growth. Any management strategy for the *in situ* conservation of this species should consider long term monitoring of the population to ensure seedling establishment and survival of adults.

**Keywords:** Cactaceae, conservation, extinction risk, matrix models, numerical simulations.

<sup>1</sup>Laboratorio de Ecología, Sistemática y Fisiología Vegetal, Departamento El Hombre y Su Ambiente, Universidad Autónoma Metropolitana-Xochimilco. Ciudad de México, México

<sup>2</sup>Departamento de Ecología de la Biodiversidad, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México, México

<sup>3</sup>Autor para la correspondencia: gjordan@correo.xoc.uam.mx



Las cactáceas son especies de lento crecimiento y altamente vulnerables en los primeros estadios de desarrollo, como son la germinación y el reclutamiento. Estos estadios son afectados por factores bióticos y abióticos: temperaturas extremas, precipitaciones atípicas, disponibilidad de nutrientes, competencia, asociaciones positivas, reclutamiento de plántulas en sitios seguros para la germinación (Turner 1990; Valiente-Banuet y Ezcurra 1991; Mandujano *et al.*, 1997; Godínez-Álvarez *et al.*, 2003; Holland y Molina-Freaner, 2013) y presiones de herbívoros (Cody 1993; Mandujano *et al.*, 1997). Además, existen riesgos asociados directamente a los tamaños poblacionales, se ha documentado que para las cactáceas hay disminución del éxito reproductivo (Martínez-Peralta *et al.*, 2014) y la deriva génica tienen efectos importantes en la diversidad genética (Gorelick, 2009).

Las poblaciones de cactáceas por lo general se encuentran compuestas por individuos distribuidos de manera sesgada hacia los adultos (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003), sin considerar a las semillas, (Mandujano *et al.*, 2007), condición atribuida a que el reclutamiento de nuevos individuos es un evento poco frecuente y por ello ha sido considerado el principal cuello de botella para el crecimiento de las poblaciones (Suzán *et al.*, 1996; Esparza-Olguín *et al.*, 2002). La gran mayoría de las cactáceas son altamente susceptibles a perturbaciones ambientales (ver Martorell y Peters, 2005 para excepciones), y el aumento en la destrucción de su hábitat y el cambio de uso de suelo han provocado una disminución y extinción de sus poblaciones naturales acelerado en la última década, como los reportes de desaparición y saqueo en *Ariocarpus agavoides* (Martínez-Peralta y Mandujano, 2009) y *Mammillaria gaumeri* (Ferrer *et al.*, 2011).

La evaluación de la dinámica poblacional es una herramienta para ligar datos biológicos en el corto plazo ya que puede usarse para determinar el estado actual de las poblaciones y que potencialmente puede ser un componente para su manejo y conservación (Crone *et al.*, 2011). Los modelos matriciales son una manera de describir la dinámica poblacional (Caswell, 2001) y cuando se utilizan con análisis prospectivos de sensibilidad (Caswell, 2001), elasticidad (de Kroon *et al.*, 1986), y retrospectivos (p. ej. los Experimentos de Respuesta de Tablas de Vida “ERTV”) han permitido conocer la contribución de los diferentes procesos demográficos y para ampliar nuestro conocimiento de la dinámica poblacional, así como realizar estudios comparativos entre taxa y/o poblaciones (Silvertown *et al.*, 1993; Ferrer *et al.*, 2011). Los resultados de los modelos matriciales no necesariamente son los mejores y tampoco deben de ser usados de manera literal porque son relativamente pobres para predecir el estado futuro de las poblaciones cuando no integran muchos años de datos y los factores que afectan los cambios en las tasas vitales (Crone *et al.*, 2011). Sin embargo, los modelos matriciales integran la información ecológica de manera lógica y usan la información para modelar el efecto que pueden tener diferentes manejos sobre las poblaciones (Crone *et al.*, 2011). Su uso para estudiar poblaciones, especialmente aquellas en alguna categoría de peligro, hace que disminuya la subjetividad en la toma de decisiones (McCarthy *et al.*, 2004), al plantearse diferentes rutas para el manejo o la conservación.

*Mammillaria* Haw. es uno de los géneros más importantes dentro de la familia Cactaceae, al ser uno de los más diversificados con 171 especies según Anderson, (2001) o 181 según Pilbeam (1999). La mayoría de las especies de este género se encuentran sujetas a la extracción y comercialización ilegal y, aunque no se cuenta con estudios que evidencien el estado actual de muchas de las poblaciones, se sabe que algunas especies presentan una tasa baja de reclutamiento y una disminución por la remoción ilegal o saqueo de sus individuos reproductivos y el cambio de uso de suelo. Únicamente se ha registrado la dinámica poblacional de 11 especies de este género (18 % del género, *M. crucigera* Contreras y Valverde, 2002; *M. magnimamma*, Valverde *et al.*, 2004; *M. pectinifera*, Valverde y Zavala-Hurtado, 2006, *M. supertexta*, Avendaño-Calvo, 2007; *M. dioxanthocentron*, *M. solisiodes*, *M. napina* y *M. hernandezii*, Ramos-López, 2007, Rodríguez-Ortega, 2008, Ureta y Martorell, 2009; *M. hutziopochtli*, Flores-Martínez *et al.*, 2010; *M. gaumeri*, Ferrer *et al.*, 2011; Peters *et al.*, 2011; *M. mystax*, Saldivar y Navarro, 2012), es un género poco estudiado dada su riqueza y amplitud de hábitats en los que se encuentra en México y EUA. Del Norte y centro del país no hay estudios demográficos del género *Mammillaria* y son pocas las especies que se encuentran amenazadas. En este trabajo, se evaluó la dinámica de *M. humboldtii* Ehrenb., una especie amenazada y con un intervalo de distribución muy restringido. El establecimiento y supervivencia en muchas cactáceas está condicionado por la presencia

de otras especies vegetales (planta nodriza) que determinan el establecimiento y supervivencia de plántulas (Turner *et al.*, 1966; Steenbergh y Lowe, 1977; Nobel, 1980; Jordan y Nobel, 1981) y por esto tanto se evaluó la distribución espacial y la asociación con otras especies vegetales.

