



CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS
DEL NOROESTE, S.C.

Programa de Estudios de Posgrado

**ESTRUCTURA Y DINÁMICA POBLACIONAL
DEL CARDÓN (*Pachycereus pringlei*, Cactaceae)
EN LA BAHÍA DE LA PAZ (B.C.S.) CON BASE
EN UNA DÉCADA DE REGISTROS (2009–2019)**

T E S I S

Que para obtener el grado de

Maestro en Ciencias

Uso, Manejo y Preservación de los Recursos Naturales
(Orientación en Ecología de Zonas áridas)

P r e s e n t a

Joselyn Vanessa Seminario Peña

La Paz, Baja California Sur, octubre 2020.

ACTA DE LIBERACIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B. C. S., siendo las 18 horas del día 18 del Mes de Septiembre del 2020, se procedió por los abajo firmantes, miembros de la Comisión Revisora de Tesis avalada por la Dirección de Estudios de Posgrado y Formación de Recursos Humanos del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., a liberar la Tesis de Grado titulada:

ESTRUCTURA Y DINÁMICA POBLACIONAL DEL CARDÓN (*Pachycereus pringlei*, Cactaceae) EN LA BAHÍA DE LA PAZ (B. C.S.) CON BASE EN UNA DÉCADA DE REGISTROS (2009–2019)

Presentada por el alumno:

Joselyn Vanessa Seminario Peña

Aspirante al Grado de MAESTRO EN CIENCIAS EN EL USO, MANEJO Y PRESERVACIÓN DE LOS RECURSOS NATURALES CON ORIENTACIÓN EN **Ecología de Zonas Áridas**

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron su **APROBACIÓN DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

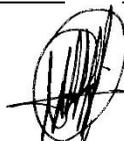
LA COMISIÓN REVISORA



Dr. José Luis León de la Luz
Director de Tesis



Dr. Pedro Peña Garcillán
Co-Tutor



Dr. Alfonso Medel Narváez
Co-Tutor

Dra. Gracia Alicia Gómez Anduro,
Directora de Estudios de Posgrado y
Formación de Recursos Humanos.

Conformación de Comités

Comité Tutorial

Dr. José Luis León de la Luz

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C.

Director de Tesis

Dr. Pedro Peña Garcillán

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C.

Co-Tutor de Tesis

Dr. Alfonso Medel Narváez

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C.

Co-Tutor de Tesis

Comité Revisor de Tesis

Dr. José Luis León de la Luz

Dr. Pedro Peña Garcillán

Dr. Alfonso Medel Narváez

Jurado de Examen

Dr. José Luis León de la Luz

Dr. Pedro Peña Garcillán

Dr. Alfonso Medel Narváez

Suplente

Dra. Patricia Cortes-Calva

Resumen

El cardón (*Pachycereus pringlei* (S.Watson) Britton & Rose) es una especie icónica para la Península de Baja California y numerosas islas del Golfo de California. A la vez es una especie clave en el ecosistema desértico peninsular, ya que ocupa la mayor parte de las comunidades vegetales, y por su gran talla domina el paisaje. Se trata de una de las especies de mayor volumen y tal vez la más longeva de la familia Cactaceae, pues regularmente los individuos logran alcanzar de dos a tres siglos de vida. Esta especie provee de múltiples recursos a la fauna, tal como refugio, alimento, sombra y por su gran masa radicular es excelente retenedor del suelo. Adicionalmente, representa un recurso de gran interés científico debido al peculiar sistema reproductivo que expresa. El cardón, como pocas cactáceas (menos del 1%), expresa un sistema reproductivo atípico. La sexualidad se expresa a través de individuos masculinos, femeninos y hermafroditas, y menos comúnmente individuos neutros. En este trabajo se estudiaron aspectos sobre la dinámica poblacional del cardón en 3 parcelas de una hectárea cada una, en la bahía de La Paz y se estimó algunos factores ambientales que influyen en el mantenimiento de sus poblaciones. Para analizar la dinámica poblacional se utilizó un modelo matricial de proyección poblacional de tipo Lefkovich. Las matrices de transiciones se elaboraron con datos de sobrevivencia, decesos, reclutamiento de nuevas generaciones y crecimiento de tallas anuales durante un periodo de 10 años (2009–2019). Se estimó una densidad de 552 ind/ha (95% CI \pm 14.198) de los individuos inmaduros para el periodo 2009-2019 y de 169 ind/ha (95% CI \pm 114.407) para individuos maduros o reproductores para el periodo 2018–2019. De acuerdo a ensayos de laboratorio, se encontró que las muestras de semillas de esta población tienen una tasa de germinación de 0.83 (95% CI \pm 0.37); la cantidad de semillas por fruto fluctuó desde 86 a 1482 (\bar{X} = 587,66 \pm 419.965; $\alpha=0.05$). Se demostró que los valores de fecundidad se incrementan con la altura de los individuos. Los valores de la tasa finita de crecimiento (λ) para la población juvenil de una década fluctúan desde 0.964 a 1.000 (\bar{X} = 0.991 \pm 0.0118; $\alpha=0.05$), no se encontró una relación estadísticamente significativa entre la precipitación total anual y temperatura media anual con la tasa finita de crecimiento. Los valores de mortalidad y reclutamiento fueron bajos con respecto a sus densidades. Para la población total, considerando individuos maduros e inmaduros, durante el periodo del 2018 al 2019, la tasa finita de crecimiento (λ) fue de 1.0 (95% CI \pm 0.016). Se identificó que el 8.1% de la población madura son individuos hermafroditas, 11.7% son masculinos, 11.1% son femeninos y 68.1% individuos se encontraban en descanso reproductivo (DR).

Palabras clave: estructura poblacional, dinámica poblacional, tasa de crecimiento, estudios de largo plazo.

Vo.Bo. _____

 Dr. José Luis León de la Luz
 Director de Tesis

Summary

The cardon (*Pachycereus pringlei* (S.Watson) Britton & Rose) is an iconic species of the Peninsula of Baja California and numerous islands in the Gulf of California. Also, it is a key species in the peninsular desert ecosystem, because it occupying most of the plant communities, and due to its large size it dominates the landscape. *Pachycereus pringlei* is one of the largest and long-lived species of the Cactaceae family, due to it has a potential life-span of about two to three centuries. This specie provides multiple resources for many types of wildlife, such as shelter, food, shade, and for the large root mass is excellent soil moisture retainers. Further, it is of great interest to science due to exceptional reproductive biology. The cardon, like few cacti (less than 1%), has an atypical mating system. Gender expression in this species is expressed through the male, female, and hermaphroditic individuals, and less commonly neutral individuals. We analyzed the population dynamics of cardon in 3 plot per 1 hectare, in La Paz Bay, and some environmental factors that influence the maintenance of their populations were estimated, also. The population dynamic of this species was analyzed through a Lefkovich size-based matrices model. These matrices were constructed using annual growth data, survival, recruitment, and mortality of individuals for a period of 10 years (2009–2019). A density of 552 ind/ha (95% CI \pm 14.198) was estimated for immature individuals for a period of 10 years (2009–2019) and 169 ind/ha (95% CI \pm 114.407) for mature individuals for 1 year (2018–2019). Germination in the laboratory indicates that cardon seeds have an 83% (95% CI \pm 0.37) germination rate; numbers of seeds per fruit varied from 86 to 1482 \bar{X} = 587,66 \pm 419.965; $\alpha=0.05$). Fecundity values increases as the height of the individuals increases. Rate of growth (λ) of the youth population range from 0.964 to 1.000 (\bar{X} = 0.991 \pm 0.0118; $\alpha=0.05$ for a period of 10 years. Furthermore, It was not found a statistically significant association between total annual precipitation and mean anual temperature with the annual growth rate. Recruitment and mortality values were low with respect to their densities. Population growth rate (λ), including mature and immature individuals, was 1.0 (95% CI \pm 0.016). Analyses distinguished a trioecious population: hermaphroditic (8.1%), female (11.1%) and male (11.7%) plants, the rest of a group (68.1%) were in reproductive pause (DR).

Keywords: *population structure, population dynamics, growth rate.*

Vo.Bo. _____



Dr. José Luis León de la Luz
Director de Tesis

Dedicatoria

A Dios y a toda mi familia,
en especial a mi madre
por su apoyo incondicional.

Agradecimientos

Al Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S.C. por permitirme realizar mis estudios de Posgrado y al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el apoyo otorgado a través de la beca de maestría No. 937443.

Al Dr. José Luis, por haberme aceptado como su tesista y confiar en mí para continuar con este proyecto. Gracias por todo el tiempo dedicado, por sus observaciones, sus regaños y las palabras de motivación para siempre exigirme a mejorar como profesional y persona.

Al Dr. Alfonso Medel por toda la ayuda brindada en campo, por todas las horas que nos pasamos contando frutos, semillas y brazos. Muchas gracias por compartirme sus conocimientos, por los consejos y las revisiones en la tesis.

Al Dr. Pedro Peña, por los consejos, recomendaciones y asesorías en la realización de la tesis.

Al Dr. Raymundo Domínguez que estuvo presente ayudando en todos los conteos en campo, por hacer agradable mis estancias en el herbario y sus palabras de motivación.

A Jennifer, Mariana y Carlos, quienes me ayudaron en las salidas de campo, en las colectas de frutos y en los conteos infinitos de semillas.

Agradezco al personal de posgrado del CIBNOR, a la Dra. Gracia Gómez, Lic. Leticia G. Rubio, Lic. Osvelia Ibarra, Ing. Horacio Sandoval y Tania Núñez, por su disposición y amabilidad ante mis dudas, por ayudarme a gestionar mis trámites desde antes de llegar a México.

A mis amigos de la maestría, que hicieron que esta etapa de mi vida sea un recuerdo memorable, por todas las risas y pláticas compartidas, gracias por hacerme sentir en casa y bien recibida. Agradecer en especial a Mariana, Roque, Estelita, Ana, Fanny, Yutzil, Lupita y Betzy por siempre brindarme su apoyo y amistad incondicional.

A Josymar, mi compañero de vida, por su amor, paciencia, motivación y apoyo constante en este proceso. Gracias por las largas clases de estadística, por enseñarme a programar, por no aburrirme contando semillas y porque siempre sumas en mi vida.

Finalmente, a Lucas, por siempre recibirme con felicidad al llegar a casa.

Contenido

Resumen	i
Summary	ii
Dedicatoria	iii
Agradecimientos	iv
Contenido	v
Lista de figuras	vii
Lista de tablas	ix
1. INTRODUCCIÓN	1
2. ANTECEDENTES	3
2.1 Especie de estudio	3
2.2 Crecimiento	5
2.3 Reclutamiento y mortalidad	6
2.4 Estructura poblacional	8
2.5 Matrices de transición	9
3. JUSTIFICACIÓN	12
4. HIPÓTESIS	13
5. OBJETIVOS	14
5.1 Objetivo General	14
5.2 Objetivos particulares	14
6. MATERIAL Y MÉTODOS	15
6.1 Ubicación geográfica y delimitación del área de estudio	15
6.2 Descripción del ambiente físico	16
6.2.1 Clima	16
6.2.2 Características edáficas	17
6.2.3 Vegetación	18
6.3 Marcaje de individuo	18
6.4 Medición de individuos	19
6.5 Obtención de datos para el 2018	19
6.6 Categorización de individuos	20
6.7 Análisis a nivel poblacional	20

6.7.1 Densidad de individuos.....	20
6.7.2 Tasa finita de crecimiento.....	20
6.7.3 Mortalidad y Reclutamiento	22
6.7.4 Determinación de expresiones sexuales de individuos maduros	22
6.7.5 Alometría de diámetro vs. altura	23
6.7.6 Variables climáticas vs. Tasa de crecimiento	23
6.8 Análisis a nivel de parcelas.....	24
7. RESULTADOS	25
7.1 Resultados a nivel poblacional	25
7.1.1 Individuos inmaduros.....	25
7.1.2 Individuos maduros.....	38
7.2 Resultados a nivel de parcelas	46
7.2.1 Individuos inmaduros.....	46
7.2.2 Individuos maduros.....	51
8. DISCUSIÓN	57
8.1 Densidad	57
8.2 Categorización de tamaños, mortalidad y reclutamiento	57
8.3 Tasa de crecimiento y variables climáticas.....	59
8.4 Caracterización de individuos	60
8.5 Parcela A, B y C.	61
9. CONCLUSIONES	63
10. LITERATURA CITADA	65
11. ANEXOS	76

Lista de figuras

Figura 1. Ciclo vital de una planta en una población. Los círculos pertenecen a las categorías o estadíos de la población y las flechas representan las posibles transiciones y/o regresiones que puede tener los individuos dentro de cada estadío.	10
Figura 2. Matriz de transición o proyección	10
Figura 3. A: Mapa del área de estudio. B: Ubicación del Predio El Comitán	15
Figura 4. Parcelas de muestreo de 1 ha c/u de las poblaciones de <i>Pachycereus pringlei</i> dentro de la Estación Biológica del CIBNOR.....	16
Figura 5. Climograma para El Comitán, B.C.S. (2009–2018), generada a partir de datos de WordClim.....	17
Figura 6. Densidad total por categoría de tamaño para los individuos inmaduros para el periodo 2009–2019 (P = Plántula, J1 = Juvenil1, J2 = Juvenil 2, J3= Juvenil3, I4 = Inmaduro 4, I5 = Inmaduro 5)	26
Figura 7. Distribución de alturas anuales por categoría de tamaños para el periodo 2009 – 2019. (P = Plántula, J1 = Juvenil1, J2 = Juvenil 2, J3= Juvenil3, I4 = Inmaduro 4, I5 = Inmaduro 5).....	28
Figura 8. Diagrama de caja de bigotes de alturas anuales para los individuos inmaduros registrados para 10 años consecutivos	29
Figura 9. Diagrama de caja de bigotes indicando los valores de la tasa de crecimiento registrados para la población inmadura.	29
Figura 10. Porcentaje de mortalidad de los individuos inmaduros de <i>Pachycereus pringlei</i> de acuerdo a su categoría de tamaño.	34
Figura 11. Porcentaje de reclutamiento de los individuos inmaduros de <i>Pachycereus pringlei</i> de acuerdo a su categoría de tamaño.	35
Figura 12. Correlación alométrica entre la altura y diámetro de los individuos inmaduros para el periodo 2009–2019. La altura incrementa linealmente con el diámetro ($y = 1.617 + 0.0412 * x$, $r^2 = 0.92$, $p < 0.001$). La línea continua roja es la relación predicha por el modelo de diámetro-altura. La línea puntuada azul muestra el intervalo de confianza al 95%.....	36
Figura 13. (A) Correlación entre la temperatura media anual y la tasa de crecimiento de los individuos inmaduros para el periodo 2009–2019, (B) Correlación entre la precipitación total anual y la tasa de crecimiento de los individuos inmaduros para el periodo 2009–2019.....	37
Figura 14. Densidad total por categoría de tamaño para los individuos maduros para el periodo 2018–2019 (M1 = Maduro 1, M2 = Maduro 2, M3= Maduro 3, M4 = Maduro 4, M5 = Maduro 5).....	39
Figura 15. (A) Porcentaje de individuos no ramificados y ramificados para la población madura en el periodo 2018-2019. (B) Número de ramificaciones para los individuos maduros del periodo 2018-2019.	39
Figura 16. (A) Correlación alométrica entre el número de brazos y el número de frutos registrados para la población de individuos maduros del periodo 2018–2019. La línea continua roja ($r^2 = 0.166$) muestra que no hay relación predicha entre	

