

ESTRUCTURA POBLACIONAL DE DOS ESPECIES DE CACTÁCEAS COLUMNARES EN UN BOSQUE TROPICAL CADUCIFOLIO

POPULATION STRUCTURE OF TWO SPECIES OF COLUMNAR CACTI IN A TROPICAL DECIDUOUS FOREST

ERNESTO LEZAMA-DELGADO^{1,5}, MARÍA C. MANDUJANO², JOSÉ M. PRADO³, ELIA NORA AQUINO-BOLAÑOS⁴,
EDMOND CELIS-LÓPEZ⁵, ARMANDO JESÚS MARTÍNEZ^{4,5*}

¹Centro de Investigaciones Tropicales, Universidad Veracruzana, Xalapa, Veracruz, México.

²Departamento de Ecología de la biodiversidad, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México.

³Centro de Ecoalfabetización y Dialogo de Saberes, Universidad Veracruzana, Xalapa, Veracruz, México.

⁴Instituto de Ciencias Básicas, Universidad Veracruzana, Xalapa, Veracruz, México.

⁵Instituto de Neuroetología, Universidad Veracruzana, Xalapa, Veracruz, México.

* Autor de correspondencia: armartinez@uv.mx

Resumen

Antecedentes: La estructura poblacional es un atributo demográfico que se define en parte por el reclutamiento de las especies. Una aproximación para describir la estructura es estimando un ajuste log-normal a la distribución de tallas diamétricas en cactáceas columnares, lo que indicaría si hay un ajuste unimodal o multimodal.

Pregunta: ¿Cómo es la estructura de tamaños y la distribución local de las columnares simpátricas *Pilosocereus palmeri* y *Cephalocereus scoparius*, que se desarrollan en el bosque tropical caducifolio del centro de Veracruz?

Sitio de estudio y periodo de investigación: El estudio se realizó en la selva baja caducifolia que se ubica a 5 km de la localidad de Cerro Gordo, municipio de Emiliano, Zapata, Veracruz, México, durante la época de lluvias del 2013.

Métodos: Medimos el diámetro basal de los individuos de las dos especies columnares en 20 parcelas rectangulares de 50 × 10 metros. Ajustamos el modelo distribución log-normal a las tallas diamétricas y obtuvimos la densidad poblacional y distribución espacial.

Resultados: La densidad poblacional difiere en más del doble entre las dos especies de columnares. Además, la distribución de frecuencia de tallas diamétricas de *P. palmeri* se ajustó a una curva log-normal a diferencia de lo estimado en *C. scoparius* y ambas especies tienen distribución espacial agregada.

Conclusiones: El ajuste log-normal de las tallas diamétricas de *P. palmeri* es unimodal e indica reclutamiento constante en la población, pero *C. scoparius*, tiene reclutamiento en pulsos con distribución de tipo multimodal. Además, ambas especies tienen diferente densidad poblacional, aunque similar distribución espacial agregada.

Palabras clave: Distribución, estructura, log-normal, reclutamiento.

Abstract

Background: The population structure is a demographic attribute that defines its viability and indicates the frequency of recruitment of new individuals. An approach to describe the population structure is by fitting a log-normal distribution of diametric sizes in columnar cacti, which indicates whether there is an adjust unimodal or multimodal distribution.

Question: How is the distribution of diametric sizes and local spatial distribution pattern of the sympatric *Pilosocereus palmeri* and *Cephalocereus scoparius* columnar cacti in the tropical deciduous forest of Central Veracruz?

Study site and years of study: The study was conducted in the tropical deciduous forest which is located 5 km from town of Cerro Gordo area, Veracruz, Mexico, during the 2013 rainy season.

Methods: We measured the basal diameter of the individuals of the two columnar species in 20 rectangular plots of size 50 × 10 meters. We adjust the log-normal distribution to the diametric size model and obtained the population density and space distribution.

Results: The population density is different more than double between the two columnar species. In addition, the frequency distribution of diametric sizes of *P. palmeri* adjusted a log-normal curve in contrast to that recorded in *C. scoparius* that was in pulse and both species have aggregate space distribution.

Conclusions: The log-normal adjustment of the diametric sizes of *P. palmeri* is unimodal and indicates constant recruitment in the population, but *C. scoparius* has recruitment in pulses with multimodal type distribution. Also, both species have different population density but equal aggregate space distribution.

Keyword: Distribution, structure, log-normal, recruitment.

La estructura poblacional de las especies de cactáceas puede variar por presión de factores abióticos y bióticos, estos cambios afectan la reproducción y germinación ([Mandujano et al. 2001](#)), la abundancia y distribución a nivel local ([Ruedas et al. 2006](#), [Octavio-Aguilar et al. 2019](#)), y regional ([Medel-Narvaez et al. 2006](#)), y en específico modifican el reclutamiento de las poblaciones ([Arroyo-Cosultchi et al. 2016](#), [Godínez-Alvarez et al. 2003](#), [Mandujano et al. 2007](#), [Medel-Narvaez et al. 2006](#)).

Teóricamente se esperaría que las especies presenten una estructura poblacional con reproducción y reclutamiento continuo ([Silvertown & Charlesworth 2001](#)) caracterizadas por tener un mayor número de individuos en clases de tamaño pequeñas, menos en clases de tamaño intermedias y pocos en la etapa de adulto que tienden a decrecer casi por completo, estructura que se ajusta a la forma de una distribución log-normal ([Silvertown & Charlesworth 2001](#), [Solís-Montero et al. 2005](#)).