El objetivo de este estudio fue describir la dinámica poblacional de *Mammillaria humboldtii* usando modelos de proyección matricial para estimar los parámetros demográficos y, el estatus actual de una de sus poblaciones y, analizar el patrón de distribución y la asociación con plantas nodrizas. También se realizaron simulaciones con escenarios de permanencia en el banco de semillas, reclutamiento de plántulas y permanencia de adultos, para generar posibles escenarios que aporten información para mejorar su estado de conservación y proveer datos que pueden ayudar a tomar decisiones sobre su manejo.

## Materiales y métodos

**Especie de estudio.** *Mammillaria humboldtii* es una cactácea globosa-deprimida que puede ser simple o ramificada de la base (basítona). Sus tubérculos cilíndricos tienen ápice redondeado y exhiben de uno a varios tallos cilíndricos que conforman un agregado. Sus axilas tienen lana blanca. Las espinas centrales son ausentes y tiene por arriba de 80 espinas radiales, dispuestas en varias series, de diferentes longitudes, de unos 4 a 6 mm. Florece en los meses de diciembre a febrero y posiblemente es polinizada por abejas. Las flores son de color rosa violáceo brillante de 25 mm de largo y 15 mm de diámetro. Fructifica en los meses de febrero a abril (Anderson, 2001). Se tienen reportes de tres localidades pequeñas en la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán en el centro de México donde crece *M. humboldtii*. (Lacoste, 2014). *Mammillaria humboldtii* tiene distribución restringida y alta especificidad de hábitat. El impacto de las actividades antropogénicas, el cambio de uso de suelo y la extracción ilegal han disminuido las tres poblaciones conocidas. Esta especie se encuentra catalogada actualmente en la Norma Oficial Mexicana (SEMARNAT, 2010) en la categoría de “amenazada” y como una especie en “peligro crítico” en El Libro Rojo de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (Fitz *et al.*, 2013) por el tamaño reducido de las poblaciones y el efecto del pastoreo.

**Área de estudio.** La población de *Mammillaria humboldtii* se localiza (20° 35' N, -98° 46' O) dentro de la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán (RBBM), en el Estado de Hidalgo (Sánchez-Mejorada, 1978; CONANP, 2003). El clima es seco a semi-cálido con lluvias en verano, presenta una temperatura promedio anual de 20 °C, con un máximo de 24 °C y un mínimo de 16 °C. La región recibe una precipitación promedio anual de < 500 mm (CONANP, 2003).

**Densidad y distribución espacial de la población.** Dentro de la RBBM se delimitó una área de 924.4 m<sup>2</sup> (40 × 23.11 m) en donde se encontraba la totalidad de la población de *Mammillaria humboldtii*. En esta área los individuos fueron marcados con etiquetas metálicas puestas sobre la tierra al lado de individuo. Cada individuo se mapeó con coordenadas polares, que fueron transformadas a coordenadas cartesianas para calcular el índice de agregación (R) y establecer el patrón de distribución espacial con el método de Clark y Evans (Krebs, 1999), el cual es dependiente del tamaño del área de muestreo. Se realizó la modificación de Donnelly (1978), para el método de Clark y Evans (Krebs, 1999), para la distancia esperada del vecino más cercano, corregido a falta de un límite.

**Composición florística de la comunidad y asociación.** La vegetación dominante es matorral crasicaule compuesta por: *Agave xylonacantha* Salm-Dyck, *Mimosa leucaenoides* Benth., *Hechtia glomerata* Zucc., *Fouquieria splendens* Engelm. in Wisl. y *Karwinskia humboldtiana* (Schult.) Zucc. Se consideraron nodrizas potenciales a especies vegetales con una distancia menor a 20 cm de cada individuo, éstas se contabilizaron y registraron coordenadas de su ubicación. Se contó el número de individuos asociados a cada especie y se comparó con el número de individuos de *Mammillaria humboldtii* que se esperaba estuvieran asociados a cada especie. Para determinar si existía una relación entre la especie nodriza y el tamaño del protegido se comparó el número de individuos esperados dentro de cada categoría con el número de individuos observados bajo el dosel de cada nodriza usando una prueba de bondad de ajuste  $\chi^2$  (Everitt, 1977).

*Dinámica poblacional.* En mayo de 2012 y 2013 se censó el total de individuos de la población. A cada individuo se le midió la altura y diámetro (cm) utilizando un vernier digital y se registró el número de cabezas o tallos de cada individuo. Se utilizó el modelo matricial de Lefkovitch (Caswell, 2001) utilizando el diámetro (cm) de la planta en el tiempo  $t$  y  $t_{+1}$  para construir la matriz de transición. Se utilizó el diámetro porque fue la variable que mejor explicaba el cambio en las tasas vitales. El ciclo de vida fue dividido por el diámetro de los individuos en cinco categorías de tamaño ( $0.01 > a < 1$  cm Plántula,  $1 \leq a < 2$  cm Juvenil,  $2 \leq a < 3$  cm Adulto 1,  $3 \leq a < 4$  cm Adulto 2 y  $a \geq 4$  cm Adulto 3) y una categoría de semilla a la que se le asignó una probabilidad pequeña (0.0005) al desconocer la probabilidad real de permanencia en el banco de semillas. Los experimentos de germinación (ver apartado de germinación) mostraron que las semillas  $> 1$  año siguen germinando lo que sugiere al menos la posibilidad de un banco de semillas transitorio semi-permanente de corta duración para *Mammillaria humboldtii*, además de que se han reportado bancos de semillas para otras especies del género *Mammillaria* (Bowers, 2005; Valverde y Zavala-Hurtado, 2006; Peters et al., 2011).