ambas variables. (B) Correlación alométrica entre el número de brazos y el número de semillas registrados para la población de individuos maduros del periodo 2018–2019. La línea continua roja ($r^2 = 0.001$) muestra que no hay relación predicha entre ambas variables.....	40
Figura 17. Diagrama del Ciclo de vida de <i>Pachycereus pringlei</i> para el periodo 2018–2019. (S= Semilla, P = Plántula, J1 = Juvenil1, J2 = Juvenil 2, J3= Juvenil3, I4 = Inmaduro 4, I5 = Inmaduro 5, M1 = Maduro1, M2 = Maduro2, M3 = Maduro3, M4 = Maduro4, M5 =Maduro5).....	42
Figura 18. Promedio de semillas producidas por fruto en los individuos reproductivos de la población del periodo 2018–2019	44
Figura 19. Número semillas germinadas y porcentaje de germinación. A: Repetición 1. B: Repetición 2.....	44
Figura 20. Frecuencia relativa de sexos en cardones que florecieron en el periodo 2018-2019. DR: Descanso reproductivo, N/D: No determinado.....	45
Figura 21. Correlación alométrica entre la altura y diámetro de los individuos de la población total del periodo 2018–2019. La altura incrementa linealmente con el diámetro ($y = 227.7 + 11.34*x$, $r^2 = 0.53$, $p < 0.001$). La línea continua roja es la relación predicha por el modelo de diámetro–altura. La línea puntuada azul muestra el intervalo de confianza al 95%.....	46
Figura 22. Diagrama de caja de bigotes de alturas anuales para los individuos inmaduros. (A) Parcela A, (B) Parcela B, (C) Parcela C	48
Figura 23. Porcentaje (%) de mortalidad anual a nivel de parcelas	50
Figura 24. Porcentaje (%) de reclutamiento anual a nivel de parcelas.....	51
Figura 25. Ramificaciones de individuos maduros a nivel de parcelas. (A) Parcela A, (B) Parcela B, (C) Parcela C.....	52
Figura 26. Número de ramificaciones por individuos.....	53
Figura 27. (A) Porcentaje de individuos que florecieron en la parcela A. (B) Individuos sexados que desarrollaron frutos (H: Hermafrodita, M: Masculino, F: Femenino, N: Neutro, N/D: No determinado. DR: Descanso Reproductivo)	54
Figura 28. (A) Porcentaje de individuos que florecieron en la parcela B. (B) Individuos sexados que desarrollaron frutos (H: Hermafrodita, M: Masculino, F: Femenino, N: Neutro, N/D: No determinado. DR: Descanso Reproductivo)	55
Figura 29. (A) Porcentaje de individuos que florecieron en la parcela C. (B) Individuos sexados que desarrollaron frutos (H: Hermafrodita, M: Masculino, F: Femenino, N: Neutro, N/D: No determinado. DR: Descanso Reproductivo)	56

Lista de tablas

Tabla I. Densidad, mortalidad y reclutamiento anual de individuos inmaduros	25
Tabla II. Categorías de tamaño de individuos inmaduros registrados en el área de estudio.	26
Tabla III. Densidad anual por categoría de tamaño para el periodo 2009–2019 ..	27
Tabla IV. Matrices de transiciones de los individuos inmaduros de <i>Pachycereus pringlei</i> para el periodo 2009–2019. (P = Plántula, J1 = Juvenil1, J2 = Juvenil 2, J3= Juvenil3, I4 = Inmaduro 4, I5 = Inmaduro 5).....	31
Tabla V. Categorías de tamaño de individuos maduros registrados en el área de estudio.	38
Tabla VI. Matrices de transiciones de la población total de <i>Pachycereus pringlei</i> para el periodo 2018–2019. (S = Semilla, P = Plántula, J1 = Juvenil 1, J2 = Juvenil 2, J3= Juvenil 3, I4 = Inmaduro 4, I5 = Inmaduro 5, M1 = Maduro1, M2 = Maduro 2, M3 = Maduro 3, M4 = Maduro 4, M5 =Maduro 5)	41
Tabla VII. Fecundidad de los individuos <i>Pachycereus pringlei</i> para el periodo 2018–2019	43
Tabla VIII. Densidad promedio de individuos inmaduros a nivel de parcelas	47
Tabla IX. Tasa anual de crecimiento (λ) por parcelas.....	49
Tabla X. Densidad de individuos maduros a nivel de parcelas.....	51

1. INTRODUCCIÓN

El estado de Baja California Sur contiene aproximadamente 2000 especies de plantas vasculares silvestres, y aunque es de los estados con menor riqueza florísticas en el país, es considerado uno de los estados más ricos en endemismos (Villaseñor y Ortiz, 2014; Rebman *et al.*, 2016; León de la Luz *et al.*, 2018). Otra característica es el relativo buen estado de conservación de los paisajes naturales, con una variedad de ambientes desérticos y llanuras costeras que se extienden a lo largo de la península (León de la Luz *et al.*, 2015). De acuerdo con la carta de Uso de Suelo y Vegetación a escala 1:250 000 serie VI, el matorral sarcocaula es el tipo de vegetación dominante del estado de Baja California Sur (INEGI, 2016), y entre las plantas más notables que caracterizan este tipo de vegetación -variante del matorral xerófito de las zonas áridas de México- se distinguen los cardonales (Bashan, 2000).

Los cardonales son un tipo de vegetación dominadas fisonómicamente por *P. pringlei* (S. Wats.) Britt. & Rose, que se distribuyen por lo general en laderas de piedemonte y particularmente en planicies aluviales costeras de la península de Baja California (Hammond, 1954), en donde el suelo profundo y el clima desértico es el principal determinante ecológico a escala regional (Rzedowski, 2006; Duval *et al.*, 2015).

El cardón es una especie distintiva de los matorrales desérticos de la península de Baja California, dado que se encuentra en la mayor parte de sus ambientes y en varios de ellos –los cardonales– es dominante en el paisaje (Valiente *et al.*, 1995); además de ser refugio y alimento para la fauna local, se considera que es una especie clave en el ecosistema desértico peninsular (Delgado-Fernández *et al.*, 2017). Su dominancia ecológica y amplia distribución realzan el valor ecosistémico del cardón entre otras cactáceas y plantas leñosas del ambiente peninsular.

En la perspectiva del paisaje, es notable por la talla que logran alcanzar los individuos adultos, llegando a encontrar plantas de hasta 19 m de altura con un diámetro basal de 2.5 m (Medel-Narváez *et al.*, 2006). Asimismo, es de las cactáceas más longevas y de mayor masa o volumen corporal, pues en algunos individuos voluminosos se ha estimado un peso fresco de casi 2 toneladas (Turner *et al.*, 1995; Bullock *et al.*, 2005).

Durante su periodo de vida, cada individuo está sujeto a diversas eventualidades del ambiente, tales como sequías, temperaturas extremas, caída de brazos por vientos huracanados, herbivoría, irrupciones microbianas, y muchas otras, mismas que gradualmente reducen el vigor y la masa de cada individuo (Bashan *et al.*, 1995). Bajo esta consideración, es de esperar que en un cardonal existen cohortes con ciertas particularidades notables, tales como como tasas de daño, mortalidad, bajo reclutamiento, y patrones estructurales atípicos en su ramificación.

El objetivo general de este estudio es describir la estructura poblacional del cardón basados en el muestreo de 3 hectáreas de superficie del sitio de estudio; así como registrar y analizar los cambios poblacionales que ocurren en su dinámica en un periodo de 10 años; también, describir que variables del ambiente, temperatura y precipitación explican de mejor manera su comportamiento poblacional. Para ello, como objetivos particulares -que responderán a la idea central- se estimará la tasa finita de crecimiento poblacional anual (λ) y se analizará si los valores de λ tienen alguna relación con los principales factores ambientales, además describir algunas características de su estructura poblacional. El sitio de estudio de esta investigación es un cardonal inmerso en el matorral sarcocaula dentro de la Bahía de La Paz, Baja California Sur, de la estación biológica del CIBNOR, que es un área aislada de las actividades humanas y ganaderas desde 1987 cuando se adquiere el predio y se establece un cerco perimetral, lo que ha ofrecido inmejorables ventajas para el estudio del desarrollo natural de la biota en respuesta solo a los factores ambientales.

2. ANTECEDENTES

2.1 Especie de estudio

Pachycereus pringlei es una cactácea columnar-arborescente de larga vida, presenta un troco bien definido y pocas o muchas ramas ascendentes (Bravo-Hollis, 1978). En algunas regiones de su distribución el cardón puede llegar a medir hasta 19 metros de alto (Turner *et al.*, 1995), y se caracteriza por tener una raíz robusta de desarrollo vertical y horizontalmente de modo que permite la estabilización biomecánica de un enorme peso (Niklas *et al.*, 2002). Se ha estimado que la mayor parte de los individuos adultos sobrepasan los 1,000 kg de biomasa, que básicamente corresponde al tejido parenquimatoso y el endoesqueleto leñoso (Vasek y Lund, 1980; León de la Luz *et al.*, 2015). Su mejor expresión poblacional corresponde a agrupaciones denominadas “cardonales” sobre planicies aluviales y laderas gravosas de piedemonte (Valiente *et al.*, 1995), en donde esta especie es la dominante fisonómica en el paisaje sobre otras especies arbóreas y arbustivas (Veldarraín-Algara *et al.*, 2010).

En la Península de Baja California su distribución latitudinal va desde los 23 °N hasta los 31 °N (Turner *et al.*, 1995; Bullock *et al.*, 2005). A lo largo de su amplia distribución esta especie está sujeta a una variedad de condiciones micro-ambientales (Garcillán *et al.*, 2010), y a diversas interacciones con la fauna y biota del suelo (Molina-Freaner *et al.*, 2004; Delgado-Fernández *et al.*, 2017).

Con relación a sus características morfológicas, la parte superior del tronco primario generalmente se pierde después de algunas décadas de existencia (Bravo-Hollis, 1978). La planta sobrevive gracias a las ramificaciones continuamente generadas cerca de la base del tronco o de ramificaciones secundarias y terciarias. Sin embargo, invariablemente las ramificaciones de cualquier nivel tienen una esperanza de vida de décadas, que corresponden a unos 3 a 4 m de longitud, ya que generalmente se rompen por causas explicadas por el daño diverso y/o la inestabilidad biomecánica de la estructura en su

conjunto, y asimismo, el remanente de la estructura continúa desarrollando ramificaciones.

El cardón es una especie muy interesante por la sexualidad, ya que a diferencia del 99% de los miembros de su familia, los individuos presentan trimorfismo sexual (Gutiérrez-Flores *et al.*, 2017). Es aún más interesante observar que existen poblaciones que pueden presentar individuos solo hermafroditas o masculinos y femeninos, o hermafroditas y femeninos, denominando a esta condición sistemas reproductivos ginodioicos (Fleming *et al.*, 1994; Medel, 2008).

El periodo reproductivo del cardón (brotación (formación de botones), floración y fructificación) se presenta generalmente desde Abril a Junio, y aunque se documenta que los principales polinizadores de esta especie son el murciélago *Leptonycteris curasoae* (*L. yerbabuena*), aves diversas y muchos insectos (Fleming *et al.*, 1994; Delgado-Fernández *et al.*, 2017). Se demostró que existen regiones de la Península de BCS donde las aves de actividad matutina realizan esa función, que se complementa con la visita de insectos, principalmente abejas (Medel, 2003). Las semillas están inmersas en una pulpa-arilosa de color rojo (pocas veces amarilla o blanca), rica en azúcares, resultado del desarrollo del funículo, atractiva para la fauna y cuyo consumo permite la dispersión de las semillas; los agentes son particularmente aves, mamíferos, reptiles y hormigas (León y Valiente, 1994). Una de las características muy importantes de las semillas es la tasa de germinación alta, tanto en condiciones controladas como naturales (Suzán-Azpiri y Sosa, 2006; Bacilio *et al.*, 2011).

Ecológicamente, esta especie es muy valiosa debido a que los botones florales, flores y frutos constituyen abundante y nutritivo alimento que provee a la fauna silvestre durante el período comprendido entre marzo y septiembre, esto es la temporada cálida y seca del año (León de la Luz *et al.*, 2002). Los brazos del cardón funcionan en ciertas condiciones como refugio y protección de aves, mamíferos y reptiles (Blázquez y Rodríguez-Estrella, 2007). Cierta fauna tienen la capacidad de cavitar los brazos para construir sus refugios, y luego al

abandonarlos son aprovechados por otras especies que no tienen esa capacidad (Blázquez y Rodríguez-Estrella, 1997; 2001; 2007). Por otro lado, algunos estudios resaltan la importancia de los abortos de botones florales como valiosa fuente alimenticia (León de la Luz *et al.*, 2002), mientras que los restos en proceso en descomposición del tejido parenquimatoso de los brazos sirven como sustrato y alimento para algunos dípteros del género *Drosophila spp.*, así como hospederos para otras especies de artrópodos en los tejidos necrosados (Castrezana y Markow, 2001; 2008).

2.2 Crecimiento

Comprender las causas que determinan las tasas de crecimiento de organismos es una de las tareas más importantes en la ecología, ya que factores que inciden el crecimiento de los individuos, también pueden influir en su abundancia (Krebs, 2002). La familia Cactaceae se distribuye principalmente en hábitats áridos y semiáridos del continente americano (Bravo-Hollis, 1978; Contreras y Valverde, 2002). En la actualidad, este grupo incluye un número particularmente alto de especies amenazadas (Goettsch *et al.*, 2015), algunas son más vulnerables debido a sus reducidas tasas de crecimiento individual y poblacional (Hernández y Godínez, 1994; Hernández y Bárcenas, 1995; Martínez-Berdeja y Valverde, 2008).

Experimentos bajo condiciones controladas han evaluado la tasa de crecimiento de los tallos sin ramificaciones de cardones (*Pachycereus pringlei*), donde se ha estimado incrementos entre 14 a 23 cm año⁻¹ (Nerd *et al.*, 1993; Suzán-Azpiri y Sosa, 2006; Bacilio *et al.*, 2011). Mediante la técnica de “fotografía repetida” (i.e., tomada en el mismo sitio), se analizó una muestra de 2,246 cardones considerando períodos de tiempo que oscilaron entre 29 y 96 años; así entonces, se estimó el crecimiento del cardón de 0.05 a 0.10 m por año (Bullock *et al.*, 2005). Delgado-Fernández *et al.* (2016) analizó la tasa de crecimiento del eje vertical de los cardones con isótopos de Carbono 14 en seis sitios a lo largo de la península, concluyendo tasas de 3 a 23 cm año⁻¹.