Los estudios de estructura poblacional en cactáceas se han enfocado preferentemente en especies que se distribuyen en ambientes áridos y semiáridos. Por ejemplo, las columnares *Carnegiea gigantea* (Engelm.) Britton & Rose ([Reid et al. 1983](#), [Pierson & Turner 1998](#)), y *Neobuxbaumia macrocephala* F.A.C. Weber ex K. Schum ([Esparza-Olguín et al. \(2002\)](#)). Además de la arbustiva *Opuntia rastrera* F.A.C. Weber estudiada por [Mandujano et al. \(2001\)](#) y la arborea *Opuntia echios* J.T. Howell ([Hicks & Mauchamp 2000](#)). En particular, el estudio de [Medel-Narvaez et al. \(2006\)](#) muestra que la columnar *Pachycereus pringlei* (S. Watson) Britton & Rose no se ajusta al modelo de distribución log-normal, pues las 26 poblaciones que estudiaron tuvieron distribución bimodal o multimodal en la estructura de tallas.

En este sentido, se ha definido que el reclutamiento de las columnares puede ocurrir en eventos denominados como pulsos (bimodal o multimodal), los cuales se asocian a los episodios en los que las condiciones ambientales son favorables para la germinación de semillas y establecimiento de nuevos individuos en zonas áridas ([Bowers 1996](#), [Drezner & Lazaruz 2008](#), [Medel-Narvaez et al. 2006](#)). Sin embargo, la hipótesis refiere a que podría esperarse que las cactáceas columnares que habitan en ambientes tropicales presenten un ajuste de distribución log-normal con reclutamiento continuo debido a la influencia de la mayor precipitación en estos ambientes.

En algunos bosques tropicales caducifolios y trópicos secos los cactus columnares son especies muy conspicuas, aunque han sido poco estudiadas ([Bullock 2000](#), [Delgado-Fernández et al. 2017](#), [Munguía-Rosas & Sosa 2010](#), [Vázquez-Castillo et al. 2019](#)), y aún se desconoce sobre su dinámica poblacional y el tipo de reclutamiento en ambientes más húmedos que se caracterizan por tener temporada de lluvia totalmente predecible. Por ejemplo, en

la estación biológica de Chamela la precipitación promedio anual es de 731 mm ([Ayala 2016](#)) y en la selva baja caducifolia del centro del estado de Veracruz hay registros de 750 mm promedio anual ([Trejo-Vázquez 1999](#)). En contraste con el desierto Sonorense que tiene entre 30 a 300 mm en promedio anual ([Ezcurra & Rodrigues 1986](#)) y con el Noroeste de México donde la precipitación promedio anual ocurre entre 50 y 600 mm ([Medel-Narvaez et al. 2006](#)).

Es en este sentido, que si condiciones como el nivel y periodicidad de la precipitación en ambientes tropicales favorecen a la dinámica poblacional, entonces se esperaría mayor supervivencia de plántulas y reclutamiento continuo de las cactáceas columnares. Por lo tanto, en este estudio proporcionamos información sobre la estructura de tamaños con un ajuste log-normal, la distribución espacial local y la densidad de las cactáceas columnares simpátricas *Pilosocereus palmeri* (Rose) F.M. Knuth y *Cephalocereus scoparius* (Poselg.) (Poselg.) Britton & Rose. Ambas son especies conspicuas que habitan en la selva baja caducifolia y que se desarrollan por lo regular en fragmentos de bosques del centro del estado de Veracruz que están bajo constante presión por manejo agropecuario, lo cual los hace un sistema idóneo para el estudio de la dinámica poblacional de cactáceas columnares que habitan ambientes antropizados.

Materiales y métodos

Sitio de estudio. El estudio se realizó en un fragmento de 15 ha de selva baja caducifolia ubicada a 5 km de la localidad de Cerro Gordo, municipio de Emiliano Zapata, Veracruz, México ubicado a 19° 26' N y 96° 40' E y a 580 m snm ([Figura 1](#)), el cual se ubica en forma paralela a la autopista Veracruz-Xalapa en el km 27. El clima del área es cálido subhúmedo con temperatura promedio anual de 22 a 26 °C y la precipitación promedio acumulada es de 1,407 mm (registros del año 1950 a 2010, Estación Climatológica de Cerro Gordo, [SMN 2018](#)) durante la época de lluvias en los meses de junio a septiembre ([Castillo-Campos et al. 2007](#)).

El sitio tiene una definida estacionalidad de lluvias-secas y la mayoría de los árboles pierden su follaje durante la temporada de estiaje de noviembre-junio. Además, el sitio suele usarse como lugar de pastoreo vacuno, pero con más intensidad durante las lluvias, el substrato es rocoso volcánico con poco suelo que suele anegarse de agua en la época de mayor precipitación ([Castillo-Campos et al. 2007](#)). El estrato arbóreo tiene especies como *Astronium graveolens* Jacquin, *Comocladia engleriana* Loesener, *Ceiba aesculifolia* (Kunth) Britten & Baker F., *Bursera cinerea* Engl., *Bursera simaruba* (L.) Sarg., *Diphyssa americana* (Mill.) M. Sousa, por mencionar algunas, y la altura del dosel puede alcanzar hasta los 16 m ([Castillo-Campos et al. 2007](#)).