El crecimiento y supervivencia se registraron en el mes de mayo de 2012 y 2013 después de la época reproductiva. Durante la época reproductiva (enero-abril) se registró el número de botones, flores y frutos inmaduros y maduros por planta. El *fruit set* o asentamiento de frutos fue definido como el número de frutos maduros en relación al número de flores producidas y el éxito reproductivo se definió como la proporción de individuos que producen frutos maduros. Para estimar el promedio de semillas por fruto se colectaron frutos ( $n = 55$ ) durante los meses de abril y mayo y se contabilizó el número total de semillas en cada uno.

*Germinación.* En el mes de julio del 2013 se germinaron 200 semillas en cajas petri (10 semillas por caja) con agar al 1 % en una cámara ambiental (Lab-Line, Biotronette, Modelo 845) con una temperatura constante de 25 °C y un fotoperiodo de 12 h luz/12 h oscuridad, sometidas a dos tratamientos, para detectar la presencia de fotoblastismo, el primero con un total de 100 semillas, sometidas a oscuridad total en donde las cajas petri fueron cubiertas con cuatro capas de papel aluminio. El segundo tratamiento con 100 semillas sin papel aluminio. El registro de germinación fue hecho cada tercer día por 30 días para las expuestas a la luz y se consideró una semilla germinada con la emergencia de la radícula. Las semillas en oscuridad no se revisaron hasta que concluyó el experimento (30 días).

La fecundidad se determinó por la multiplicación del número de frutos *per cápita* (en cada categoría de tamaño)  $\times$  el promedio de semillas producidas por fruto  $\times$  el promedio de la tasa de germinación de semillas de los experimentos en condiciones de luz.

Se calculó la tasa finita de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ), la estructura estable de tamaño (el *eigenvector* derecho  $\mathbf{w}$ ), el valor reproductivo (el *eigenvector* izquierdo  $\mathbf{v}$ ) y las matrices de sensibilidad y elasticidad. Adicionalmente se estimó la tasa de crecimiento *per cápita* anual (2012-2013):  $\Delta N = N_{(t+1)}/N_{(t)}$ . Se estimaron los intervalos de confianza al 95 % a partir de los percentiles 25 % y 75 % de la tasa finita de crecimiento poblacional por el remuestreo de individuos y calculando el valor de  $\lambda$  de cada una de 1,000 matrices generadas (Caswell, 2001).

*Simulaciones numéricas.* Se realizaron simulaciones numéricas donde se redujo o incrementó el valor de los diferentes elementos de la matriz para evaluar el efecto que podría tener en la tasa de crecimiento poblacional. Estas perturbaciones representaron cambios hipotéticos en el ciclo de vida y fueron un criterio más para obtener información útil en la estrategia de conservación y/o manejo de la especie. Se simularon cambios en los elementos de la matriz que correspondían a un banco de semillas ( $a_{11}$ ), al reclutamiento de plántulas ( $a_{21}$ ), y la supervivencia de adultos ( $a_{66}$ ) que son los más buscados por la colecta ilegal. Así, el valor de  $a_{11}$  (intervalo 0.01-0.9),  $a_{21}$  (intervalo de 0.01-0.1) y  $a_{66}$  (intervalo 0.01-0.9) fueron simulados y se calculó la tasa finita de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) manteniendo las otras probabilidades de transición constantes. Todos los análisis demográficos y las simulaciones numéricas fueron realizados con el paquete popbio versión 2.4 (Stubben y Milligan, 2007) en **R** versión 3.1.2 (R Development Core Team, 2013).

**Tabla 1.** Matriz de transición de *Mammillaria humboldtii* de una localidad en el Estado de Hidalgo, México en el periodo de 2012-2013. (S = semilla, PI = plántula, J = juvenil, A = Adulto). El valor de  $\lambda$  (95 % IC) se obtuvo con el método de bootstrap con 1000 iteraciones. **w** = la estructura estable de tamaño, **v** = el valor reproductivo, N = el número de individuos por categoría.

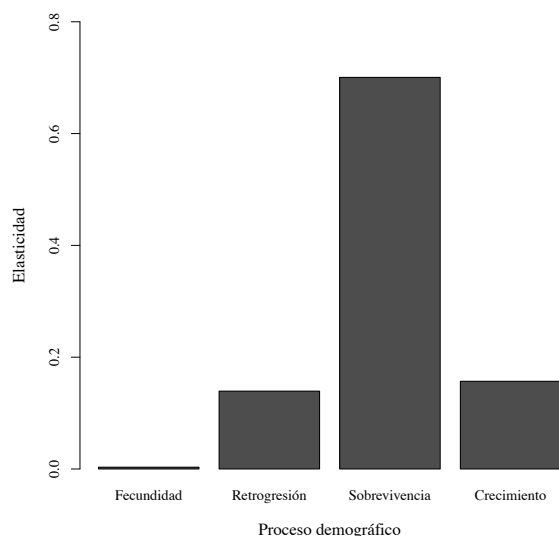
2012-2013  $\lambda = 0.7931(0.7797-0.8050)$

	Semillas	PI	J	A1	A2	A3	w	v
Semillas	0.0005	0	7	50.8762	108.2635	266.9172	0.9950	1
PI	1.5165E-05	0.5428	0.0156	0	0	0	7.8761E-05	52263.57
J	0	0.1857	0.5572	0.0618	0	0	0.00029556	60488.73
A1	0	0.0285	0.1875	0.5051	0.1148	0.0137	0.0008	64560.69
A2	0	0	0.0208	0.2164	0.4729	0.1241	0.0014	64059.33
A3	0	0	0	0.0154	0.2162	0.6413	0.0021	60044.75
N	65940	70	192	194	148	145		

## Resultados

**Distribución espacial de la población, germinación, composición florística y asociación.** La población de *Mammillaria humboldtii* se compone de 753 individuos, presenta una densidad de 0.7172 ind./m<sup>2</sup> y su distribución es de tipo agregada con un valor de  $R = 0.13$  ( $P < 0.01$ ).