Para las plantas, algunos estudios confirman que la tasa de crecimiento está en función de la interacción de factores bióticos y abióticos, que operan en un rango de escalas espaciales y temporales, siendo los factores del clima los determinantes en algunas regiones geográficas (Harper, 1977; Turner *et al.*, 2003). La temperatura y el aporte de agua vía la precipitación pluvial, afectan una amplia gama de procesos biológicos y, consecuentemente modulan la tasa de germinación, establecimiento, crecimiento y la distribución de los vegetales, lo que se refleja en los patrones globales (Harper, 1977). Sin embargo, en relación al cardón, Delgado-Fernández *et al.* (2016), en un estudio sobre edad y crecimiento del *P. pringlei*, observó que la precipitación media anual no eran predictores de la tasa de crecimiento.

2.3 Reclutamiento y mortalidad

Como en todas las especies de plantas, la dinámica poblacional de las cactáceas depende en primer lugar del reclutamiento de las plántulas (Leirana y Parra, 1999). Por lo general, gran parte de las cactáceas que habitan ambientes áridos enfrentan condiciones extremadamente estresantes desde su germinación (Steenbergh y Lowe, 1969), entre los factores estresantes frecuentes en el ciclo de vida de las plantas de las zonas áridas se encuentran la baja disponibilidad de agua, radiación solar intensa y temperaturas extremas fluctuantes (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991). Estas condiciones, junto con la baja disponibilidad de nutrientes y la presencia de herbivoría, producen una elevada mortalidad de plántulas (Godínez-Alvarez y Valiente-Banuet, 1998; Esparza-Olguín *et al.*, 2002). Debido a su baja tasa de crecimiento, las plántulas de los cactáceas son vulnerables durante más tiempo que otras especies de plantas. Por lo tanto, la presión selectiva que favorece el rápido crecimiento en plántulas de cactáceas debe ser importante, ya que la probabilidad de supervivencia está determinada por un balance entre la cantidad de tejido parenquimatoso y tejido fotosintético que se desarrolle durante el crecimiento temprano (Jordan y Nobel, 1981; Valencia-Díaz *et al.*, 2012).

El reclutamiento de plántulas de *Pachycereus pringlei* es favorecido en microambientes con sombra bajo algunas plantas arbóreas o arbustivas (Suzán-Azpiri y Sosa, 2006). Se ha discutido el paradigma del nodricismo vegetal acerca del como las plántulas de numerosas cactáceas necesitan el abrigo de un dosel que ofrezcan resguardo al calor, la desecación y la alta radiación incidente (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991). En la península de Baja California algunos estudios indican que existe estrecha relación de presencia de individuos jóvenes de *P. pringlei* con varias plantas perennes, en particular con *Prosopis glandulosa*, *P. articulata*, *Parkinsonia* spp, *Olneya teosota* y otras arbustivas (Carrillo *et al.*, 1999; Veldarraín *et al.*, 2010).

Medel-Narváez *et al.* (2006) revelaron que la mayoría de las poblaciones de *P. pringlei* presentan picos temporales de reclutamiento de plántulas, que representan el potencial de individuos para el mantenimiento y continuidad de la población. Sin embargo, disturbios como sequías, temperaturas extremas en el verano, carencia de lluvias actividades antropogénicas, generan notables desbalances en cada población debido a la vulnerabilidad de esos estadíos tempranos (Franco y Nobel, 1989). Otros estudios también mencionan que el reclutamiento, la mortalidad y la presencia de plántulas en ambientes semiáridos a menudo se atribuye a condiciones climáticas y microclimáticas favorables (Pierson y Turner, 1998; Coles *et al.*, 2012; Pierson *et al.*, 2013).

Respecto a la mortalidad de los cactáceas, diversos autores mencionan que la tasa de mortalidad en primeras etapas de crecimiento suelen ser más altas en microhábitats a pleno sol que en condiciones de sombra (Martínez-Berdeja y Valverde, 2008), y están relacionadas con los factores ambientales favorables que aseguran la sobrevivencias de las plántulas durante el primer año de vida (Leirana-Alcocer y Parra-Tabla, 1999; Ramos, 2007). Silvertown y Charlesworth (1993) y otros autores, indican que las plántulas de especies herbáceas y cactáceas tienen una alta tasa de mortalidad, ya que son más susceptibles las perturbaciones antropogénicas y disturbios naturales (Gilbert, 2002; Bell *et al.*,

2006; Drezner y Lazarus, 2008). De igual forma, se ha sugerido que la mortalidad en cactáceas disminuye conforme se incrementa su tamaño (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003).

Es fundamental el análisis del establecimiento y mortalidad de los individuos ya que permite conocer factores que limitan su ciclo de vida (Godínez-Álvarez *et al.*, 2008), la supervivencia individual y determina las causas que afectan la capacidad de regeneración de las poblaciones (Elzinga *et al.*, 2001).

2.4 Estructura poblacional

La estructura poblacional está definida como la descripción de las variables que caracterizan una población en un determinado momento, por ejemplo, la composición en términos del sexo, proporción de tamaños, aspectos reproductivos y su arreglo espacial (Elzinga *et al.*, 2001; Godínez-Álvarez *et al.*, 2003; Peters *et al.*, 2014). El estudio de la estructura poblacional ofrece, en primera instancia, información respecto a la composición de una población (Álvarez *et al.*, 2004). Además, también permite deducir cómo se ha dado el reclutamiento de individuos e inferir sobre los atributos de su historia de vida, tales como características relacionadas con el crecimiento y supervivencia (Mandujano *et al.*, 2001, 2007; Zepeda *et al.*, 2017).

Referente a la estructura de los sistemas reproductivos, el cardón presenta tres formas sexuales: masculinas, femeninas y hermafroditas (Fleming *et al.*, 1994; Gutiérrez-Flores *et al.*, 2017). El trimorfismo sexual es considerado una característica clave en la evolución del sistema reproductivo en los vegetales (Charlesworth y Charlesworth, 1978; Murawski *et al.*, 1994). Asimismo, Fleming *et al.* (1994) y Medel-Narváez *et al.* (2006) indican que la proporción de expresiones sexuales de esta especie tiene un patrón latitudinal, en donde las poblaciones ginodiocas (caracterizadas por individuos hermafroditas y femeninos) prevalecen en latitudes altas de su distribución geográfica, las poblaciones trioicas

(caracterizadas por individuos de las tres expresiones) en las latitudes bajas, y un sistema predominantemente dioico prospera en la población de BCS.

Medel (2003) sugiere que, en la proporción hermafrodita de la población de cardón en La bahía de La Paz, tiende a disminuir, y además se observó un porcentaje mayor de individuos masculinos; también, encontró poblaciones solamente hermafroditas en sistemas insulares del Golfo de California.

2.5 Matrices de transición

Los modelos demográficos matriciales son una herramienta para describir la dinámica de la población como la dinámica de la cohorte (Caswell, 2001) y permite hacer predicciones respecto a la viabilidad a corto o largo plazo de una población (Ramírez y Arroyo, 1990). Así mismo, los modelos pueden usarse para indicar el estado actual de las poblaciones como: la tasa finita de crecimiento poblacional (λ , lambda) a corto o largo plazo, tasas de mortalidad y reclutamiento, distribución de estados de la población, los valores reproductivos de los individuos en diferentes clases de estado (Silvertown *et al.*, 1993) permite generar un rango predictivo del crecimiento y la estructura poblacional (Caswell, 2001).

Los modelos matriciales está representado por el diagrama del ciclo de vida de un organismo (Fig. 1), dando como resultado una matriz de transición o proyección (Fig. 2) (Picó, 2002), que contiene todos los eventos demográficos de una población que han tenido lugar en un periodo de tiempo determinado (Carnia *et al.*, 2015).

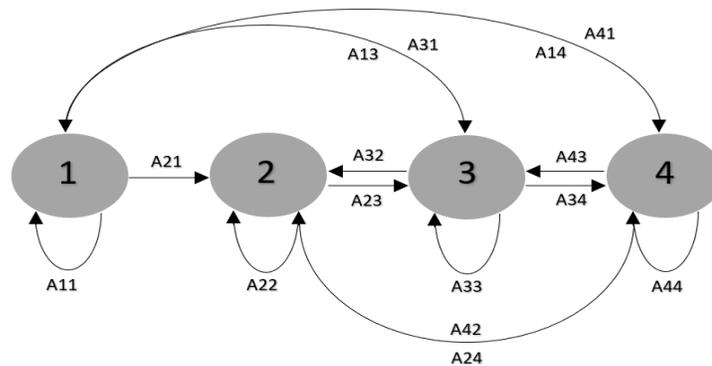


Figura 1. Ciclo vital de una planta en una población. Los círculos pertenecen a las categorías o estadios de la población y las flechas representan las posibles transiciones y/o regresiones que puede tener los individuos dentro de cada estadio.

Las matrices de transición son matrices cuadradas y su dimensión es igual al número de clases de edad o estadios (Fig. 2), en donde cada entrada de la matriz (A_{ij}) representa la probabilidad de transición de una categoría de tamaño/edad a otra, en un período de tiempo (Morris *et al.*, 1999; Picó, 2002). Los elementos entrantes en la matriz corresponden a dos tipos de datos: la fecundidad media de todos los individuos maduros de cada categoría durante el mismo intervalo de tiempo (Zepeda *et al.*, 2017) y la probabilidad media de todos los individuos de la población de permanecer o cambiar a otra categoría dentro del intervalo de tiempo seleccionado (Fig. 1) (Rojas-Sandoval y Meléndez-Ackerman, 2013).

$$\begin{array}{c} \text{TIEMPO (t+1)} \\ A = \end{array} \begin{array}{c} 1 \\ 2 \\ 3 \\ 4 \end{array} \begin{array}{c} \text{TIEMPO (t)} \\ 1 \quad 2 \quad 3 \quad 4 \end{array} \begin{bmatrix} A_{11} & A_{12} & A_{13} & A_{14} \\ A_{21} & A_{22} & A_{23} & A_{24} \\ A_{31} & A_{32} & A_{33} & A_{34} \\ A_{41} & A_{42} & A_{43} & A_{44} \end{bmatrix}$$

Figura 2. Matriz de transición o proyección

Los datos que se obtienen de la matriz de transición son estadísticos poblacionales como: la tasa de crecimiento poblacional (λ), la cual indica si la

población aumenta ($\lambda > 1$), disminuye ($\lambda < 1$) o permanece estable ($\lambda = 1$) a lo largo del tiempo, además, se obtienen también valores de la distribución estable de categorías y el valor reproductivo de cada categoría (Caswell, 2001).

Por esta razón, estos modelos pueden ser herramientas poderosas para explorar los cambios que hay en una población con el tiempo, en respuesta a factores externos o diferencias entre poblaciones.

3. JUSTIFICACIÓN

Pachycereus pringlei es una especie clave en el funcionamiento de las comunidades biológicas de la península de Baja California, incluidas las islas del Golfo de California, y hasta las existentes a lo largo de la costa de Sonora. Presenta características que la hacen un interesante sujeto de estudio desde varias disciplinas de la biología, por su carácter tríoico, auto-compatibilidad y por sus bajas tasas de crecimiento. Además, cumple un papel importante en el ecosistema en donde habita debido a que la producción de recursos alimenticios que ofrece cada temporada son esenciales para el sostenimiento de la fauna silvestre, además por brindar refugio y protección a ciertas especies (Wolf y Rio, 2003; Drezner, 2014).

Es importante resaltar que otros estudios realizados para conocer el crecimiento de esta especie están basados en observaciones que cubren uno o dos años de registros (Silva, 1996; Medel, 2003; Bullock *et al.*, 2005; Suzán-Azpiri y Sosa, 2006; Delgado, 2017), en el presente estudio se cubren 10 años de registro continuo.

Debido a que no existe información sobre la dinámica demográfica del cardón, este estudio será un aporte importante para documentar los cambios a largo plazo que han sufrido la población de cardones de El Comitán, bajo la perspectiva de conocer los procesos que determinan la dinámica poblacional de *P. pringlei* y cómo los factores ambientales de temperatura y precipitación influyen en su desarrollo y estructura poblacional. Además, permitirá comprender aspectos básicos para plantear argumentos dirigidos a su conservación y conocer el estatus en qué se encuentra esta población de estudio en particular.

4. HIPÓTESIS

La dinámica poblacional de especies de larga vida como el cardón, está determinada por los primeros estadios de desarrollo (establecimiento y supervivencia de plántulas). De manera que la tasa de crecimiento, mortalidad, reclutamiento y estructura poblacional en un periodo de diez años en el predio “El Comitán” permitirá indicar si esta población se encuentra en crecimiento, decreciendo o estable.

5. OBJETIVOS

5.1 Objetivo General

Describir los cambios en la estructura y dinámica poblacional de *Pachycereus pringlei* durante un periodo de 10 años (2009–2019), en el predio denominado “El Comitán” (Bahía de La Paz, BCS), y analizar la relación de estos cambios con los principales factores ambientales.

5.2 Objetivos particulares

1. Determinar la tasa finita de crecimiento poblacional en individuos inmaduros y maduros en un periodo de diez años de registro (2009–2019).
2. Estimar y analizar los ritmos de reclutamiento de nuevas generaciones y mortalidad de los individuos en un periodo de diez años de registro (2009–2019).
3. Analizar la relación entre la tasa de crecimiento de los individuos inmaduros con la precipitación y temperatura.
4. Caracterizar la población de cardones maduros en El Comitán.

6. MATERIAL Y MÉTODOS

6.1 Ubicación geográfica y delimitación del área de estudio

La zona de estudio se encuentra dentro de la estación Biológica Dra. Laura Arriaga-Cabrera, conocida como Reserva Ecológica “El Comitán”, ubicada al noroeste de la Ciudad de La Paz en Baja California Sur (Fig. 3A). El predio “El Comitán” pertenece al Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. (CIBNOR), se ubica a 12 km al oeste de la ciudad de La Paz. La reserva consiste en 115 hectáreas dedicadas a la investigación y conservación de la biodiversidad local (León de la Luz *et al.*, 2002). Los límites del predio son las coordenadas $24^{\circ} 07' 57''$ N / $110^{\circ} 26' 53''$ W en el extremo NW y $24^{\circ} 07' 21''$ N / $110^{\circ} 25' 35''$ W en el extremo SE (Fig. 3B).