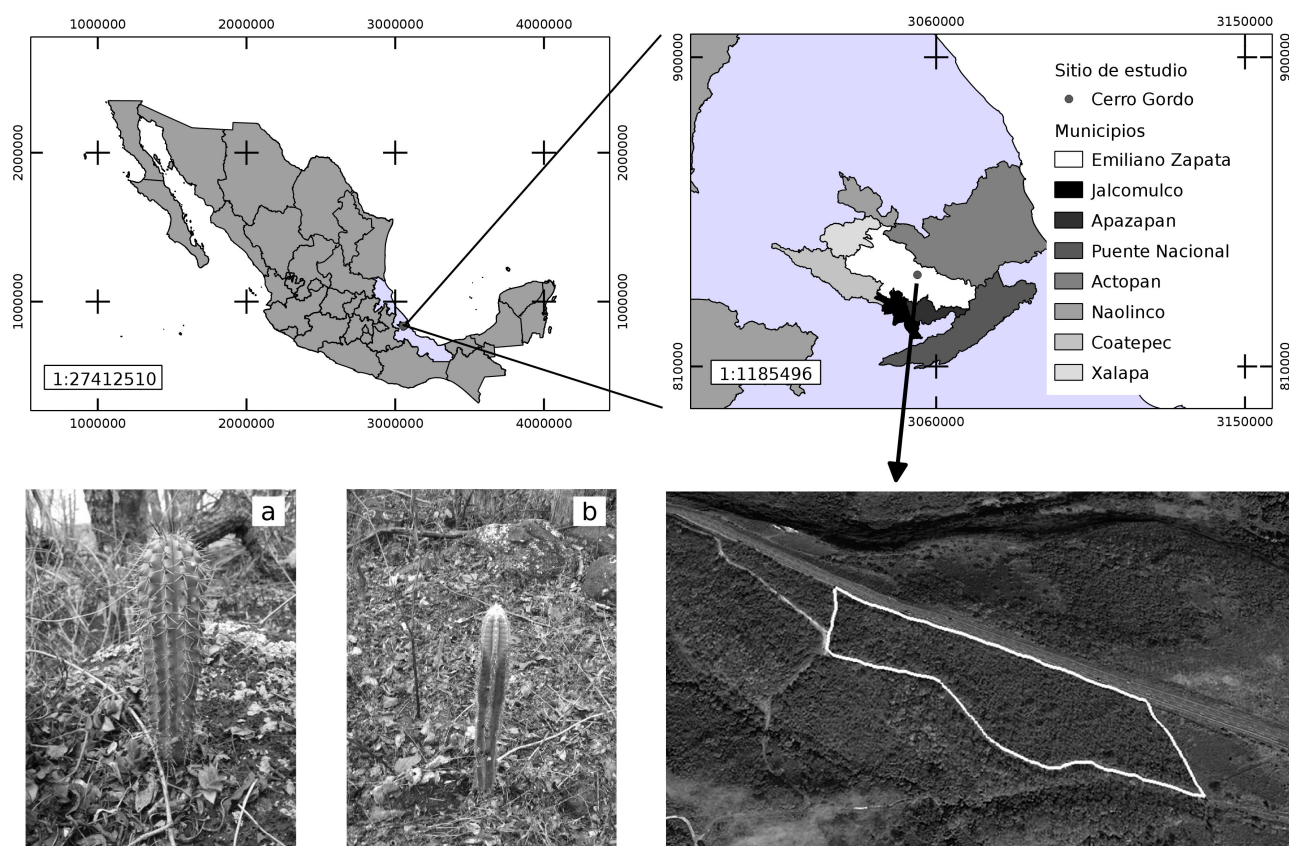


Figura 1. Bosque tropical caducifolio de Cerro Gordo Veracruz. A) individuo de juvenil de *Pilosocereus palmeri* b) individuo juvenil de *Cephalocereus scoparius*.

Especies de estudio. *Pilosocereus palmeri* (Rose) F.M. Knuth tiene 43 registro de sinonimias (página www.tropicos.org 2019). Esta especie de columnar arborescente que puede llegar a medir de 2 a 5 metros de altura y la planta tiene ramificaciones de tipo mesótoma ya que surgen del tronco hasta conformar una copa amplia. Además, durante la etapa juvenil tienen el tallo de tono azul claro y después verde oscuro, y tiene de 7 a 9 costillas redondeadas en el borde. En la zona apical del tallo tiene largas cerdas o pelos blancos de 20 a 30 cm que oculta espinas de tono marrón. Las flores son tubulares hermafroditas aproximadamente 6 cm, el ovario no tiene espinas ni pelos y el fruto es rojo globoso de hasta 6 cm de diámetro (Britton & Rose 1963). La floración es entre abril y agosto y las flores duran una noche abiertas, las cuales pueden ser polinizadas por murciélagos como ocurre en otras especies del género. Recientemente se describió que los frutos son consumidos por aves y murciélagos, pero se desconoce su efectividad como dispersores de las semillas (sinonimia *Pilosocereus leucocephalus* (Polselg.) Byles & G.D. Rowley, Vázquez-Castillo *et al.* 2019).

Cephalocereus scoparius (Poselg.) Britton & Rose tiene registro de cinco sinonimias (www.tropicos.org 2019) es un cactácea columnar candelabroiforme la cual llegar a medir de 6 a 12 metros de altura, además tienen ramificación de tipo mesótoma que inicia a los 60 a 90 cm de altura del suelo, y las ramas son de color verde oscuro con 14 a 36 costillas y las espinas son radiales flexibles con base ligeramente ensanchada de 5 a 13 mm de longitud (Bravo-Hollis *et al.* 1971). Las flores emergen cerca del ápice de las ramas y su antesis es nocturna, la floración ocurre de abril a junio y la forma de la flor es campanulada de longitud entre 30 a 45 mm y los frutos son jugosos, esféricos y rojos de 3 cm de longitud (Bravo-Hollis *et al.* 1971). No hay estudios de quienes son los consumidores de los frutos de esta especie, aunque es posible sean aves y murciélagos.