Se consideraron nodrizas potenciales a las especies vegetales con una distancia menor a 20 cm de cada individuo, la especie de estudio presenta afinidad a tres especies vegetales *Agave xylonacantha*, *Mimosa leucaenoides* y *Hechtia glomerata*. La prueba de bondad de ajuste ( $\chi^2 = 18.4563$ ,  $P < 0.01$ ) y residuales ajustados sugieren que únicamente hay una relación positiva con *M. leucaenoides*. En las pruebas de germinación en condiciones controladas se encontró que las semillas de *M. humboldtii* son fotoblásticas positivas y el porcentaje de germinación es de 12 % (95 % CI  $\pm 0.047$ ) con un total de 24 semillas germinadas durante el experimento.

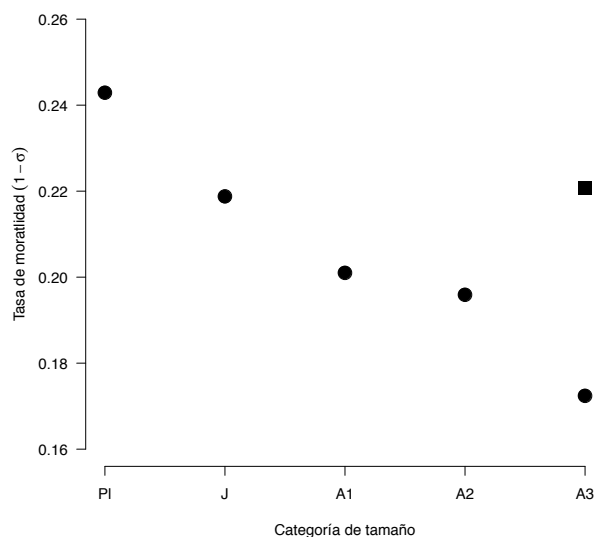


**Figura 1.** Valor de elasticidad por proceso demográfico en *Mammillaria humboldtii* para el periodo de 2012-2013.

**Análisis matricial y simulaciones del efecto de cambios en tasa vitales sobre  $\lambda$ .** Durante el periodo del censo 2012-2013 se reclutaron cinco individuos nuevos de manera natural en la población. La distribución de individuos dentro de las categorías de tamaño no difirió entre años ( $\chi^2 = 5.41$ , gl = 5,  $P > 0.05$ ), al comparar la estructura estable de tamaños (**w**) observada con la estructura proyectada se encontró que la población no se encuentra en equilibrio ( $\chi^2 = 1148$ , gl = 5,  $P < 0.01$ ). Las categorías de plántula juvenil y adulto 1 y 2 mostraron más individuos de los esperados mientras que la categoría de banco de semillas y el adulto 3 no difirieron de lo proyectado por el modelo. La matriz (Tabla 1) muestra que la fecundidad y el valor reproductivo incrementan con el tamaño del individuo. Se presentan transiciones a la categoría inmediata superior; además, de transiciones que abarcan más de una clase mostrando el crecimiento de J a A2, así como también de A1 a A3 y regresiones de la categoría A2 a J por la pérdida de cabezas o tallos. La dinámica poblacional indica que la población presenta una pérdida de individuos con una  $\lambda = 0.7931$ , sugiriendo una disminución de aproximadamente 20 % por año. La tasa de crecimiento *per cápita* anual ( $Nt + 1/Nt$ ) fue de 0.7973 muy similar al valor encontrado con el modelo matricial y dentro del intervalo de confianza (0.7797 a 0.8050). Ambos muestran una disminución de la población importante.

Las elasticidades para cada proceso demográfico muestran que la permanencia o estasis es el proceso con mayor valor (70.05 %) seguido del crecimiento (15.69 %), regresión a tallas menores (13.93 %) y finalmente la reproducción (0.32 %; Figura 1). Las tasas de mortalidad en un escenario sin el efecto del saqueo ilegal de plantas (5 % de la población de individuos





**Figura 2.** Probabilidad de mortalidad por categoría de tamaño (● = sin colecta de adultos y ■ = con colecta ilegal de individuos de la categoría A3) en *Mammillaria humboldtii* para periodo de 2012-2013 (PI = plántula, J = juvenil, A = adulto).

lación del efecto sobre  $\lambda$  de la pérdida de adultos por saqueo (los individuos saqueados fueron todos de la categoría A3) fue bajo, la sola supervivencia de adultos no permite que la población alcance el equilibrio, pero sí promueve mayor decrecimiento de la población (Figura 3C).