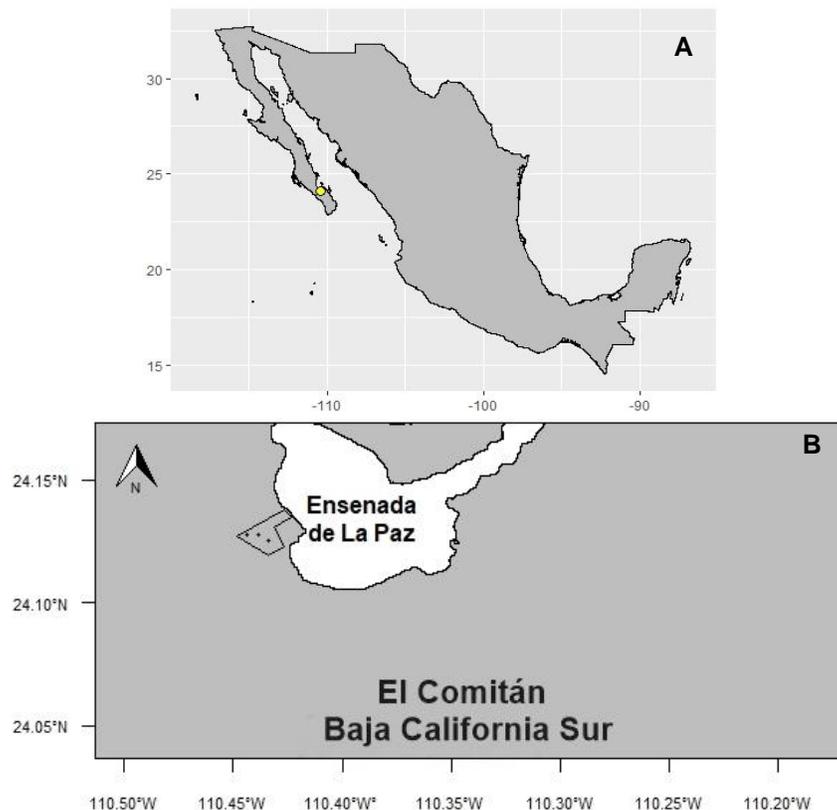


Figura 3. A: Mapa del área de estudio. B: Ubicación del Predio El Comitán

En el 2009, se delimitó el área de estudio, en donde se seleccionaron tres parcelas (A, B y C) de 1 hectárea cada una, separadas aproximadamente de 500 m a 1 km entre si (Fig. 4 y Fig. 3B).

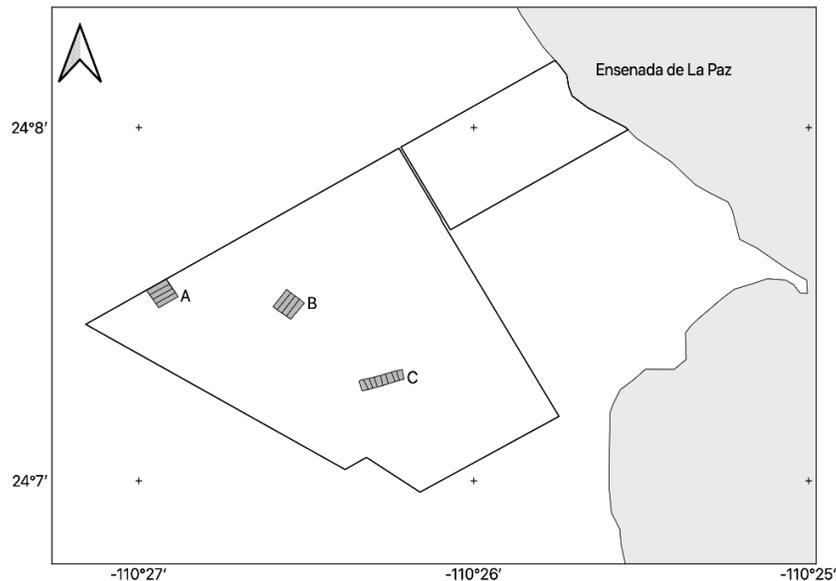


Figura 4. Parcelas de muestreo de 1 ha c/u de las poblaciones de *Pachycereus pringlei* dentro de la Estación Biológica del CIBNOR

6.2 Descripción del ambiente físico

6.2.1 Clima

El Comitán presenta un clima de tipo BW(h') hw (e), muy cálido-muy seco, con precipitación invernal inferior al 10% del total anual (Las temperaturas medias extremas se presentan en los meses de enero y agosto con 18.3 °C y 30.9 °C respectivamente, y la temperatura media anual es entre 24 °C y 26 °C (García, 1973). De acuerdo a datos proporcionados por WordClim para el período 2009–2018, la precipitación para el predio El Comitán revelan niveles máximos de 350.8 mm de precipitación total anual en el año más lluvioso (2014) y mínimos de sólo 56.9 mm en el año más seco (2010). Los valores de precipitación más altos se dan en Setiembre llegando hasta 181.69 mm (2018). (Fig. 5).

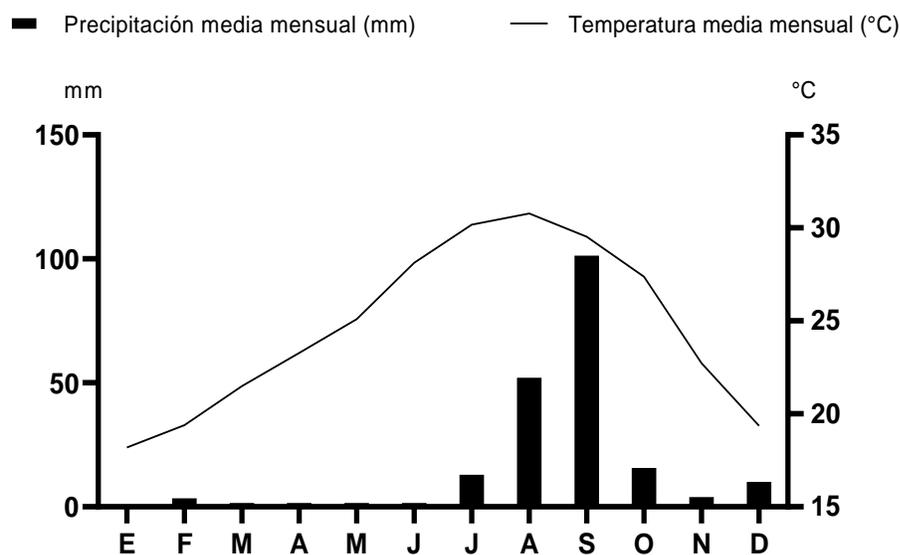


Figura 5. Climograma para El Comitán, B.C.S. (2009–2018), generada a partir de datos de WordClim.

6.2.2 Características edáficas

Geomorfológicamente, el sitio de estudio se ubica en una planicie aluvial; esto es, por depósitos recientes (Holoceno) de suelo transportado por la corriente laminar de la lluvia. Los fragmentos de roca encontrados en el sitio corresponden a rocas volcánicas del extremo sur de la Sierra La Giganta, y en menor grado a granitoides que provienen de la actividad erosiva del bloque batolítico de las serranías de la Región de Los Cabos, particularmente de la Sierra Cacachilas (Hammond, 1954). Según INEGI (1981) (carta geológica y edáfica 1:1000000) el tipo de suelo corresponde al Regosol éutrico y Yermosol háplico, son de textura gruesa, es decir, de textura arenosa con abundancia de cuarzo, son suelos jóvenes, con escasas capas de color claro, los horizontes están débilmente definidos, pobres en materia orgánica; la geomorfología permite que el suelo sea profundo, hasta de varios metros antes de encontrar regolita (León de la Luz *et al.*, 1996), no se considera salino aún con la influencia de brisa marina (Alcaraz-Meléndez y Ayala-Rochas, 1985). Afloran en el sitio de estudio “terrazas” de origen marino, posiblemente derivadas de trombolitos (Siqueiros-Beltrones *et al.*, 2006), que proporcionan características particulares de dureza a ciertos segmentos del suelo;

una de las parcelas de muestreo, al parecer, se ubica dentro de estos micro-sitios de edad Pleistocénica, los cuales impondrían selectividad de especies vegetales debido a la resistencia al crecimiento radicular.

6.2.3 Vegetación

De acuerdo a la carta del Uso de Suelo y Vegetación 1:250000, Serie VI del INEGI (2016), el matorral sarcocaulé es el tipo de vegetación dominante en gran parte de La Península de Baja California, y aun en Sonora. Este tipo de vegetación también puede ser considerado como Matorral Xerófilo en antiguos sistemas de clasificación; el cual caracteriza de las zonas áridas y semi-áridas de México (Rzedowski, 2006).

La vegetación del predio comparte atributos fisonómicos y florísticos con dos comunidades vegetales de la propia península bien diferenciadas: el matorral desértico propiamente y el bosque seco tropical o selva baja caducifolia (Rzedowski, 2006). En la vegetación de El Comitán las formas leñosas son dominantes, algunas de las especies que representan esta dominancia son *Prosopis articulata*, *Fouquieria diguetii*, *Bursera microphylla*, *Cyrtocarpa edulis*, *Stenocereus gummosus*, *Jatropha cinerea* y *Atamisquea emerginata* (Perea, et al. 2005; Velderraín, 2007). Otras especies constantes en la zona son: *Condalia globosa*, *Opuntia cholla*, *Stenocereus thurberii*, *Parkinsonia praecox* y *P. florida* (León de la Luz et al., 2000; Veldarraín-Algara et al., 2010).

6.3 Marcaje de individuo

Con el objetivo de identificar durante cada registro anual a cada cardón, dentro de las parcelas seleccionadas, se marcaron a todos los individuos utilizando placas de aluminio con un número identificador. Se colocó una estaca de acero en la base de cada individuo la cual sería la referencia para registrar el crecimiento gradual de dicho individuo, lo cual se realizaría con un estadal con una cinta métrica adosada, tomaron sus coordenadas geográficas con un GPS marca Garmin modelo GPSMAP 64s.

6.4 Medición de individuos

6.4.1. Individuos inmaduros: La frecuencia de los censos de los cardones “inmaduros”, sin ramificaciones y que todavía no han llegado a la etapa reproductiva, fue una vez al año y por lo general, entre los meses de mayo a junio. Cada censo, desde el 2009 al 2019, excepto el 2018, permitió registrar en una hoja de cálculo Excel el ingreso de nuevos individuos (reclutamiento) a la población, y también se anotó los individuos que murieron en tal periodo de tiempo. El registro consistió en tomar las mediciones de altura (incremento de la talla) y el del diámetro para evaluar su crecimiento de cada caso. Se registraron algunos casos de crecimiento negativo, los cuales se interpretan como deshidratación de los organismos, los cuales concordaron con su respectiva muerte en el año siguiente.

6.4.2. Individuos maduros: Para la población de cardones “maduros”, con y sin ramificaciones que llegaron a la etapa reproductiva, se hicieron 3 censos (2010, 2017 y 2019). Se midió el diámetro y la altura del tronco principal, la altura al primer brazo que ramifica, se contaron las ramificaciones de cada individuo y se registró los fallecimientos. Sin embargo, sólo se utilizó la información del 2019, ya que sólo se tomó los datos de frutos y semillas para en ese año (Apartado 6.7.2.1).

6.5 Obtención de datos para el 2018

En el año 2018 no se realizó el censo anual, los datos de altura y diámetro de individuos inmaduros, para ese año se obtuvieron mediante la estimación de una regresión lineal simple, utilizando la información de las mediciones ya realizadas (censos del 2009 al 2019). De igual forma, se utilizó el mismo método para contar con algún registro faltante en individuos, ya que por alguna razón hubo errores consistentes en no hallar a cierto individuo en alguna fecha de los 10 censos realizados.

Para los individuos maduros se ubicó los datos de altura y diámetro mediante el promedio de las mediciones realizadas en el año 2017 y 2019, esto con la

finalidad de poder obtener la tasa de crecimiento para el año 2018. Además, con el registro de individuos del 2017 se pudo contabilizar los individuos muertos al 2019.

6.6 Categorización de individuos

Con el propósito de hacerlos manejables, la categoría de cardones inmaduros se dividió en 6 categorías de tamaños (estadíos) o altura de individuos y 5 categorías de tamaño para los individuos maduros. Para categorizarlos se tomó en cuenta la clasificación de Silva (1996), quien clasificó a dos poblaciones de cardones en BCS en base a su altura. No obstante, se añadió algunas categorías más a esta clasificación, tomando en cuenta atributos morfológicos propios de los cardones del área de estudio, como el número de brazos y frutos.

El tratamiento estadístico consistió en ejecutar pruebas de chi-cuadrado para observar si existen diferencias significativas en el número de individuos pertenecientes a las diferentes categorías de tamaños. De igual forma, se utilizó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis ($p < 0.05$) para determinar diferencias significativas entre las alturas consideradas. Adicionalmente, para los individuos maduros se hizo una correlación alométrica entre el número de brazos y el número de frutos.

6.7 Análisis a nivel poblacional

6.7.1 Densidad de individuos

Se calculó la densidad de los individuos inmaduros promediando el número total de cardones registrados en cada censo desde el 2009 al 2019.

Para la densidad de los individuos maduros se utilizó la información del último año (2018 al 2019).

6.7.2 Tasa finita de crecimiento

La tasa finita de crecimiento anual (λ) se obtuvo mediante el paquete POPBIO (Stubben y Milligan 2007), del software R (versión 3.6.2). Con los datos de altura y diámetro de los individuos, y las categorías de tamaño establecidas (Tabla II)

se diseñaron las matrices de proyección anual (Flores *et al.*, 2010; Martínez-Ramos *et al.*, 2016). En este estudio se utilizó la matriz del tipo Lefkovitch, dado que no se conoce la edad de los individuos y porque la demografía de la planta puede describirse adecuadamente utilizando categorías mediante su tamaño.

La matriz tiene una estructura de: $m \times m$, donde m es el número de filas y columnas consideradas. El modelo está definido por: $n_{t+1} = A.n_t$, donde A representa una matriz cuadrada y n es la columna vector que representa la abundancia de individuos en cada categoría del tiempo t al tiempo $t + 1$. La matriz A está compuesta por a_{ij} entradas que representan la probabilidad de transición de una categoría de tamaño o estadio a otra en un período de tiempo (Caswell, 2001; Jiménez-Sierra *et al.*, 2007; Rojas-Sandoval y Meléndez-Ackerman, 2013). De esta forma, en la matriz A (Fig. 2) los valores de la primera fila representan la contribución de cada estadio a la categoría de plántulas, los elementos de la diagonal principal representan la probabilidad de permanencia de individuos de la categoría i que permanecen en la misma categoría después de un intervalo de tiempo, los valores de la sub-diagonal son las probabilidades de transición de individuos de una categoría de tamaño i que crecen y pasan a la siguiente categoría, y los elementos supra-diagonales representan el retroceso a categorías anteriores.

En esta sección del estudio se construyeron diez matrices de transiciones anuales para los individuos inmaduros (2009 al 2019) y una matriz, en donde se incluyeron los individuos inmaduros y maduros, de los censos del 2018 al 2019, con la finalidad de encontrar la tasa de crecimiento a nivel poblacional. En la matriz poblacional, se incluyó una categoría de semilla a la que se le asignó una probabilidad pequeña (0.0005) al desconocer la probabilidad real de permanencia en campo (Fig. 17 y Tabla VI) y se estimó los intervalos de confianza al 95% con el método de bootstrap con 1000 iteraciones (Caswell, 2001).