Censo poblacional. En el sitio de estudio en junio del año 2015 se establecieron 20 parcelas rectangulares de 50 × 10 m con una separación de 10 m entre cada parcela y con orientación sur-norte para así obtener el muestreo de una hectárea. En cada parcela se censaron todas las plantas

de *P. palmeri* y *C. scoparius* a que se les midió el diámetro basal del tallo a 5 cm desde la base del suelo a cada individuo (*P. palmeri* $n = 190$ y *C. scoparius* $n = 490$), además no se pudo distinguir entre los individuos provenientes de semilla o vía crecimiento vegetativo. También se estimó la proporción de área que cubrían las copas de las plantas expresado en m^2/ha a partir de medir la proyección del diámetro mayor y menor de la copa (estimada aplicando la fórmula de la elipse), esto como un atributo más asociado a la densidad poblacional, la cual también se determinó aplicando el cociente de individuos/ m^2 como lo sugiere [Krebs \(1978\)](#).

Es importante indicar que el diámetro basal, la altura y la cobertura de copa de las dos especies de columnares tienen relación alométrica (datos no publicados), por lo que el uso del estimador de tallas diamétricas es un indicador adecuado para el estudio. El patrón de distribución de las plantas se determinó usando el índice de dispersión (ID), el cual se estimó como $ID = S^2/\mu$ en donde μ es la media de la frecuencia de aparición de individuos en cada franja y S^2 es su varianza ([Southwood & Henderson 2009](#)). El modelo indica que hay una distribución al azar si $ID = 1$, uniforme si $ID < 1$ y agregada si $ID > 1$.

Análisis estadísticos. Los intervalos de tamaños del diámetro basal de los individuos se estimaron a partir de la distribución de frecuencias entre 1 a 30 cm del diámetro basal para las dos especies de cactáceas. A las distribuciones observadas de las plantas se les realizó el ajuste de distribución log-normal esperado y con esto se describió el reclutamiento de la población, como lo sugiere [Medel-Narvaez et al. \(2006\)](#). Para ello las diferencias entre frecuencias observadas y esperadas en dichas clases diamétricas se analizaron con pruebas de Kolmogorov-Smirnov ([Zar 1996](#)), prueba de bondad de ajuste que modela una función de densidad de probabilidad en donde el estadístico D_n estima la máxima distancia entre probabilidades estimadas y la observada ([ecuación 1](#)),

$$D_n = \max_i \left[\max \left(\frac{i}{n} - \hat{F}(d); \left(\hat{F}(d) - \frac{i-1}{n} \right) \right) \right] \quad (1)$$

en la cual i representa al i -ésimo individuo de cactácea, n representa al total de columnares de cada especie en el área de las parcelas de estudio, $\hat{F}(d)$ representa la probabilidad acumulada y estimada considerada a partir de la función de densidad de probabilidad y representa la distribución de los diámetros basales de las cactáceas columnares. Los análisis estadísticos fueron procesados en el paquete JMP 9.0.1 y se verificaron los supuestos de las técnicas aplicadas (SAS Institute, Inc. Cary NC 1989-2010).

Resultados

La estructura de las dos poblaciones de las cactáceas columnares mostraron contraste en la distribución de las clases diamétricas. Las frecuencias observadas en

P. palmeri muestra variación entre las distribuciones registradas, ya que la forma de la distribución de tallas diamétricas observadas en dicha especie tiene una forma de jota invertida con una concentración de tallas entre 2 a 8 cm de diámetro y no difiere de las frecuencias esperadas para la curva log-normal, lo que indica reclutamiento ([Figura 2A](#)). Pero en el caso de *C. scoparius* se observó más atenuada la forma de jota de la distribución y la concentración de tallas fue entre 6 a 13 cm de diámetro, aunque no se ajustó a la distribución log-normal ([Figura 2b](#)), por lo que sugiere reclutamiento multimodal.

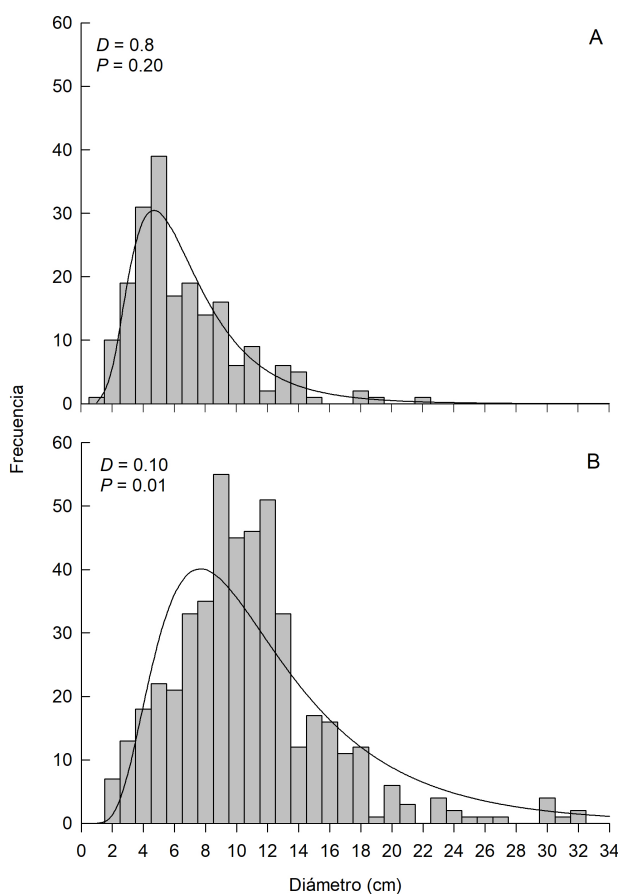


Figura 2. Distribución de frecuencias de los diámetros de *Pilosocereus palmeri* (A) y *Cephalocereus scoparius* (B) en el sitio de muestreo. La línea continua indica la frecuencia esperada para el ajuste log-normal y la D es el resultado de la prueba de Kolmogorov-Smirnov entre los valores observados y esperados.