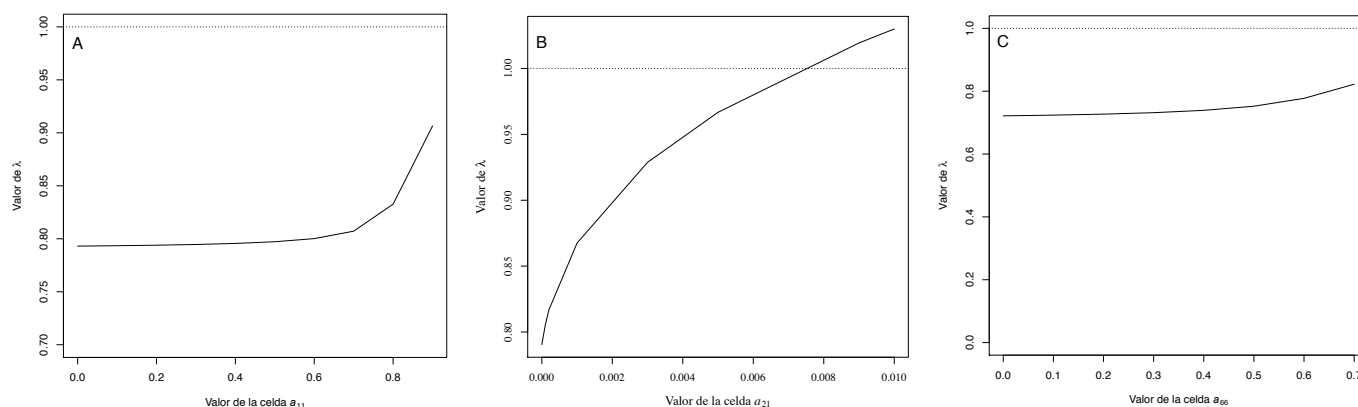
### Discusión

La conservación de muchas especies se encuentra en un dilema. Por un lado, la tasa a la cual desaparecen las poblaciones es alarmante y en muchos casos no se tienen los datos cuantitativos que puedan dirigir las acciones de conservación y por otro se requiere de tiempo para poder obtener buenos estimadores del estado en el que se encuentran (Martínez-Peralta y Mandujano, 2009; Ferrer *et al.*, 2011). Para muchas de las especies al borde de la extinción, obtener la información para evaluar el estado de conservación no es tan importante como mantener a las poblaciones existentes en el corto plazo. Sin embargo, para aquellas especies con poblaciones relativamente grandes la información sobre sus poblaciones es importante para entender su dinámica, interacciones y factores de riesgo para un manejo adecuado basado en información cuantitativa.

En términos reproductivos, *Mammillaria humboldtii* tiene una disminución en la adecuación. Dentro de *Mammillaria*, Flores-Martínez *et al.* (2011) y Rojas-Aréchiga *et al.* (2013) describen

grandes) disminuye a una tasa constante con la categoría de tamaño (Figura 2 círculos), con  $\lambda = 0.8164$  y el efecto de la pérdida de individuos de la última categoría por saqueo incrementa la tasa de mortalidad de la última categoría (Figura 2 cuadrado) y disminuye  $\lambda$  (0.7931).

Cuando se simula la posibilidad de un banco de semillas ( $a_{11}$ ), se encontró que aunque se mantenga un número grande de semillas en el suelo, el efecto sobre la tasa de crecimiento es reducido, solamente habría una ganancia si se mantuviera un banco muy grande de semillas (del 70 al 100 % de las semillas (Figura 3A). En cambio, cuando es simulada la transición de semillas a plántula ( $a_{21}$ ) encontramos que pequeños cambios en el valor de la transición tienen un efecto muy importante sobre la tasa de crecimiento de la población; de hecho, un valor en la transición de semilla a plántula de 0.007 genera valores de  $\lambda$  al equilibrio (Figura 3B). Se simuló el número plántulas necesarias para tener  $\lambda$  por arriba de la unidad lo que mostró que el esfuerzo de una estrategia de reintroducción de plántulas tendría que ser enorme, por arriba de 250 plántulas y con baja mortalidad. Del mismo modo la simu-



**Figura 3.** Tasa finita de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) en *Mammillaria humboldtii* simulando el cambio de la transición **A)**  $a_{11}$  (banco de semillas), **B)**  $a_{21}$  (paso de semilla a plántula) y **C)**  $a_{66}$  (permanencia de Adulto 3).

la germinación de 20 especies de las cuales seis tienen porcentajes de germinación similares o menores a *M. humboldtii*, sólo una (*M. potsii*) es de amplia distribución en México y las demás se encuentran de manera más local y además enlistadas en la NOM-059 SEMARNAT, dos en la IUCN (Guzmán *et al.*, 2003). La importancia de la deriva génica en las cactáceas al parecer es un proceso evolutivo importante (Gorelick, 2009) y es amplificado por los tamaños poblacionales pequeños comúnmente asociados a especies en peligro, las restricciones en los sistemas de cruce (Martínez-Peralta *et al.*, 2014), incremento en la endogamia y bajas tasa de migración interpoblacional con consecuencias en la reproducción. La segunda posibilidad de la baja germinación de las semillas es la presencia de mecanismos de latencia que favorezcan la formación de un banco de semillas. *Mammillaria humboldtii* como las demás especies del género *Mammillaria* que han sido estudiadas son fotoblásticas positivas (Bowers, 2005, Rojas-Aréchiga, 2013), atributo que comúnmente se asocia a la generación de bancos de semillas (Pearson *et al.*, 2003). Aún existiendo un banco de semillas importante, las simulaciones sugieren que el impacto en la tasa de crecimiento que tiene es relativamente bajo, aunque puede representar un seguro de vida a largo plazo para la población, ya que el saqueo se concentra en los adultos reproductivos, lo cual reduce el ingreso de propágulos a la población. Se debe considerar que la fecundidad y supervivencia de plántulas fueron estimadas a partir de los experimentos de germinación por lo que la fecundidad posiblemente sea una sobreestimación con consecuencias aún más negativas sobre  $\lambda$ .