6.7.2.1 Análisis de Fecundidad

Para la matriz de proyección a nivel poblacional, debido a que incluye individuos maduros que ya han llegado a la etapa reproductiva, se tuvo que contabilizar los números de frutos, números de semillas y hallar la tasa de germinación, a fin de obtener los datos de fecundidad que son incluidos en esa matriz.

Se contabilizaron los frutos de los individuos maduros durante todo el periodo de fructificación del último año y se diseccionaron de 1 a 2 frutos por individuo para el conteo de semillas. Para determinar la tasa de germinación de semillas de *P. pringlei* se hicieron experimentos de germinación en un invernadero a temperatura del ambiente, se colocaron dos bandejas con 100 semillas cada una y se registraron los cambios observados durante 50 días. Con este experimento también se estimó la transición desde la última categoría a la primera categoría para el diagrama del ciclo de vida (Fig.17).

La fecundidad, definida como el número de plántulas promedio que cada individuo adulto produce durante un año, se registró en la matriz de transición para los individuos maduros, se obtuvo multiplicando el número total de frutos por planta en cada categoría de tamaño, por la producción media de semillas producidas por fruto, y a su vez, multiplicado por la tasa de germinación de semillas. Así, el valor obtenido fue dividido por el número total de individuos encontrados en cada clase de tamaño (Flores *et al.*, 2010).

6.7.3 Mortalidad y Reclutamiento

Los porcentajes de mortalidad y reclutamiento se determinaron anualmente por categoría de tamaños en cada censo.

6.7.4 Determinación de expresiones sexuales de individuos maduros

Para determinación de la expresión sexual de los individuos de *P. pringlei* se colectaron 2 flores por cada individuo productivo. La colecta se realizó con la ayuda de un estadal extensible, en el cual se le adaptó una bolsa recolectora en la extremidad superior para el corte de la flor. Cada flor fue puesta en bolsas de

polietileno debidamente etiquetadas, colocadas en una hielera y llevada al laboratorio de Botánica del Herbario del CIBNOR para su análisis.

Cada flor fue diseccionada longitudinalmente, mediante un microscopio estereoscopio se verificó la presencia o no de polen y óvulos. Se consideró flor femenina si carece de polen, masculina si carece óvulos y hermafrodita si contiene ambas estructuras. Aquellos individuos maduros que se no produjeron estructuras reproductivas, fueron considerados individuos en descanso reproductivo (DR). Se estimó la frecuencia relativa de sexos de la población, que se define dividiendo el número de individuos de cada sexo entre el total, para observar si se ajusta a los patrones ya establecidos para años anteriores (Medel, 2003). Mediante una prueba de chi cuadrada, se determinará si las proporciones sexuales presentan diferencias significativas.

6.7.5 Alometría de diámetro vs. altura

Se calculó el coeficiente correlación de Pearson (r) para determinar el grado de asociación entre el diámetro y la altura de los individuos muestreados en el área de estudio. Igualmente, se desarrolló un modelo de regresión lineal simple basándose en la relación existente entre ambas variables.

6.7.6 Variables climáticas vs. Tasa de crecimiento

Se hicieron regresiones lineales (Sokal y Rohlf, 1981) entre las variables climáticas (temperatura y precipitación) y la tasa de crecimiento de los individuos inmaduros de *P. pringlei* con la finalidad de determinar la posible relación entre estas dos factores. Para este análisis no se tomaron en cuenta los individuos maduros, debido a que solo se obtuvo la tasa de crecimiento para un año. Las variables climáticas fueron obtenidas de bases de datos de CONAGUA (<http://www.conagua.gob.mx>) de la Estación Meteorológica Alfredo V. Bonfil para el periodo estudiado.

6.8 Análisis a nivel de parcelas

En esta sección se repitió la metodología descrita en los puntos 6.7.1, 6.7.2 y 6.7.3 para analizar la densidad, tasa de crecimiento, mortalidad y reclutamiento de los individuos inmaduros a nivel de parcelas (Fig. 5), con la finalidad de comprobar si existían diferencias significativas entre ellas. Además, se hizo una caracterización de las expresiones sexuales y ramificaciones de los individuos maduros para cada parcela del área de estudio.

7. RESULTADOS

7.1 Resultados a nivel poblacional

7.1.1 Individuos inmaduros

7.1.1.1 Análisis exploratorio (Densidad y Categorización)

En esta sección se hace un análisis descriptivo para evaluar la estructura de los datos. Con el propósito de hacer manejables los datos, se consideraron 6 categorías de tamaños (estadíos) o altura de individuos (Tabla II).

En la Tabla I se muestra la densidad total de individuos inmaduros por año, en donde se incluye el número de nuevos individuos ingresados a la población e individuos muertos. La densidad promedio de individuos inmaduros para el periodo 2009 a 2019 fue de 552 ind/ha (95% CI \pm 14.198).

Tabla I. Densidad, mortalidad y reclutamiento anual de individuos inmaduros

Año	Densidad (ind/ha)	Reclutados	Muertos
2009 – 2010	526	0	0
2010 – 2011	558	41	12
2011 – 2012	555	9	26
2012 – 2013	549	23	20
2013 – 2014	539	9	13
2014 – 2015	541	11	3
2015 – 2016	560	22	11
2016 – 2017	570	21	9
2017 – 2018	572	11	15
2018 – 2019	555	0	1

Se clasificó a los individuos inmaduros en base a su altura en seis categorías de tamaños para el periodo 2009 al 2019 (Tabla II).

Tabla II. Categorías de tamaño de individuos inmaduros registrados en el área de estudio.

Clase	Estadio	Altura (cm)	Diámetro (cm)
1	Plántula (P)	1 – 10	0.5 – 3
2	Juvenil 1 (J1)	11 – 70	1 – 6
3	Juvenil 2 (J2)	71 – 120	4 – 10
4	Juvenil 3 (J3)	121 – 180	6 – 12
5	Inmaduro 4 (I4)	181 – 240	7 – 15
6	Inmaduro 5 (I5)	241 – 370	9 – 20

En la Figura 6 y Tabla III se muestra las densidades totales por categoría de tamaños de los individuos inmaduros para el periodo 2009–2019. La prueba de chi cuadrada ($\chi^2_5 = 1665.7$, $p < 0.05$) indicó que existen diferencias significativas entre el número de individuos pertenecientes a las diferentes etapas de desarrollo clasificadas. Estas diferencias se representan en la Figura 6 en donde se observa que hay una mayor densidad de individuos con alturas de 11 a 70 cm (J1) para el periodo 2009–2019.

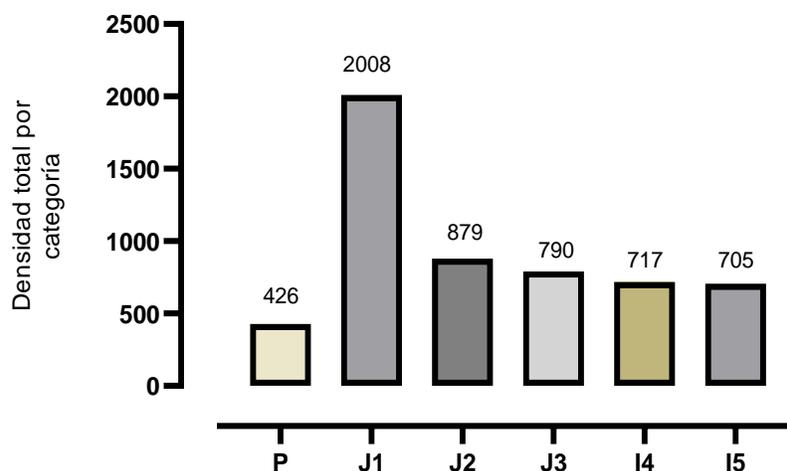


Figura 6. Densidad total por categoría de tamaño para los individuos inmaduros para el periodo 2009–2019 (P = Plántula, J1 = Juvenil1, J2 = Juvenil 2, J3= Juvenil3, I4 = Inmaduro 4, I5 = Inmaduro 5)

En la Tabla III y anexo A, se muestra un resumen de densidades por categorías de tamaño para cada año. La prueba de chi cuadrada indicó que existen diferencias significativas entre el número de individuos de la categoría plántula (P) ($X_9^2 = 23.155$, $p < 0.05$), lo cual se debe a las diferencias de densidades entre el año 2009-2010 (25 ind) y 2016-2017 (60 ind). De igual forma, la categoría inmadura 5 (I5) registró diferencias significativas ($X_9^2 = 42.418$, $p < 0.05$) entre las densidades del 2009-2010 (50 ind) y 2018-2017 (99 ind).

Tabla III. Densidad anual por categoría de tamaño para el periodo 2009–2019

	2009 2010	2010 2011	2011 2012	2012 2013	2013 2014	2014 2015	2015 2016	2016 2017	2017 2018	2018 2019
Plántula (P)	25	36	37	43	42	41	54	60	53	35
Juvenil 1 (J1)	205	217	217	205	196	193	197	193	195	190
Juvenil 2 (J2)	86	90	89	91	87	90	87	83	86	90
Juvenil 3 (J3)	83	79	81	80	81	77	74	81	78	76
Inmaduro 4 (I4)	77	81	77	74	70	72	72	64	65	65
Inmaduro 5 (I5)	50	55	54	56	63	68	76	89	95	99

En la Figura 7 se observa las alturas de los individuos por categoría de tamaño para el periodo 2009–2019. Se observa que hay una mayor dispersión de alturas en la categoría I5 (Inmaduros 5). De igual manera, esta categoría (I5) se registra un valor extremo (“outlier”) de altura para un individuo: 330 cm (2010), 339 cm (2011), 350 cm (2012), 351 cm (2013), 359 cm (2014) y 365 cm (2015). A partir del año 2016, se registró más de 1 individuo con altura mayores a 365 cm, por lo que ya no se observa este valor extremo.

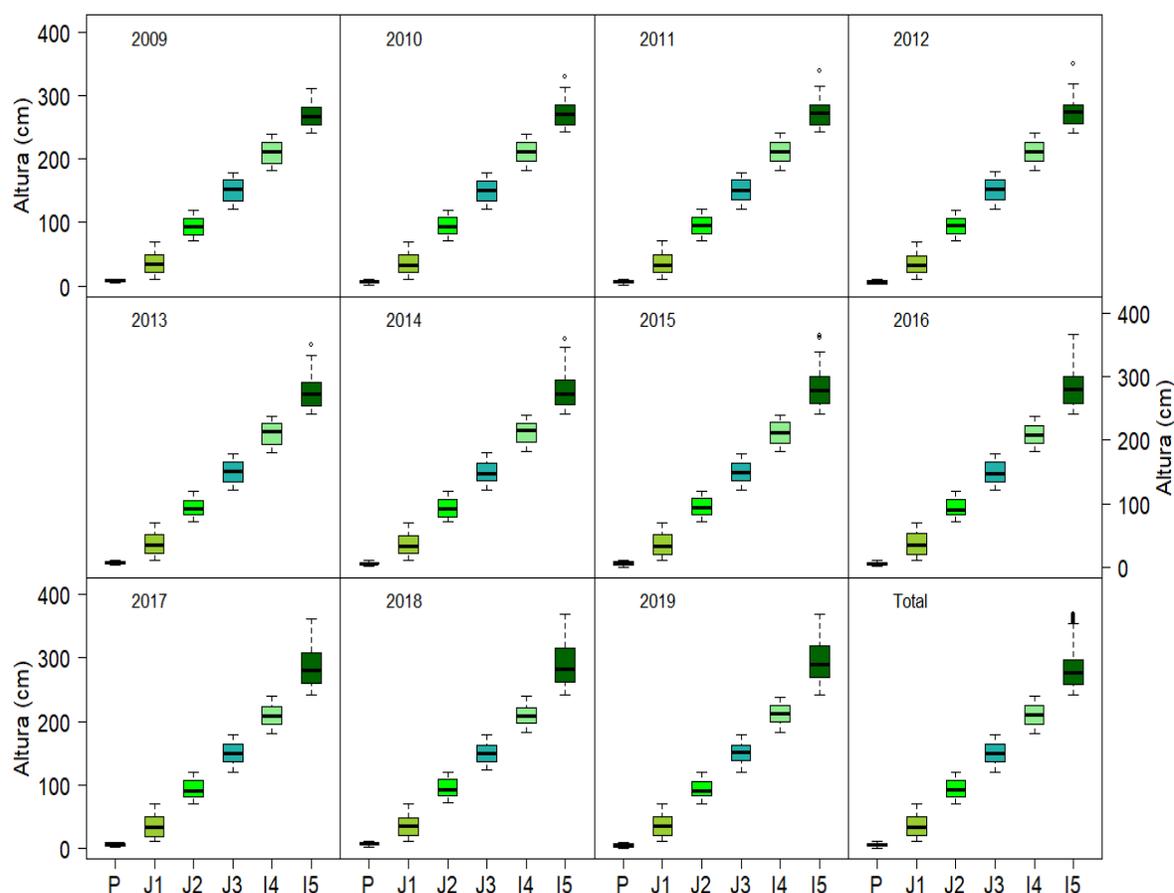


Figura 7. Distribución de alturas anuales por categoría de tamaños para el periodo 2009 – 2019. (P = Plántula, J1 = Juvenil1, J2 = Juvenil 2, J3= Juvenil3, I4 = Inmaduro 4, I5 = Inmaduro 5)

La Figura 8 muestra el resumen de alturas por año, en donde se observa con mayor detalle que el 50% de los datos de altura se encuentran entre un rango de 30 cm y 190 cm. Las medianas se muestran alineadas a lado inferior de las cajas de bigotes, lo que indica que hay un mayor número de individuos que se distribuyen en un rango de 70 cm a 90 cm. Los rangos de alturas con mayor tamaño se encuentran en los individuos del 2017 al 2019. La prueba no-paramétrica de Kruskal-Wallis indicó que no hay diferencias significativas ($X_{10}^2 = 13.687$, $p > 0.05$) entre las alturas de los individuos de la población inmadura, lo que indicaría que hay distribución similar de alturas para un periodo de 10 años.