La categoría diamétrica más abundante de *P. palmeri* fue la de tamaño de los 5 cm y la máxima fue de 23 cm ([Figura 2A](#)). En el caso de *C. scoparius* las categorías diamétricas más abundantes fueron de 9 y 12 cm ([Figura 2B](#)).

La densidad de *P. palmeri* fue de 0.019 individuos/ m^2 y la de la especie columnar *C. scoparius* fue de

0.049 individuos/m². La cobertura de las copas de las plantas de *P. palmeri* ocupa solo un área de 59.6 m²/ha y *C. scoparius* cubre mayor superficie con 246.7 m²/ha. Resultado esperado debido a la mayor densidad de *C. scoparius* y por el mayor tamaño de copa que se observa en la especie. Aunado a ello se registró que el índice de dispersión indica que los individuos de las dos especies de cactáceas columnares tienen un patrón espacial agregado, ya que *P. palmeri* tiene un $ID = 12.28/6.37 = 1.92$ y *C. scoparius* tuvo el $ID = 68.14/11.81 = 5.76$.

Discusión

La curva que representa la distribución de las tallas diamétricas de *P. palmeri* es de tipo unimodal y concentrado en individuos con diámetros de cinco centímetros. Aunque se esperaba tener mayor número de individuos jóvenes (plántulas y pre-reproductivos) en tallas menores al diámetro modal y una baja cantidad de plantas de tallas grandes en ambas especies de columnares, como lo predicho en una distribución log-normal (*J* invertida) (Silvertown & Charlesworth 2001). Sin embargo, a pesar de la baja abundancia de plantas jóvenes en la población de *C. scoparius*, la cual no se ajustó al modelo, podría decirse que la especie se encuentra en crecimiento, aunque con indicios de poco reclutamiento a pesar de no tener el ajuste log-normal.

Se debe considerar además que debido a la longevidad que caracteriza a las columnares es muy probable que estas distribuciones de tallas diamétricas también reflejen una alta acumulación de individuos en algunas etapas del ciclo de vida como ocurre en las cactáceas (Mandujano *et al.* 2001). Este patrón de estructura de tallas ocurre en columnares como *Pterocereus gaumeri* Britton & Rose (Méndez *et al.* 2004), *Pachycereus pringlei* (Medel-Narvaez *et al.* 2006), así como en *Neobuxbaumia mezcalaensis* (Bravo) Backeb., *N. macrocephala* (F.A.C. Weber ex K. Schum.) E.Y. Dawson (Ruedas *et al.* 2006) y *N. tetetzo* (F.A.C. Weber ex K. Schum.) Backeb. (López-Gómez *et al.* 2012). Sin embargo, la estructura de tallas de *C. scoparius* es heterogénea en la distribución de los diámetros y tuvo tres categorías de tamaño más abundantes correspondiente entre 9 y 12 cm y sin aparente reclutamiento. Además, la falta de ajuste al modelo log-normal de la distribución de tallas diamétricas muestra que el tipo de reclutamiento de *C. scoparius* coincide con lo reportado para columnares longevas como *P. pringlei* (Medel-Narvaez *et al.* 2006) y *N. macrocephala* (Godínez-Alvarez & Valiente-Banuet 2004), especies con distribución de tallas heterogéneas y multimodales.

Es notoria la mayor abundancia de tallas intermedias en ambas especies de columnares *P. palmeri* y *C. scoparius* e indica, por un lado, el crecimiento continuo, la

supervivencia y permanencia de la misma talla diamétrica, aspectos relacionados con su estado de desarrollo. Lo cual puede estar asociado con el tipo de crecimiento en años con condiciones ambientales favorables y desfavorables, tal como lo documenta Medel-Narvaez *et al.* (2006) para distintas poblaciones de *P. pringlei* en un gradiente de precipitación. Además, recientemente se describió que la combinación entre el tipo de hábitat y la intensidad de la sequía limitan el establecimiento de los individuos del saguaro *Carnegiea gigantea* (Engelm.) Britton & Rose (Winkler *et al.* 2018). Al respecto *P. palmeri* y *C. scoparius* tienen respuesta diferente en la cantidad de individuos de tallas juveniles a pesar de cohabitar en el mismo ambiente con un substrato volcánico, factor que puede estar limitando también a *C. scoparius* en su reclutamiento, tal como se ha reportado para otras especies como *Mammillaria magnimamma* Haw. (Valverde *et al.* 1999, Del Moral-Alvarez *et al.* 2015).