*Mammillaria humboldtii* presenta una distribución agregada y una densidad similar a las reportadas para otras especies del mismo género como *M. crucigera* (1 ind./m<sup>2</sup>; Contreras y Valverde, 2002), *M. supertexta* (0.64 ind./m<sup>2</sup>; Avendaño-Calvo, 2007), *M. huitzilopochtli* (0.39 ind./m<sup>2</sup>; Flores-Martínez *et al.*, 2010) y *M. gaumeri* (0.29 ind./m<sup>2</sup>; Ferrer *et al.*, 2011). Procesos naturales extrínsecos pueden estar afectando la densidad de la especie, en el caso particular de la población de *M. humboldtii* se presenta una asociación con más del 40 % de los individuos asociados a una especie nodriza; el porcentaje restante (60 %) de individuos se encontraban a cielo abierto. De los individuos asociados a *M. humboldtii* la especie preferida fue *Mimosa leucanoides* que es de las más abundantes dentro de la comunidad y es común encontrar cactáceas asociadas a leguminosas perennes en otras zonas áridas (Hernández-Oria *et al.*, 2003). Al parecer la asociación de cactáceas con nodrizas es menos obligada de lo que se pensaba con anterioridad (Jurado *et al.*, 2013).

Para las especies en peligro, tanto la tendencia poblacional actual como las predicciones a futuro son una de las estrategias que determinan escenarios posibles para su manejo. Aún con la necesidad de tener información para especies amenazadas, por lo general hay una o unas pocas localidades y el tiempo necesario para tener estimadores robustos de las tasas vitales siempre es mayor a la pérdida de hábitat e individuos (Morris y Doak, 2002; Mandujano *et al.*, 2007). La falta de información también lleva a errores de incluir o sacar especies de listas de especies amenazadas sin entender de manera clara su dinámica poblacional y los factores que causan el deterioro, que pueden ser criterios útiles a considerar para la conservación y el manejo. Por lo general las plantas perennes en algún estado de conservación tienen demografías de pocos años o poblaciones que no consideran toda la variación que experimentan los individuos de las poblaciones y que afectan su dinámica (Crone *et al.*, 2011). Sin embargo, se está ante la disyuntiva de tener datos de demografía subóptimas en un corto plazo (Salguero-Gómez *et al.*, 2012) y que sean suficientemente válidas para ayudar a generar mejores planes de manejo para los cuales se necesitan varios años (Mandujano *et al.*, 2007). Por ejemplo, para el género *Mammillaria*, de las 11 especies con estudios, únicamente dos (Flores-Martínez *et al.*, 2010; Ferrer *et al.*, 2011) tiene una duración mayor a los tres años.

La tasa finita de crecimiento de *Mammillaria humboldtii* sugiere una disminución de aproximadamente 20 % por año consistente con la pérdida de individuos que se registró de un año a otro. Al parecer es la tendencia a nivel nacional para varias especies de Cactaceae (p.ej., Contreras y Valverde, 2002; Mandujano *et al.*, 2007; Zepeda-Martínez *et al.*, 2013) y para varias especies de *Mammillaria* (*M. pectinifera*, Valverde y Zavala-Hurtado, 2006; *M. solisoides*, Rodríguez-Ortega, 2008; *M. huitzilopochtli*, Flores-Martínez *et al.*, 2010). Para *M. humboldtii* la disminución de la población se debe a la mortalidad y en menor grado (5 % del total) por saqueo de individuos adultos, que tienen efectos negativos sobre la tasa de crecimiento poblacional,

una disminución en el aporte de la fecundidad y un escaso reclutamiento de nuevos individuos. El saqueo de individuos dentro de la categoría más grande disminuye la probabilidad de reproducción, afectando las contribuciones a los distintos procesos demográficos de esa categoría dentro del ciclo de vida de la especie. El esfuerzo de reintroducción o reclutamiento necesario para poder tener una población saludable es muy grande (de más de 250 individuos por año). Las simulaciones mostraron que otras estrategias como incrementar el banco de semillas, no generan un impacto importante en el crecimiento de la población y por lo tanto no sería la mejor estrategia, pero pueden ser valiosas en ausencia de individuos reproductivos. Las principales causas de restricción en las poblaciones de *M. humboldtii* son el reclutamiento, la falta de individuos reproductivos y su baja germinación. En este estudio se observó que los individuos son reproductivos a partir de los 2 cm de diámetro pero aunque no se conoce la relación entre el tiempo y el tamaño de los individuos se podrían considerar programas que ayuden a obtener la talla mínima del individuo necesario para la reproducción. En término de las elasticidades de *M. humboldtii* los valores más altos se asociaron a la supervivencia. La estructura poblacional de *M. humboldtii* no difiere de lo que generalmente se conoce de otras cactáceas globosas como *M. gaumeri*, *M. crucigera* y *M. magnimamma* (Contreras y Valverde, 2002; Valverde *et al.*, 2004; Ferrer *et al.*, 2011), donde la categoría de adultos se encuentra mejor representada a diferencia de las plántulas y por desgracia son los estados del ciclo de vida más buscados.

No cabe duda que *Mammillaria humboldtii* necesita un programa de intervención mucho más activo que solamente proteger a la población. Las acciones actuales de protección no son suficientes ya que se encuentra disminuyendo a tasas relativamente altas y la tendencia a largo plazo no son alentadoras. De las tres poblaciones conocidas de *M. humboldtii*, dos se volvieron a visitar sin encontrar individuos, y la tercera que se estudió tiene relativamente pocos individuos y muy posiblemente insuficiente para mantenerse a largo plazo. Es claro que el saqueo de los adultos, el reclutamiento de individuos y la baja probabilidad de germinación de las semillas son factores que de manera sinérgica contribuyen al riesgo de esta especie.

### Agradecimientos

Los autores agradecemos a las autoridades de la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán el apoyo brindado durante esta investigación, así como también al Sr. Hermenegildo Gutiérrez Pérez y Eva Gutiérrez Pérez por su hospitalidad. El apoyo y ayuda de los compañeros del Laboratorio de Taxonomía y Sistemática Vegetal de la UAM-Xochimilco fue invaluable, sin su ayuda este trabajo no se hubiera concretado. El financiamiento de proyecto CONACyT CB-2007-1 #83790 a JG y presupuesto operativo de Instituto de Ecología, UNAM, a MMC. Así mismo, agradecemos los comentarios de dos revisores anónimos a versiones previas de este trabajo.