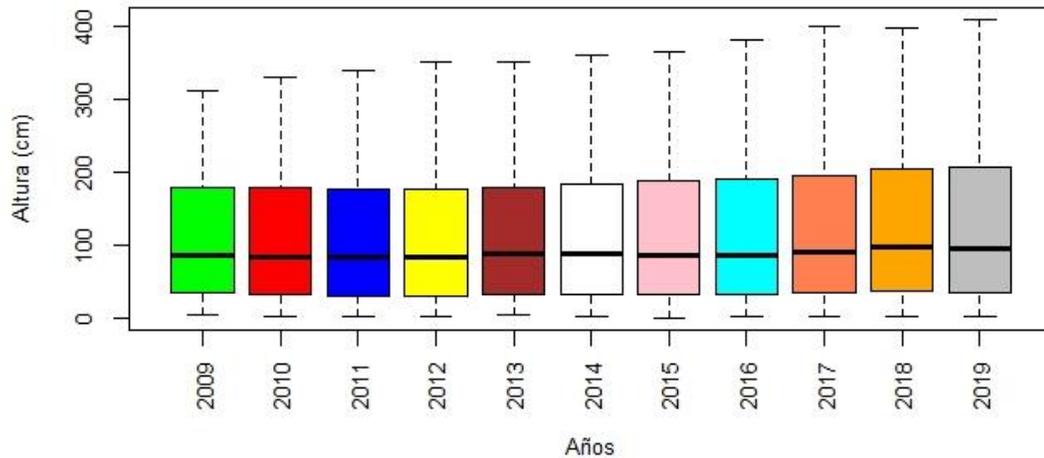


Figura 8. Diagrama de caja de bigotes de alturas anuales para los individuos inmaduros registrados para 10 años consecutivos

7.1.1.2 Tasa de crecimiento

En la Figura 9 se muestra que el 50% de los valores de la tasa de crecimiento de los cardones inmaduros se encuentran en un rango de 0.985 a 1. Además, se observa que las medianas están alineadas a lado superior de las cajas de bigotes, indicando que la tasa de crecimiento de los individuos inmaduros tiende a una estabilidad. La caja de bigotes registró un valor mínimo de crecimiento de $\lambda = 0.9780289$ para el periodo 2011–2012, y además se encontró un valor atípico menor de $\lambda = 0.9642857$ para el periodo 2012–2013.

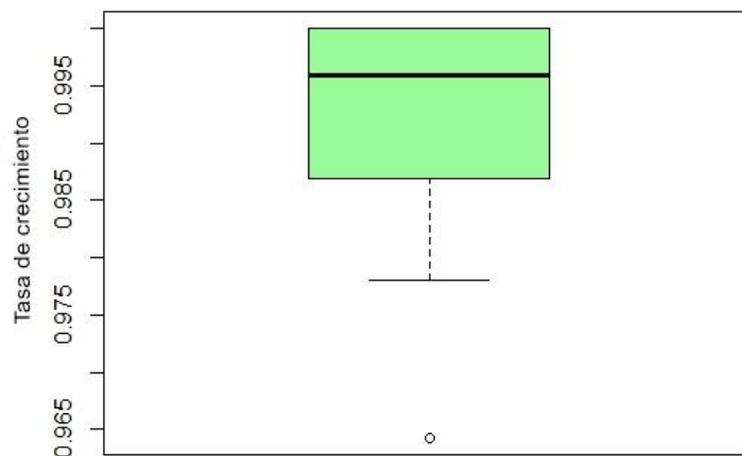


Figura 9. Diagrama de caja de bigotes indicando los valores de la tasa de crecimiento registrados para la población inmadura.

En la Tabla IV se observan los valores de lambda (λ) anuales para los individuos inmaduros registrados durante el periodo 2009–2019, los cuales oscilan desde 0.964 a 1.000 ($\bar{X} = 0.991 \pm 0.0118$; $\alpha=0.05$). En las matrices todas las categorías, excepto la categoría cuatro (Juvenil 3) del periodo 2010–2011, presentaron transiciones a la siguiente categoría. En las matrices los valores más altos indican la permanencia de un elevado número de individuos en la categoría, por ejemplo, se observa que para el periodo 2010–2011, la categoría Juvenil 3 (J3), no hay individuos que pasen a una categoría superior (J4).

Tabla IV. Matrices de transiciones de los individuos inmaduros de *Pachycereus pringlei* para el periodo 2009–2019. (P = Plántula, J1 = Juvenil1, J2 = Juvenil 2, J3= Juvenil3, I4 = Inmaduro 4, I5 = Inmaduro 5)

2009–2010							$\lambda = 0.995$
	P	J1	J2	J3	I4	I5	
P	0.68	0	0	0	0	0	
J1	0.24	0.9560976	0	0	0	0	
J2	0	0.0341463	0.9186047	0	0	0	
J3	0	0	0.0581395	0.8795181	0	0	
I4	0	0	0	0.0963855	0.9090909	0.06	
I5	0	0	0	0	0.0779221	0.94	

2010–2011							$\lambda = 1.000$
	P	J1	J2	J3	I4	I5	
P	0.86111	0	0	0	0	0	
J1	0.05555	0.97695	0	0	0	0	
J2	0	0.00460	0.97777	0	0	0	
J3	0	0	0.01111	1	0	0	
I4	0	0	0	0	0.96296	0	
I5	0	0	0	0	0.037037	0.927273	

2011–2012							$\lambda = 0.978$
	P	J1	J2	J3	I4	I5	
P	0.78378	0	0	0	0	0	
J1	0.02703	0.92627	0	0	0	0	
J2	0	0.01843	0.95506	0.01235	0	0	
J3	0	0	0.01124	0.96296	0.03896	0	
I4	0	0	0	0.01235	0.89610	0.01852	
I5	0	0	0	0	0.05195	0.94444	

2012–2013							$\lambda = 0.964$
	P	J1	J2	J3	I4	I5	
P	0.72093	0.00487	0	0	0	0	
J1	0.116279	0.92195	0	0	0	0	
J2	0	0.04878	0.8351648	0	0	0	
J3	0	0	0.1318681	0.8625	0	0	
I4	0	0	0	0.1	0.837837	0	
I5	0	0	0	0	0.1216216	0.96428	

2013–2014			$\lambda = 1.000$			
	P	J1	J2	J3	I4	I5
P	0.73809	0	0	0	0	0
J1	0.23809	0.92346	0	0	0	0
J2	0	0.05102	0.9310345	0	0	0
J3	0	0	0.0689655	0.876543	0	0
I4	0	0	0	0.086419	0.9285714	0
I5	0	0	0	0	0.0714286	1

2015–2016			$\lambda = 0.987$			
	P	J1	J2	J3	I4	I5
P	0.74074	0	0	0	0	0
J1	0.18518	0.93908	0	0	0	0
J2	0	0.03045	0.8390805	0	0	0
J3	0	0	0.1609195	0.91892	0	0
I4	0	0	0	0.08108	0.8055	0
I5	0	0	0	0	0.1944	0.9868

2018–2019			$\lambda = 1.000$			
	P	J1	J2	J3	I4	I5
P	0.685714	0	0	0	0	0
J1	0.314286	0.963158	0	0	0	0
J2	0	0.036842	0.855556	0	0	0
J3	0	0	0.144444	0.894737	0	0
I4	0	0	0	0.105263	0.861539	0.02020
I5	0	0	0	0	0.138462	0.97979

2014–2015			$\lambda = 0.997$			
	P	J1	J2	J3	I4	I5
P	0.82926	0	0	0	0	0
J1	0.14634	0.979275	0	0	0	0
J2	0	0.015544	0.9333	0	0	0
J3	0	0	0.0666	0.883116	0	0
I4	0	0	0	0.116883	0.83333	0.044117
I5	0	0	0	0	0.15277	0.955882

2016–2017			$\lambda = 0.999$			
	P	J1	J2	J3	I4	I5
P	0.7	0	0	0	0	0
J1	0.2333	0.9378238	0	0	0	0
J2	0	0.0414508	0.927711	0.0123457	0	0
J3	0	0	0.060241	0.9012346	0	0
I4	0	0	0	0.0864198	0.875	0.022472
I5	0	0	0	0	0.125	0.977528

2017–2018			$\lambda = 0.991$			
	P	J1	J2	J3	I4	I5
P	0.67925	0	0	0	0	0
J1	0.15094	0.93333	0	0	0	0
J2	0	0.04615	0.930232	0.0128205	0	0
J3	0	0	0.0581395	0.9230769	0	0
I4	0	0	0	0.0641026	0.907692	0.01053
I5	0	0	0	0	0.092307	0.97895

7.1.1.3 Mortalidad y Reclutamiento

En la Figura 10 se muestra el porcentaje de mortalidad para los individuos inmaduros de acuerdo a su categoría de tamaño. Las clases 1 y 2 (Tabla I) muestran los valores más altos de mortalidad. La clase 2 de la población inmadura registra el porcentaje más alto de mortalidad (2.2%) en 2011–2012, que representan a 12 individuos muertos, seguidas de la clase 1 con 1.6% (9 ind) y 1.3% (7 ind) para los periodos 2017–2018 y 2012–2013, respectivamente. Así mismo, se visualiza que los periodos 2011–2012 y 2012–2013 fueron los años que presentaron más individuos muertos, de 26 ind (4.7%) y 23 ind (4.2%), respectivamente. Así mismo, se visualiza que los periodos 2011–2012 y 2012–2013 fueron los años que registraron más individuos muertos, 26 ind (4.7%) y 23 ind (4.2%), respectivamente.

La Figura 11 muestra el porcentaje de reclutamiento para los individuos inmaduros de acuerdo a su categoría de tamaño. No se registraron datos de reclutamiento para el 2009–2010, debido a que fue el año en donde se iniciaron los censos. Las clases más pequeñas son obviamente las que tienen mayores índices. Así, la clase 1 de los periodos 2010–2011, 2016–2017 y 2015–2016 registraron los porcentajes más altos con 3.4% (19 ind), 3.5% (20 ind) y 3.7% (20 ind), respectivamente. Los años con altos porcentajes de reclutamiento fueron:

- 2010–2011: 41 individuos nuevos (7.3%),
- 2012–2013: 20 individuos nuevos (3.6%),
- 2015–2016: 22 Individuos nuevos (3.9%),
- 2016–2017: 21 individuos nuevos (3.7%).

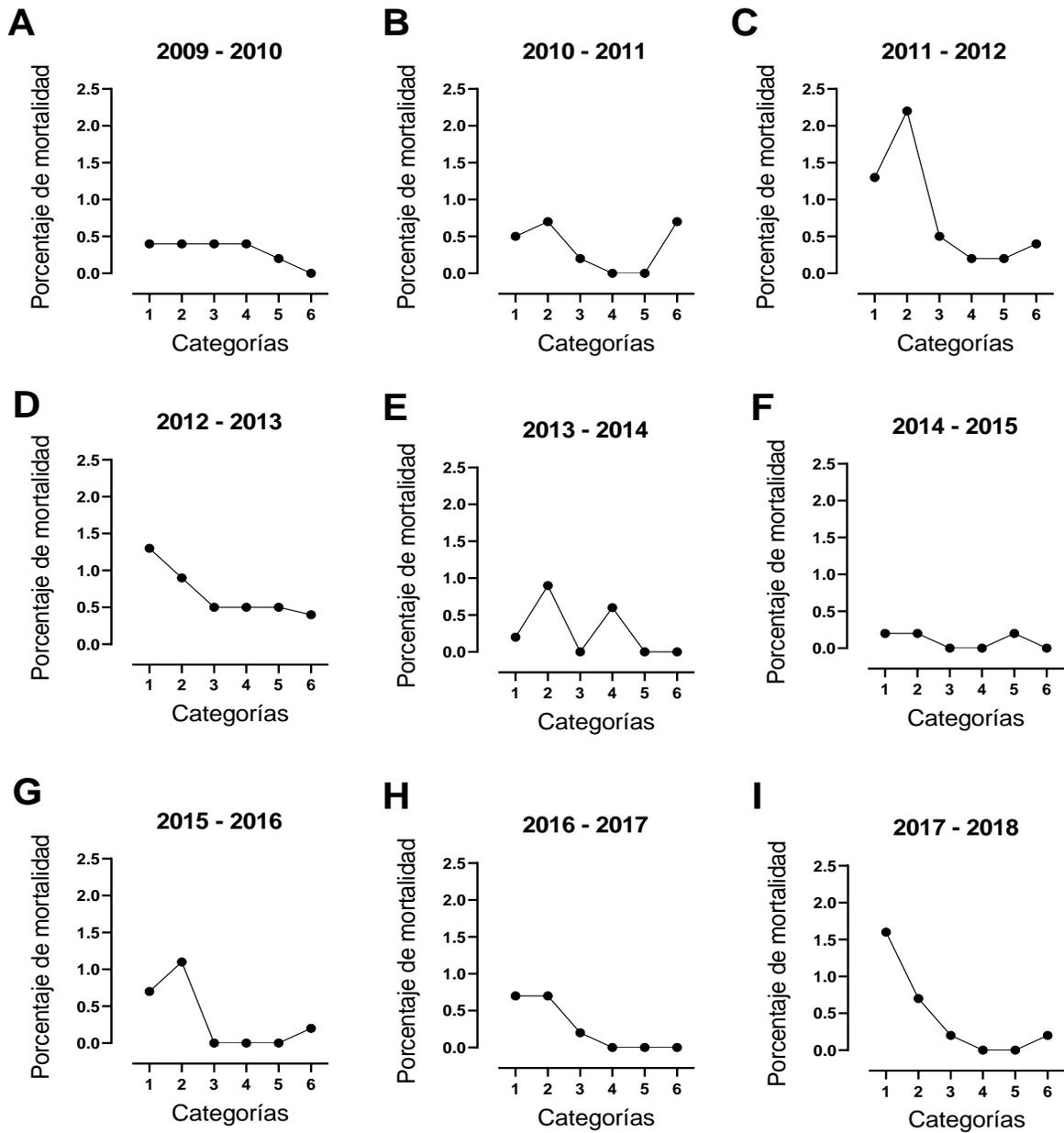


Figura 10. Porcentaje de mortalidad de los individuos inmaduros de *Pachycereus pringlei* de acuerdo a su categoría de tamaño.