En este sentido la columnar *P. palmeri*, tiene un patrón de tallas a lo esperado a una especie que responde a condiciones ambientales más favorables y con menos estrés posiblemente, por ejemplo, estar asociadas a plantas nodrizas que favorecen a los procesos de germinación, establecimiento, reproducción y longevidad en algunas especies de cactáceas (ver revisión Godínez-Alvarez *et al.* 2003). Sin embargo, el reclutamiento de *C. scoparius* de acuerdo a lo observado en otras especies parece ser tener reclutamiento en pulsos y su estructura de tamaños tiene un ligero sesgo hacia categorías de individuos jóvenes, lo que sugiere que el ciclo reproductivo no está limitado, tal como ocurre para las especies *N. macrocephala*, *N. tetetzo* y *N. mezcalaensis* (Esparza-Olguín *et al.* 2005). Además, el registro muestra que hay ausencia de individuos de tallas intermedias y destaca un pico de plantas de tamaño grande. Esto en parte puede ser a causa de presencia de eventos masivos de reclutamiento, pero poco frecuentes y que se asocian a condiciones climáticas favorables, respuesta que tienen la mayoría de las poblaciones de cactáceas con estructura de tamaños heterogénea (Godínez-Alvarez *et al.* 2003), aunque factores bióticos pueden estar también contribuyendo a la heterogeneidad en tallas de las columnares.

Al respecto, el sitio de estudio se usa para el pastoreo vacuno extensivo, lo cual debe tener un fuerte impacto debido al pisoteo y seguramente puede estar restringiendo la presencia de plántulas y juveniles, aunque se requiere de experimentos de campo para probar la hipótesis para ambas especies de cactáceas, ya que es más evidente la carencia de juveniles en *C. scoparius*. Al respecto Esparza-Olguín *et al.* (2002), indican que el ramoneo por las cabras reduce la probabilidad de establecimiento de las plántulas de *N. macrocephala*. Aunado a esto, debemos considerar que no distinguimos entre reclutamiento de plántulas vía

semillas o por crecimiento vegetativo, factor que podría estar delimitando diferencias en la dinámica de las especies.

Por otro lado, nosotros no hemos evaluado directamente la reproducción de las columnares, pero durante 10 años en visitas durante la época de lluvias y secas para medir árboles tropicales, no hemos observado que las dos especies hayan producido frutos, por lo que se requiere de su estudio puntual al respecto. Sería posible entonces de suponer que eventos episódicos de reclutamiento es suficiente para mantener la población en largos periodos de transición como se ha indicado para especies de *Neobuxbaumia* (Esparza-Olguín *et al.* 2005). Munguía-Rosas & Sosa (2010), documentaron que *P. palmeri* tiene floración en pulsos discretos y asincrónicos, condición que podría estar también ocurriendo posiblemente con *C. scoparius* aunque habría que probar la hipótesis. Sin embargo, otra posibilidad es que la propagación sea por vía clonal ya que en los censos no observamos individuos provenientes de semillas, pero los individuos más pequeños se encontraban cercanos a los individuos altos, aunque se requiere de un estudio puntual para identificar que son clones consecuencia del tejido parental.

Es importante enfatizar que la carencia de flores puede estar propiciando a su vez falta de polinizadores (Valiente-Banuet *et al.* 1996), baja producción de semillas (Godínez-Alvarez & Valiente-Banuet, 2004) y por ende falta de dispersores de semillas (Godínez-Alvarez *et al.* 2002) como se ha reportado para otras cactáceas, por lo que la sinergia de ambos procesos ecológicos debe estar afectando también al reclutamiento poblacional. Además el hecho de que *P. palmeri* y *C. scoparius* estén agregadas en su distribución espacial es posiblemente a consecuencia de pobre dispersión y se observe más la interacción con plantas nodrizas, lo cual es muy frecuente en cactáceas (Godínez-Alvarez *et al.* 1999, Esparza-Olguín *et al.* 2002, López & Valdivia 2007) y es evidente que podría estar contribuyendo a definir la estructura poblacional de *P. palmeri* y *C. scoparius* tal como se ha documentado en otras especies (Valiente-Banuet & Ezcurra, 1991, Valiente-Banuet *et al.* 1991, Zúñiga *et al.* 2005). Además, el pisoteo del ganado vacuno es intensivo en la zona debido al recurrente pastoreo (observaciones personales), efecto que se tiene que medir con las tasas demográficas de *P. palmeri* y *C. scoparius* y describir el nivel de impacto que ejerce la ganadería.

En resumen *P. palmeri* tiene reclutamiento de individuos jóvenes puesto que la distribución de tallas diamétricas se ajusta a la distribución log-normal. En cambio, la estructura de *C. scoparius* no tiene dicha distribución, aunque se observa cierto reclutamiento en pulsos de forma multimodal (reclutamiento episódico) que proporciona una cantidad suficiente de juveniles para mantener la población. Además, la acumulación de algunas tallas de tamaño de las columnares como ocurre en otras especies columnares

(permanencia de ciertas etapas del ciclo de vida), puede estar relacionado al efecto la época lluvias y secas que ocurre en el sitio de estudio.

Agradecimientos

Agradecemos a C Suárez, JL González, P Sainos-Paredes y G Gonzales-Corona G por su ayuda en campo. A los proyectos SEP-PROMEP UVER-PTC-223 y PFA C-703/2013 UV (AJM), a la beca doctoral de ELD (CONACyT # 260169) y a las facilidades otorgadas del IIP-UV por usar su laboratorio.