### Literatura citada

- Anderson E.F. 2001. *The Cactus Family*. Timber Press, Portland.
- Avendaño-Calvo T. de J. 2007. Dinámica poblacional de *Mammillaria supertexta*. Mart ex Pfeiff, en el Valle de Cuicatlán, Oaxaca, México. Tesis de Maestría en Ciencias. Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Instituto Politécnico Nacional, Oaxaca, Oaxaca. 77 pp.
- Bowers J.E. 2005. New evidence for persistent or transient seed banks in three Sonoran desert Cacti. *The Southwestern Naturalist* **50**:482-487.
- Caswell H. 2001. *Matrix Population Models: Construction, Analysis, and Interpretation*. Sinauer Associates, Sunderland.
- Cody M.L. 1993. Do cholla cacti (*Opuntia* spp., Subgenus *Cylindropuntia*) use or need nurse plants in the Mojave Desert? *Journal of Arid Environments* **24**:139-154.
- CONANP [Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas]. 2003. Programa de Manejo Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. México D.F. Disponible en: <[http://www2.inecc.gob.mx/publicaciones/consultaPublicacion.html?id\\_pub=424](http://www2.inecc.gob.mx/publicaciones/consultaPublicacion.html?id_pub=424)>
- Contreras C. y Valverde T. 2002. Evaluation of the conservation status of a rare cactus (*Mammillaria crucigera*) through the analysis of its population dynamics. *Journal of Arid Environments* **51**:89-102.
- Crone E.E., Menges E.S., Ellis M.M., Bell T., Bierzychudek P., Ehrlén J., Kaye T.N., Knight T.M., Lesica, P., Morris W.F., Oostermeijer G., Quintana-Ascencio P.F., Stanley A., Ticktin T., Valverde T. y Williams J. 2011. How do plant ecologists use matrix population models? *Ecology Letters* **14**:1-8.



- de Kroon H., Plaisier A., van Groenendael J. y Caswell H. 1986. Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology* **67**:1427-1431.
- Esparza-Olguín L., Valverde T. y Vilchis-Anaya E. 2002. Demographic analysis of a rare columnar cactus (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, Mexico. *Biological Conservation* **103**:349-359.
- Everitt B.S. 1977. *The analysis of contingency tables*. Chapman & Hall, Nueva York.
- Ferrer M., Durán R., Méndez M., Dorantes A. y Dzib G. 2011. Dinámica poblacional de genets y ramets de *Mammillaria gaumeri* cactácea endémica de Yucatán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **89**:83-105.
- Flores-Martínez A., Manzanero-Medina G., Golubov J., Montaña C. y Mandujano M.C.. 2010. Demography of an endangered endemic rupicolous cactus. *Plant Ecology* **210**:53-66.
- Godínez-Álvarez H., Valverde T. y Ortega-Baes P. 2003. Demographic trends in the Cactaceae. *Botanical Review* **69**:173-201.
- Gorelick R. 2009. Evolution of cacti is largely driven by genetic drift, not selection. *Bradleya* **27**:37-48.
- Guzmán U., Arias S. y Dávila P. 2003. *Catálogo de Cactáceas Mexicanas*. Universidad Nacional Autónoma de México/Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México D.F.
- Hernández-Oria J.G., Chávez-Martínez R., Galindo-Sotelo G., Hernández-Martínez M.M., Lagunas-Solis G., Martínez-Romero R., Mendoza-Aguilar T., Sánchez-Hernández J.L. y Sánchez-Martínez E. 2003. Evaluación de aspectos ecológicos de una nueva población de *Mammillaria mathildae* Kraehenbuehl y Krainz en Querétaro. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **48**:100-110.
- Holland J.N. y Molina-Freaner F. 2013. Hierarchical effects of rainfall, nurse, plants, granivory and seed banks on cactus recruitment. *Journal of Vegetation Science* **24**:1053-1061.
- Jordan P.W. y Nobel P.S. 1981. Seedling establishment of *Ferocactus acanthodes* in relation to drought. *Ecology* **62**:901-906.
- Jurado E., Flores J., Muro-Pérez G., González-Rodríguez H., Pando-Moreno M. y Doria O. 2013. Are nurse plants always necessary for succulent plants? Observations in northeastern Mexico, including endangered and threatened species. *Bradleya* **31**:150-156.
- Krebs C.J. 1999. *Ecological methodology*. Addison-wesley Educational Publishers, Inc., Menlo Park.
- Lacoste M. 2014. FIELD-LIST. Disponible en: <<http://www.mammillaria.eu/feldlisten/fieldlistlacoste.pdf>>
- Mandujano M.C., Golubov J. y Montaña C. 1997. Dormancy and endozoochorous dispersal of *Opuntia rastrera* seeds in the southern Chihuahuan Desert. *Journal of Arid Environments* **36**:259-266.
- Mandujano M.C., Verhulst J.A.M., Carrillo-Angeles I. y Golubov J. 2007. Population dynamics of *Ariocarpus scaphiostrius* Bödeker (Cactaceae): evaluating the status of a threatened species. *International Journal of Plant Sciences* **168**:1035-1044.
- Martínez-Peralta C. y Mandujano M.C. 2009. Saqueo en poblaciones naturales de *Ariocarpus*: el caso de *A. agavoides*. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **54**:60-62.
- Martínez-Peralta C., Molina-Freaner F., Golubov J., Vázquez-Lobo A. y Mandujano M.C. 2014. A comparative study of the reproductive traits and morphology of a genus of geophytic cacti. *International Journal of Plant Sciences* **175**: 663-680.
- Martorell C. y Peters E. 2005. The measurement of chronic disturbance and its effect on the threatened cactus *Mammillaria pectinifera*. *Biological Conservation* **124**:199-207.
- McCarthy M.A. Keith D. Tietjen J. Burgman M.A. Maunder M. Master L. Brook B.W. Mace G. Possingham H.P. Medellin R. Andelman S. Regan H. Ruckelshaus M. 2004. Comparing predictions of extinction risk using models and subjective judgement. *Acta Oecologica* **26**: 67-74.
- Morris W.F. y Doak D.F. 2002. *Quantitative Conservation biology. Theory and Practice of Population Viability Analyses*. Sinauer Associates, Sunderland.
- Nobel P.S. 1980. Morphology, nurse plants, and minimum apical temperatures for young *Carnegiea gigantea*. *Botanical Gazette* **141**:188-191.
- Pearson T.R.H., Burslem D.F.R.P., Mullins C.E. y Dalling J.W. 2003. Functional significance of photoblastic germination in Neotropical pioneer trees: a seed's eye view. *Functional Ecology* **17**:394-402.
- Peters E.M., Martorell C. y Ezcurra E. 2011. The effects of serotiny and rainfall-cued dispersal on fitness: bet-hedging in the threatened cactus *Mammillaria pectinifera*. *Population Ecology* **53**:383-392.
- Pilbeam J. 1999. *Mammillaria: the cactus file handbook*. Cirio Publishing Services, Oxford.
- R Development Core Team. 2014. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. Disponible en: <<http://www.r-project.org>>
- Ramos-López A.L. 2007. Estudio poblacional de *Mammillaria dioxanthocentron* Backeb. ex Mottram en el valle de Cuicatlán, Oaxaca. Tesis de Maestría en Ciencias. Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Instituto Politécnico Nacional, Oaxaca, Oaxaca. 64 pp.
- Rodríguez-Ortega C.E. 2008. Consecuencias demográficas y evolutivas del secuestro de semillas en tres especies del género *Mammillaria* (Cactaceae). Tesis de Doctorado en Ciencias. Instituto de Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México. D.F. 118 pp.