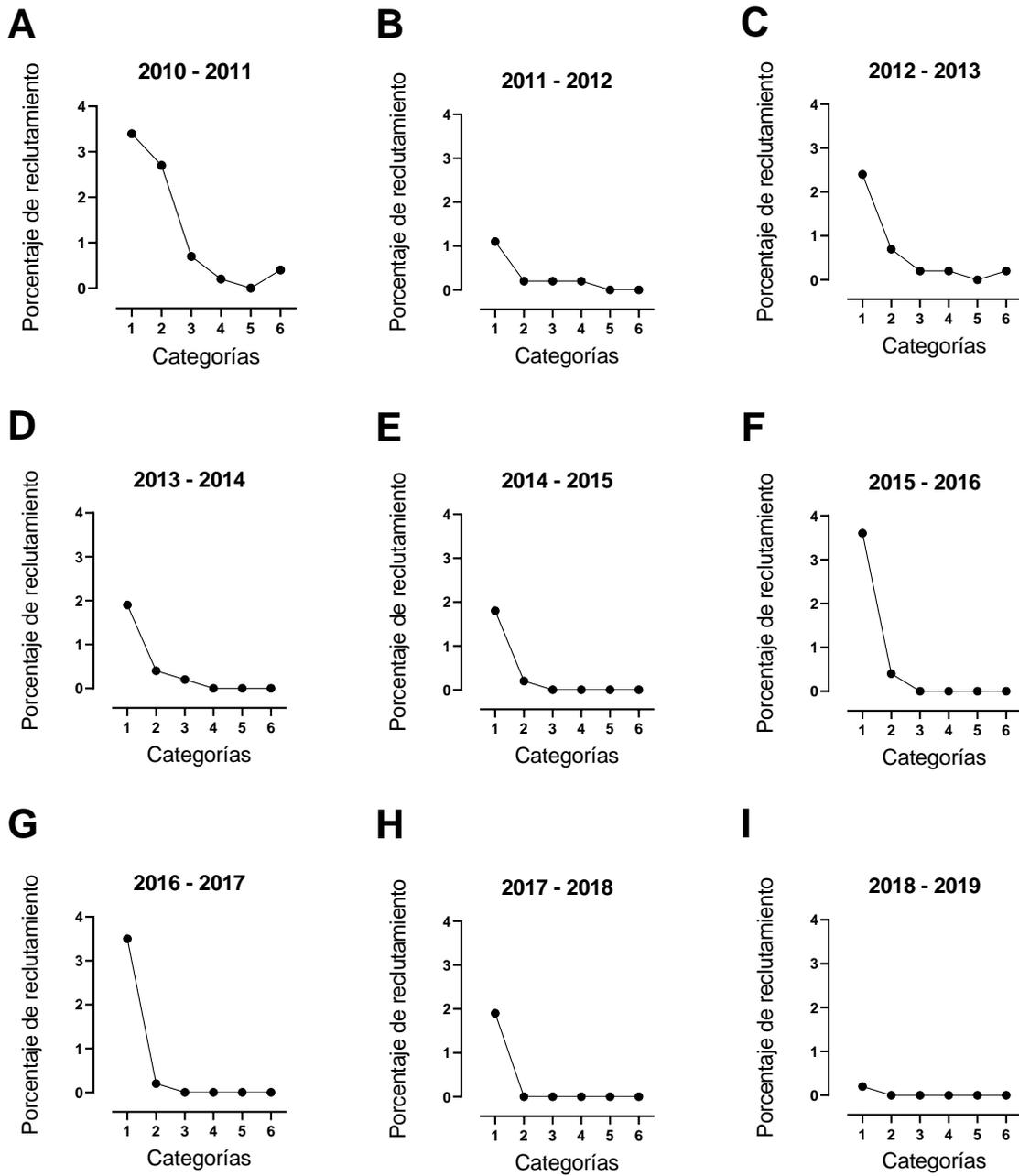


Figura 11. Porcentaje de reclutamiento de los individuos inmaduros de *Pachycereus pringlei* de acuerdo a su categoría de tamaño.

7.1.1.4 Alometría diámetro vs. altura

En la Figura 12 se observa el análisis de correlación entre el diámetro y la altura de los individuos inmaduros para un periodo de 10 años. El coeficiente de correlación de Pearson muestra una correlación alta donde $r = 0.9745$, estadísticamente significativo ($p < 0.001$). La línea de tendencia ($r^2 = 0.92$) indica que el diámetro está en función a la altura de la planta.

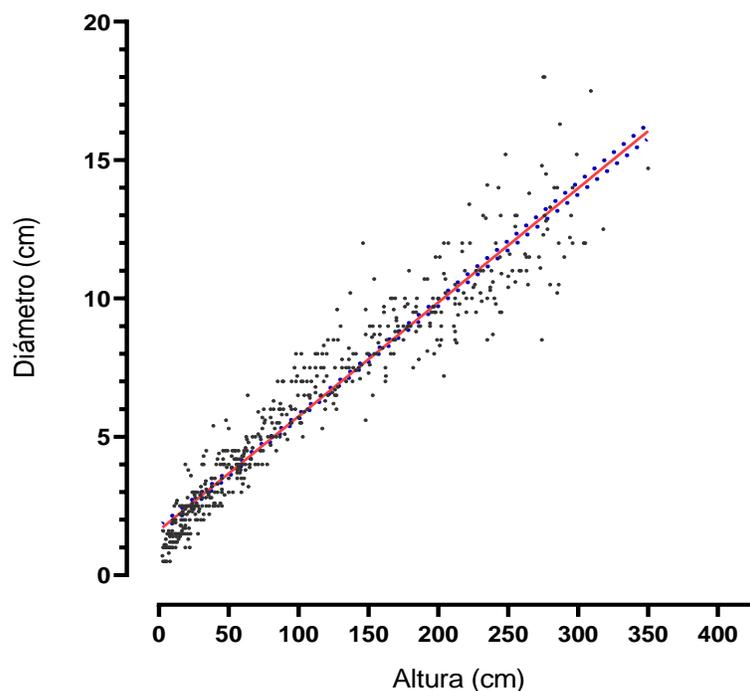


Figura 12. Correlación alométrica entre la altura y diámetro de los individuos inmaduros para el periodo 2009–2019. La altura incrementa linealmente con el diámetro ($y = 1.617 + 0.0412 \cdot x$, $r^2 = 0.92$, $p < 0.001$). La línea continua roja es la relación predicha por el modelo de diámetro-altura. La línea puntuada azul muestra el intervalo de confianza al 95%.

7.1.1.5 Variables climáticas

No fue posible observar una asociación positiva de la temperatura promedio anual ($r = 0.02$, $p < 0.716$) y la precipitación total anual ($r = 0.07$, $p < 0.869$) con la tasa de crecimiento de los individuos inmaduros (Fig.13).

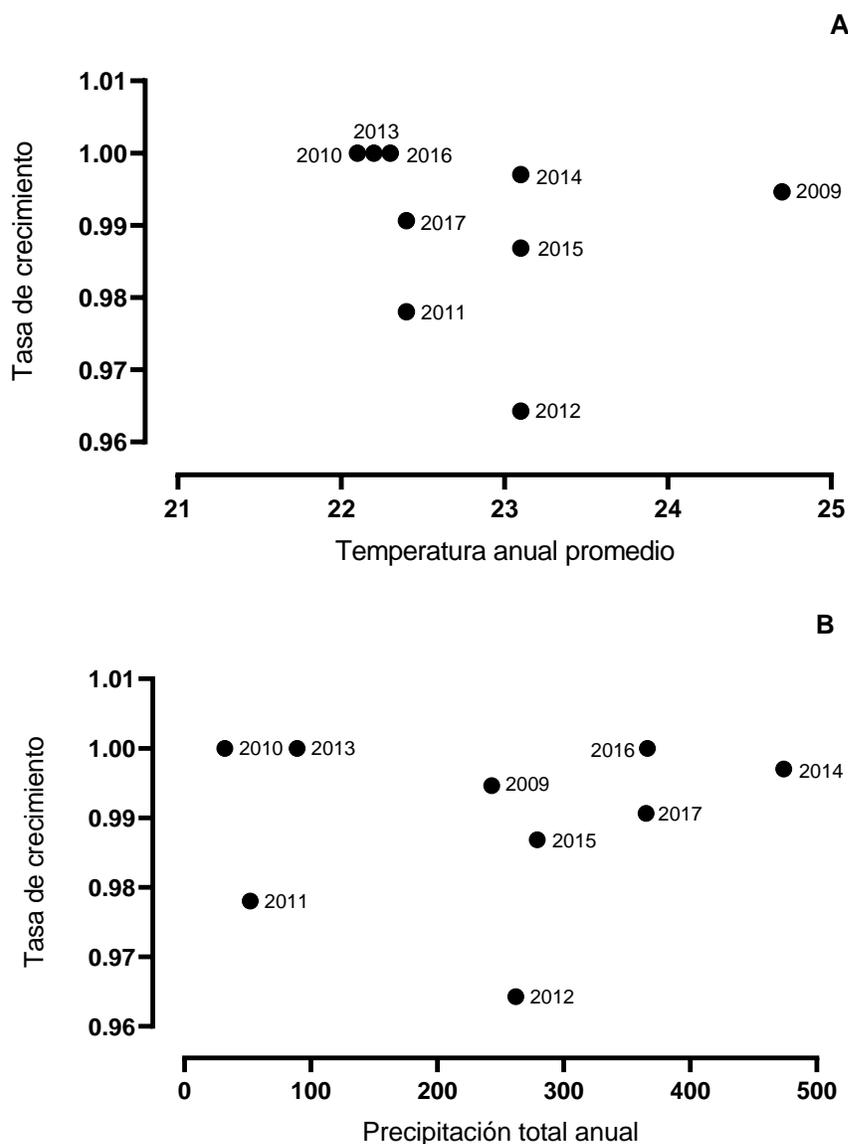


Figura 13. (A) Correlación entre la temperatura media anual y la tasa de crecimiento de los individuos inmaduros para el periodo 2009–2019, (B) Correlación entre la precipitación total anual y la tasa de crecimiento de los individuos inmaduros para el periodo 2009–2019

7.1.2 Individuos maduros

7.1.2.1 Categorización y Densidad

En la Tabla V se muestra la clasificación de la población con base a su altura y la clasificación de Silva (1996), se consideró 5 categorías de tamaños para los individuos maduros para el periodo 2018–2019.

Tabla V. Categorías de tamaño de individuos maduros registrados en el área de estudio.

Clase	Estadio	Altura (cm)	Diámetro basal (cm)
7	Maduro (M1)	140 – 300	10 – 24
8	Maduro (M2)	301 – 400	12 – 25
9	Maduro (M3)	401 – 500	12 – 35
10	Maduro (M4)	501 – 600	17 – 47
11	Maduro (M5)	601 – 920	18 – 70

La densidad de los cardones maduros por hectárea fue de 169 ind/ha (95% CI \pm 114.407). Para el área de estudio, promediando las 3 parcelas de muestreo, muestran que la densidad poblacional, considerando cardones maduros e inmaduros, para el último año de registro fue de 354 ind/ha (95% CI \pm 158.209).

En la Figura 14 se observa la densidad de cardones maduros por categoría de tamaños. La prueba de chi cuadrada ($X_4^2 = 29.387$, $p < 0.05$) indicó que existen diferencias significativas entre el número de individuos pertenecientes a las diferentes etapas de desarrollo clasificadas para los cardones maduros.

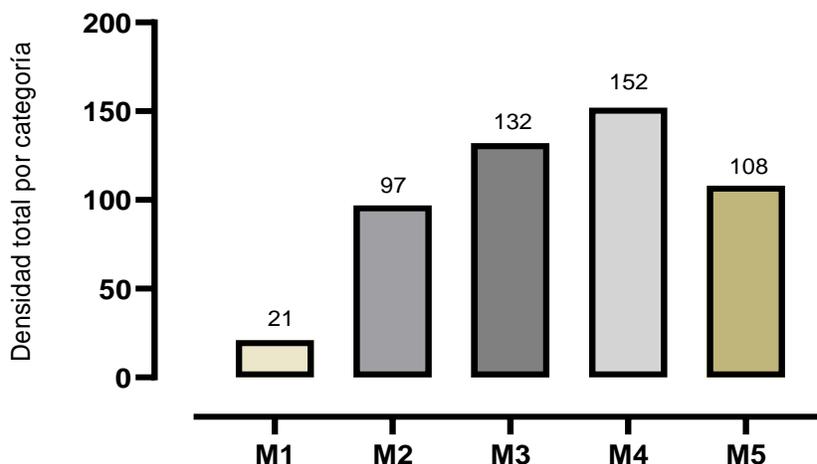


Figura 14. Densidad total por categoría de tamaño para los individuos maduros para el periodo 2018–2019 (M1 = Maduro 1, M2 = Maduro 2, M3= Maduro 3, M4 = Maduro 4, M5 = Maduro 5)

Dentro de los individuos maduros evaluados para el periodo 2018–2019, se encontraron 82 cardones no ramificados y 386 ramificados (Fig. 15A). De los individuos ramificados, se determinó que el 56% (255 ind) presentan de 1 a 5 ramificaciones y solo un 0.4% (representado por 2 individuos) presentan entre 55 y 64 ramificaciones respectivamente (Fig. 15B).

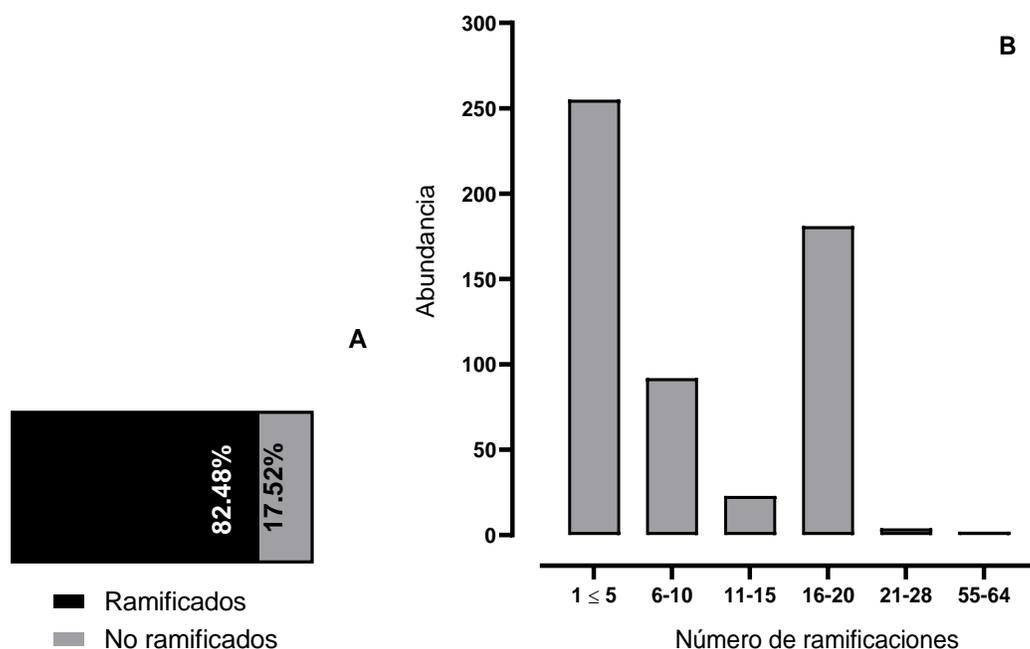


Figura 15. (A) Porcentaje de individuos no ramificados y ramificados para la población madura en el periodo 2018-2019. (B) Número de ramificaciones para los individuos maduros del periodo 2018-2019.

La Figura 16A se observa que la fijación de los frutos no tiene relación del número de brazos. El coeficiente de correlación de Pearson muestra una correlación baja donde $r = 0.2742$, estadísticamente no es significativo ($p > 0.05$). De igual manera,

se puede observar que no existe una correlación significativa ($r = 0.023$) entre el número de semillas con el número de brazos (Fig. 16B).