Literatura citada

- Ayala R. 2016. Estación de Biología Chamela IBUNAM. Datos climáticos históricos. <http://www.ibiologia.unam.mx/ebchamela/www/clima.html> (acceso noviembre 12, 2018).
- Arroyo-Cosultchi G, Golubov J, Mandujano MC. 2016. Pulse seedling recruitment on the population dynamics of a columnar cactus: Effect of an extreme rainfall event. *Acta Oecologica* **71**: 52-60. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.actao.2016.01.006>
- Bowers JE. 1996. Growth rate and life span of a prickly pear, cactus, *Opuntia engelmannii*, in the northern Sonoran desert. *Southwestern Naturalist* **41**: 315-318. DOI: [https://doi.org/10.1016/0047-6374\(84\)90039-3](https://doi.org/10.1016/0047-6374(84)90039-3)
- Bravo-Hollis H, Scheinvar L, Sanchez-Mejorada R. 1971. Estudio comparativo del género *Neobuxbaumia* Backbg. III *Neobuxbaumia scoparia* (Poselg.) Backbg. *Cactaceas y Suculentas Mexicanas* **16**: 75-83.
- Britton LN, Rose NJ. 1963. The Cactaceae: Descriptions and illustrations of plants on the cactus family. Vol II. Courier Corporation. pp 53-54. ISBN: 9780486211923
- Bullock SH. 2000. Developmental patterns of three dimensions in a tropical deciduous forest. *Biotropica* **32**: 42-52. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2000.tb00446.x>
- Castillo-Campos G, Dávila-Aranda P, Zavala-Hurtado JA. 2007. La selva baja caducifolia en una corriente de lava volcánica en el centro de Veracruz: lista florística de la flora vascular. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **80**: 77-104. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.1747>
- Cephalocereus scoparius* 2019. Tropic.org. <http://www.tropicos.org/Name/5102894> (acceso agosto 13, 2019).
- Del Moral-Álvarez M, Orozco-Aguirre A, Reyes-Martínez LE, Hernández-Apolinar M. 2015. Abundancia y estructura poblacional de *Mammillaria magnimamma* Haworth en un pedregal de lava. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **60**: 4-18.
- Delgado-Fernández M, Garcillán PP, Ezcurra E. 2017. The giant columnar cactus *Pachycereus pringlei* adaptively modifies its stem shape from the dry tropics into the arid

- mid-latitude deserts. *Journal of Arid Environments* **146**: 10-17. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2017.07.004>
- Drezner TD, Lazarus BL. 2008. The population dynamics of columnar and other cacti: A review. *Geography Compass* **1**: 1-29. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1749-8198.2007.00083.x>
- Esparza-Olguín L, Valverde T, Vilchis-Anaya E. 2002. Demographic analysis of a rare columnar cactus (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, Mexico. *Biological Conservation* **103**: 349-359. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(01\)00146-x](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(01)00146-x)
- Esparza-Olguín L, Valverde T, Mandujano MC. 2005. Comparative demographic analysis of three *Neobuxbaumia* species (Cactaceae) with differing degree of rarity. *Population Ecology* **47**: 229-245. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10144-005-0230-3>
- Ezcurra E, Rodrigues V. 1986. Rainfall patterns in the Gran Desierto, Sonora, Mexico. *Journal of Arid Environments* **10**: 13-28. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0140-1963\(18\)31261-8](https://doi.org/10.1016/S0140-1963(18)31261-8)
- Godínez-Alvarez H, Valiente-Banuet A. 2004. Demography of the columnar cactus *Neobuxbaumia macrocephala*: A comparative approach using population projection matrices. *Plant Ecology* **174**: 109-118. DOI: <https://doi.org/10.1023/B:VEGE.0000046052.35390.59>
- Godínez-Alvarez H, Valiente-Banuet A, Rojas-Martínez A. 2002. The role of seed dispersers in the population dynamics of the columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo*. *Ecology* **83**: 2617-2629. DOI: <https://doi.org/10.2307/3071819>
- Godínez-Alvarez 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, Mexico. *Canadian Journal of Botany* **77**: 203-208. DOI: <https://doi.org/10.1139/b98-207>
- Godínez-Alvarez H, Valverde T, Ortega Bez P. 2003. Demographic trends in the Cactaceae. *Botanical Review* **69**: 173-203. DOI: [https://doi.org/10.1663/0006-8101\(2003\)069%5B0173:DTITC%5D2.0.CO;2](https://doi.org/10.1663/0006-8101(2003)069%5B0173:DTITC%5D2.0.CO;2)
- Hicks DJ, Mauchamp A. 2000. Population structure and growth patterns of *Opuntia echios* var. *gigantae* along an elevational gradient in the Galapagos Islands. *Biotropica* **32**: 235-243. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2000.tb00466.x>
- Krebs JCH. 1978. The experimental analysis of distribution and abundance. New York: Harper & Row. ISBN-13: 978-0060437718
- López RP, Valdivia S. 2007. The importance of shrub cover for four cactus species differing in growth form in an Andean semi-desert. *Journal of Vegetation Science* **18**: 263-270. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2007.tb02537.x>
- López-Gómez V, Zedillo-Avelleyra P, Anaya-Hong SY, González-Lozada E, Cano-Santana Z. 2012. Efecto de la orientación de la ladera sobre la estructura poblacional y ecomorfología de *Neobuxbaumia tetetzo* (Cactaceae). *Botanical Sciences* **90**: 453-457. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.473>
- Mandujano MC, Golubov J, Huenneke LF. 2007. Effect of reproductive modes and environmental heterogeneity in the population dynamics of a geographically widespread clonal desert cactus. *Population Ecology* **49**: 141-153. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10144-006-0032-2>
- 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. DOI: <https://doi.org/10.2307/2679864>
- Medel-Narvaez A, León de la Luz LJ, Freaner-Martínez F, Molina-Freaner F. 2006. Patterns of abundance and population structure of *Pachycereus pringlei* (Cactaceae), a columnar cactus of the Sonoran Desert. *Plant Ecology* **187**: 1-14. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11258-006-9128-1>
- Méndez M, Durán R, Olmsted I, Oyama K. 2004. Population dynamics of *Pterocereus gaumeri*, a rare and endemic columnar cactus of Mexico. *Biotropica* **36**: 492-502. DOI: <https://doi.org/10.1646/1601>
- Munguía-Rosas MA, Sosa VJ. 2010. Phenology of *Pilosocereus leucocephalus* (Cactaceae, tribe Cereeae): a columnar cactus with asynchronous pulsed flowering. *Plant Ecology* **211**: 191-201. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11258-010-9784-z>
- Octavio-Aguilar P, Martínez-Falcon AP, Sánchez-González A, Rojas-Martínez A, Meerow WA, Ramírez-Bautista A, Ortiz-Pulido R, Caballero-Cruz P, Hernández-Rico GN, Berriozabal-Isalas CS. 2019. Influence of microhabitat on functional attributes of two columnar cacti with different distribution ranges. *Journal of Arid Environments* **162**: 18-25. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2018.12.003>
- Pierson EA, Turner RM. 1998. An 85-year study of saguaro *Carnegiea gigantea* demography. *Ecology* **79**: 2676-2693. DOI: [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1998\)079\[2676:AYSOSC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1998)079[2676:AYSOSC]2.0.CO;2)
- Pilosocereus palmeri*. 2019. Tropicos.org. <http://www.tropicos.org/Name/5106614> (acceso agosto 13, 2019).
- Reid W, Lozano R, Odom R. 1983. Non-equilibrium population structure in three Chihuahuan Desert cacti. *Southwestern Naturalist* **28**: 115-117. DOI: <https://doi.org/10.2307/3670612>
- Ruedas M, Valverde T, Zavala-Hurtado JA. 2006. Analysis of the factors that affect the distribution and abundance of three *Neobuxbaumia* species (Cactaceae) that differ in