Recibido:

Aceptado:

- Rojas-Aréchiga M., Mandujano M.C. y Golubov J. 2013. Seed size and photoblastism in species belonging to tribe Cacteeae (Cactaceae). *Journal of Plant Research* **126**:373-386.
- Salguero-Gómez R., Siewert W., Casper B.B. y Tielbörger K. 2012. A demographic approach to study effects of climate change in desert plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* **367**:3100-3114.
- Sánchez-Mejorada H. 1978. *Manual de Campo de las Cactáceas y Suculentas de la Barranca de Metztitlán*. Sociedad Mexicana de Cactología, México D.F.
- Saldivar-Sánchez S. y Navarro-Carvajal M. C. 2012. Estudio demográfico de *Mammillaria mystax* en Cañada Morelos, Puebla, México. *Cactaceas y Suculentas Mexicanas* **57**:47-63.
- Silvertown J., Franco M., Pisanty I. y Mendoza A. 1993. Comparative plant demography: relative importance of demographic components to the finite rate of increase in perennial plants. *Journal of Ecology* **81**:465-476.
- Steenbergh W.F. y Lowe C.H. 1977. *Ecology of the Saguaro: II. Reproduction, Germination, Establishment, Growth, and Survival of the Young Plant*. Scientific Monograph Number 8 National Park Service, Department of the Interior, Washington D.C.
- Stubben C. y Milligan B. 2007. Estimating and analyzing demographic models using the popbio package in R. *Journal of Statistical Software* **22**:1-22.
- Suzán H., Nabhan G.P. y Patten D.T. 1996. The importance of *Olneya tesota* as a nurse plant in the Sonoran Desert. *Journal of Vegetation Science* **7**:635-644.
- SEMARNAT [Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales]. 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental – Especies nativas de México de flora y fauna silvestres – Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio – Lista de especies en riesgo. *Diario Oficial de la Federación*. 2da Sección, 30 de diciembre de 2010.
- Turner R.M. 1990. Long-term vegetation change at a fully protected Sonoran Desert site. *Ecology* **71**:464-477.
- Turner R.M., Alcom S.M., Olin G. y Booth J.A. 1966. The influence of shade, soil, and water on saguaro seedling establishment. *Botanical Gazette* **127**:95-102.
- Fitz Murice, B, Fitz Maurice, W.A., Hernández, H.M., Sotomayor, M. & Smith, M. 2013. *Mammillaria humboldtii*. The IUCN Red List of Threatened Species 2013: e. T152892A691543. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2013-1.RLTS.T152892A691543.en>. (Consulted: August 3, 2014).
- Ureta C. y Martorell C. 2009. Identifying the impacts of chronic anthropogenic disturbance on two threatened cacti to provide guidelines for population-dynamics restoration. *Biological Conservation* **142**:1992-2001.
- Valiente-Banuet A. y Ezcurra E. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacan Valley, Mexico. *Journal of Ecology* **79**:961-971.
- Valverde P.L. y Zavala-Hurtado J.A. 2006. Assessing the ecological status of *Mammillaria pectinifera* Weber (Cactaceae), a rare and threatened species endemic of the Tehuacán-Cuicatlán Region in Central Mexico. *Journal of Arid Environments* **64**:193-208.
- Valverde T., Quijas S., López-Villavicencio M. y Castillo S. 2004. Population dynamics of *Mammillaria magnimamma* Haworth. (Cactaceae) in a lava-field in central Mexico. *Plant Ecology* **170**:167-184.
- Zepeda-Martínez V., Mandujano M.C. Mandujano F.J. y Golubov J.K. 2013. What can the demography of *Atriphytum ornatum* tell us of its endangered status? *Journal of Arid Environments* **88**:244-249.