- their degree of rarity. *Acta Oecologica* **29**: 155-164. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.actao.2005.09.002>
- SMN [Servicio Meteorológico Nacional]. 2018. Información climatológica por estado. <https://smn.cna.gob.mx/es/climatologia/informacion-climatologica/climogramas-1981-2010> (acceso agosto 9, 2019).
- Silvertown JW, Charlesworth D. 2001. Introduction to plant population biology. Blackwell Scientific Publications. ISBN-13: 978-0632049912
- Solis-Montero L, Flores-Palcios A, Cruz-Angon A. 2005. Shade-coffee plantations as refuges for tropical wild orchids in central Veracruz, Mexico. *Conservation Biology* **19**: 908-916. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00482.x>
- Southwood TRE, Henderson PA. 2009. Ecological methods. John Wiley & Sons. ISBN: 978-1-444-31230-0
- Trejo-Vázquez I. 1999. El clima de la selva baja caducifolia en México. *Investigaciones Geográficas* **39**: 40-52. DOI: <https://doi.org/10.14350/rig.59082>
- Valiente-Banuet A, 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. DOI: <https://doi.org/10.2307/2261091>
- Valiente-Banuet A, Bolongaro-Crevanna A, Briones O, Ezcurra E, Rosas M, Nuñez H, Bernard G, Vazquez E. 1991. Spatial relationships between cacti and nurse shrubs in a semi-arid environment in central Mexico. *Journal of Vegetation Science* **2**: 15-20. DOI: <https://doi.org/10.2307/3235893>
- Valiente-Banuet A, Arizmendi MDC, Rojas-Martínez A, Domínguez-Canseco L. 1996. Ecological relationships between columnar cacti and nectar feeding bats in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* **12**: 103-119. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0266467400009330>
- Valverde T, Trejo ML, Castillo S. 1999. Patrón de distribución y abundancia de *Mammillaria magnimamma* en la reserva del Pedregal de San Ángel, México D.F. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **44**: 64-74.
- Vázquez-Castillo S, Miranda-Jácome A, Ruelas Inzunza E. 2019. Patterns of frugivory in the columnar cactus *Pilosocereus leucocephalus*. *Ecology and Evolution* **9**: 1268-1277. <https://doi.org/10.1002/ece3.4833>
- Winkler DE, Conner JL, Huxman TE, Swann DE. 2018. The interaction of drought and habitat explain space-time patterns of establishment in saguaro (*Carnegiea gigantea*). *Ecology* **99**: 621-631. DOI: <https://doi.org/10.1002/ecy.2124>
- Zar JH. 1996. Biostatistical analysis. New Jersey: Prentice Hall. ISBN: 9780130815422
- Zúñiga B, Malda G, Suzán H. 2005. Interacciones planta nodriza en *Lophophora diffusa* (Cactaceae) en un desierto subtropical de México. *Biotropica* **37**: 351-356. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2005.00046.x>

Editor de sección: Joel Flores

Contribución de los autores: El primer autor Ernesto Lezama-Delgado realizó el trabajo de campo, análisis y redacción del manuscrito, María C. Mandujano contribuyó al análisis de datos y revisión del manuscrito, José M. Prado contribuyó a la discusión y revisión del manuscrito, Elia Nora Aquino-Bolaños revisó el manuscrito, Edmont Celis-López revisó el manuscrito y realizó análisis de datos, Armando Jesús Martínez registró, analizó los datos y redactó el manuscrito.