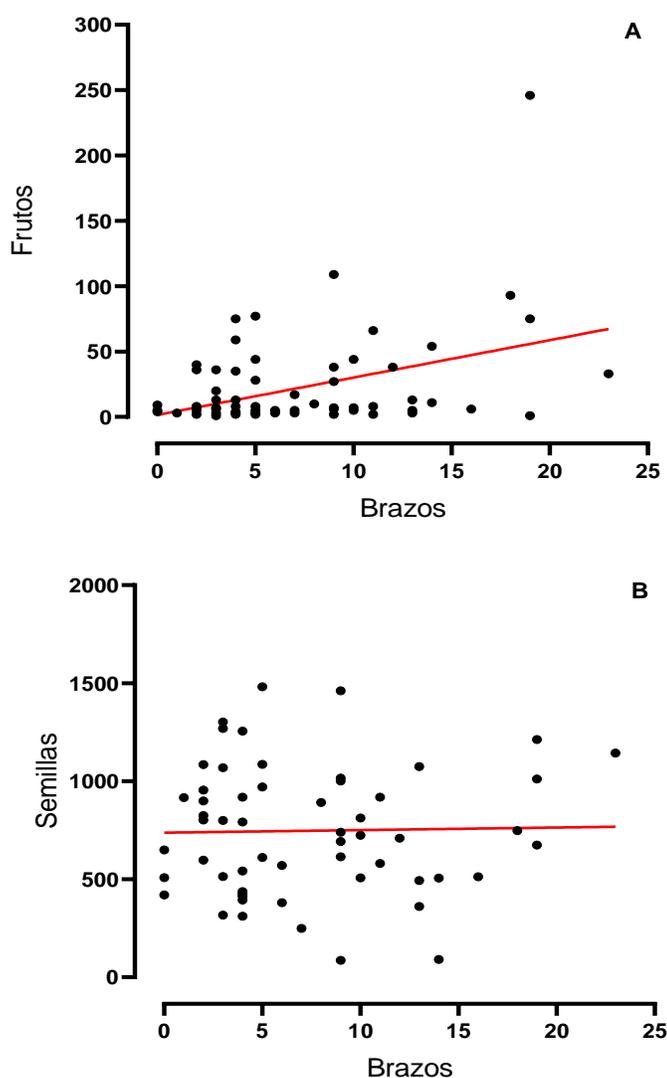


Figura 16. (A) Correlación alométrica entre el número de brazos y el número de frutos registrados para la población de individuos maduros del periodo 2018–2019. La línea continua roja ($r^2 = 0.166$) muestra que no hay relación predicha entre ambas variables. (B) Correlación alométrica entre el número de brazos y el número de semillas registrados para la población de individuos maduros del periodo 2018–2019. La línea continua roja ($r^2 = 0.001$) muestra que no hay relación predicha entre ambas variables

7.1.2.2 Tasa finita de crecimiento

En la Tabla VI, se muestra la tasa de crecimiento a nivel poblacional (λ), en donde se incluyeron los individuos inmaduros y maduros, del último periodo 2018–2019. El valor de transición de la categoría de semillas (S) a plántula (P) se estimó dividiendo la cantidad de plántulas encontradas para ese periodo entre total de semillas contabilizadas por la tasa de germinación. Se registró permanencias en todos los estadios, regresiones en 3 categorías (I5, M3 y M5) y en la categoría J3 se evidenció que un individuo cambió a dos estadios superiores. Las entradas de la matriz que registraron datos de fecundidad tienen los valores más altos. Se registra un valor de lambda de 1 (95% CI \pm 0.016) para la población total para el año 2018–2019.

Tabla VI. Matrices de transiciones de la población total de *Pachycereus pringlei* para el periodo 2018–2019. (S = Semilla, P = Plántula, J1 = Juvenil 1, J2 = Juvenil 2, J3= Juvenil 3, I4 = Inmaduro 4, I5 = Inmaduro 5, M1 = Maduro1, M2 = Maduro 2, M3 = Maduro 3, M4 = Maduro 4, M5 =Maduro 5)

	2018 – 2019							$\lambda = 1 \pm 0.016$				
	S	P	J1	J2	J3	I4	I5	M1	M2	M3	M4	M5
S	0.000 5	0	0	0	0	0	0	0	76.06	284.06	1817.87	4088.0 7
P	9E–04	0.686	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
J1	0	0.314	0.963	0	0	0	0	0	0	0	0	0
J2	0	0	0.037	0.856	0	0	0	0	0	0	0	0
J3	0	0	0	0.144	0.882	0	0	0	0	0	0	0
I4	0	0	0	0	0.105	0.862	0.02	0	0	0	0	0
I5	0	0	0	0	0	0.138	0.98	0	0	0	0	0
M1	0	0	0	0	0.013	0	0	0.429	0	0	0	0
M2	0	0	0	0	0	0	0	0.333	0.784	0.008	0	0
M3	0	0	0	0	0	0	0	0	0.124	0.833	0	0
M4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.083	0.8684	0.0092 6
M5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0657	0.9074 1

A partir de la matriz de transición (Tabla VI) se construyó el diagrama del ciclo de vida de *Pachycereus pringlei* (Fig. 17). Los círculos indican las categorías de tamaño, las flechas indican las regresiones, permanencia y transiciones a otras categorías. La contribución de la fecundidad de las categorías de los individuos maduros (M2, M3, M4 y M5) se muestra con flechas que van hacia la categoría de semillas (S).

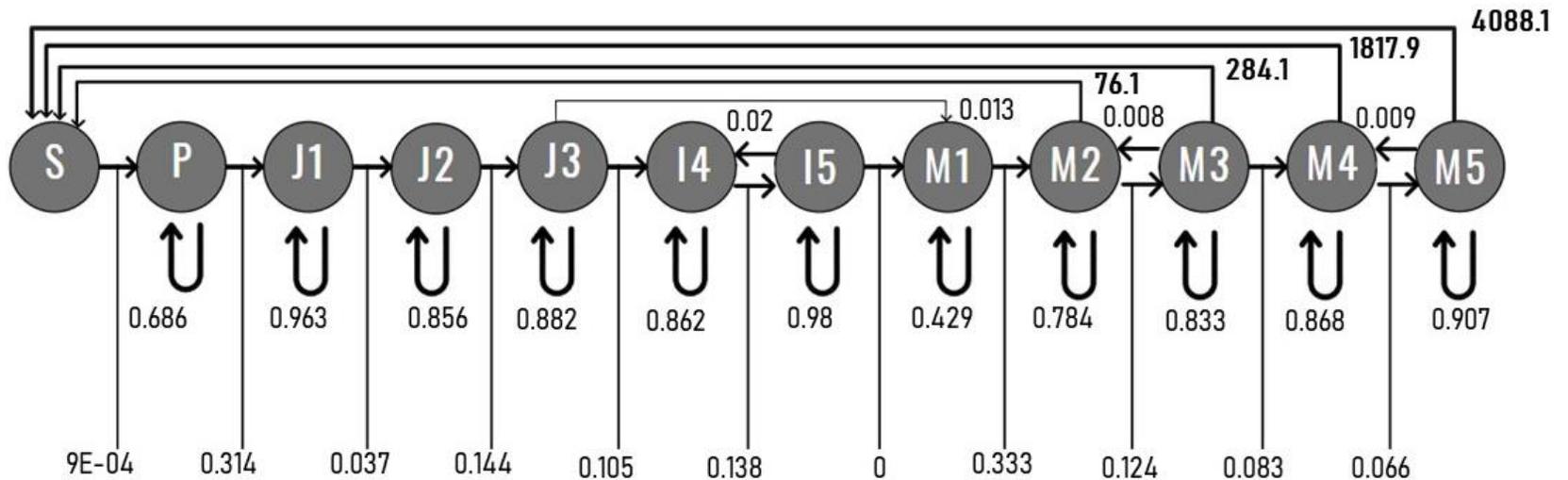


Figura 17. Diagrama del Ciclo de vida de *Pachycereus pringlei* para el periodo 2018–2019. (S= Semilla, P = Plántula, J1 = Juvenil1, J2 = Juvenil 2, J3= Juvenil3, I4 = Inmaduro 4, I5 = Inmaduro 5, M1 = Maduro1, M2 = Maduro2, M3 = Maduro3, M4 = Maduro4, M5 =Maduro5)

7.1.2.3 Fecundidad y germinación

Los individuos reproductivos en el ciclo 2018–2019 produjeron entre 1 a 246 frutos por individuo ($\bar{X} = 20.8 \pm 35.616$; $\alpha=0.05$), la cantidad de semillas por fruto fluctuó de 86 a 1482 ($\bar{X} = 587,66 \pm 419.965$; $\alpha=0.05$). Los últimos estadíos (M4 y M5) presentaron un mayor número de individuos reproductivos (Tabla VII). Se determinó que los valores de fecundidad se incrementan con la altura de los individuos.

Tabla VII. Fecundidad de los individuos *Pachycereus pringlei* para el periodo 2018–2019

Característica	M1	M2	M3	M4	M5
Número de individuos	21	97	132	152	108
Individuos reproductivos	0	2	3	30	32
Frutos colectados/cat.	0	3	7	32	33
Frutos contabilizados/cat.	0	14	142	497	907
Promedio de semillas por fruto	0	635.00	318.14	669.84	586.48
Número de semillas por categoría	0	1905	2227	21435	19354
Probabilidad de germinación			0.83		
Fecundidad	0	76.07	284.06	1817.88	4088.07

En la Figura 18 se muestra el promedio de semillas por frutos, para las clases M2 (635 ± 628.12), M3 (318.14 ± 455.94), M4 (669.84 ± 383.23) y M5 (566.93 ± 403.56) (Tabla VII). Los intervalos de confianza al 95% no mostraron diferencias significativas entre las distintas categorías. El análisis de varianza (ANOVA) tampoco detectó diferencias significativas entre la producción de semillas por fruto en las 4 últimas categorías ($F_{3,56} = 1.060$; $p > 0.05$).

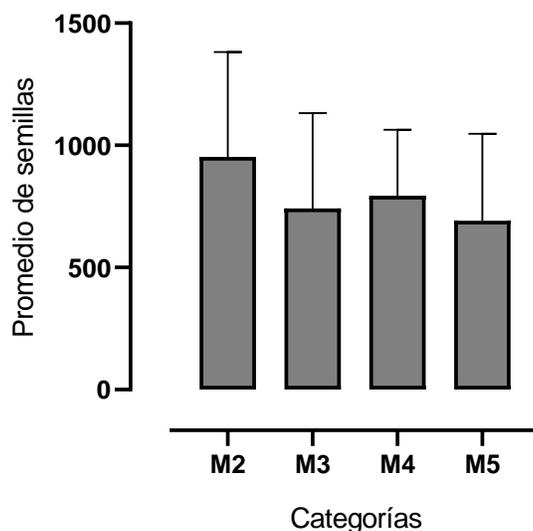


Figura 18. Promedio de semillas producidas por fruto en los individuos reproductivos de la población del periodo 2018–2019

En la Figura 19 se muestra los resultados de las pruebas de germinación en condiciones controladas. Se observó una tasa de germinación de 0.83 (95% CI \pm 0.37) con un total de 166/200 individuos germinados para las dos repeticiones elaboradas. Se puede observar que entre los días 10 y 15 presentan los picos más elevados de número de individuos germinados.

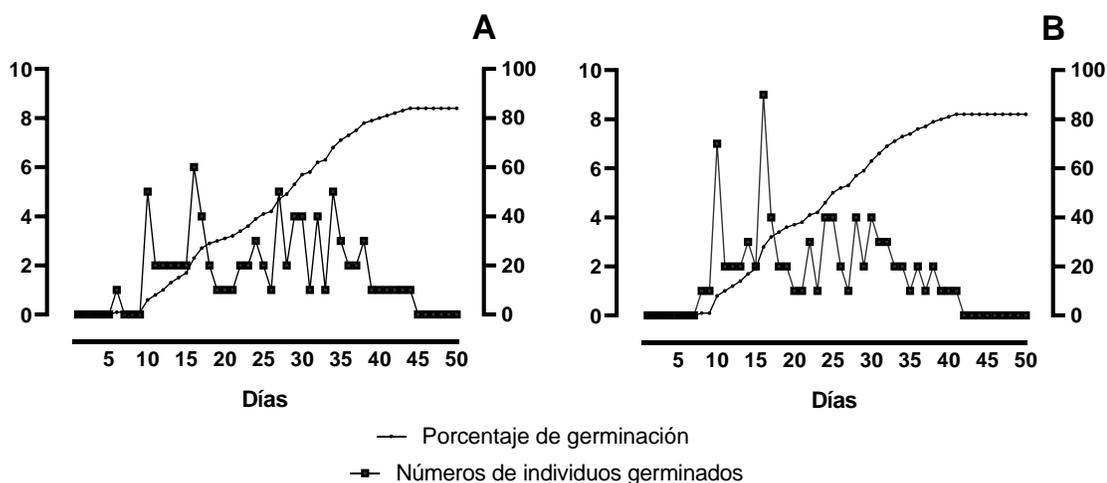


Figura 19. Número semillas germinadas y porcentaje de germinación. A: Repetición 1. B: Repetición 2

7.1.2.4 Expresiones sexuales

Para el periodo 2018–2019, de los 468 individuos maduros, solo 150 de ellos (32,05%) desarrollaron flores, y el restante, 318 individuos (68.1%), no desarrollaron estructuras florales, considerándoseles en descanso reproductivo (DR). En la Figura 20 se puede apreciar que hay una proporción equitativa de individuos femeninos (55 ind) y masculinos (52 ind), mientras que la proporción hermafrodita fue menor (8.1%). La prueba de chi-cuadrada indicó que existen diferencias significativas ($\chi^2 = 924.83$, $p < 0.05$), entre todas las expresiones sexuales para la población madura del periodo 2018–2019.

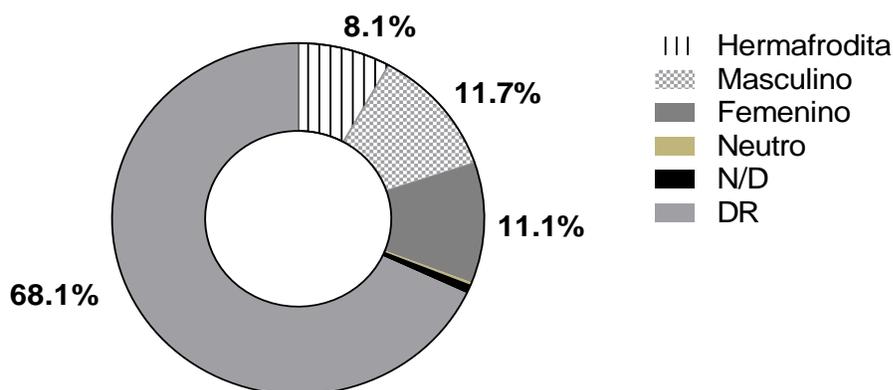


Figura 20. Frecuencia relativa de sexos en cardones que florecieron en el periodo 2018-2019. DR: Descanso reproductivo, N/D: No determinado.

7.1.2.5 Alometría diámetro vs. altura

En la Figura 21 se visualiza, para los individuos maduros del último periodo 2018–2019, una correlación positiva ($r = 0.7278$, $p < 0.0001$) entre el diámetro y la altura de los individuos maduros. La línea de tendencia ($r^2 = 0.53$) indica que el diámetro está en función a la altura de la planta.

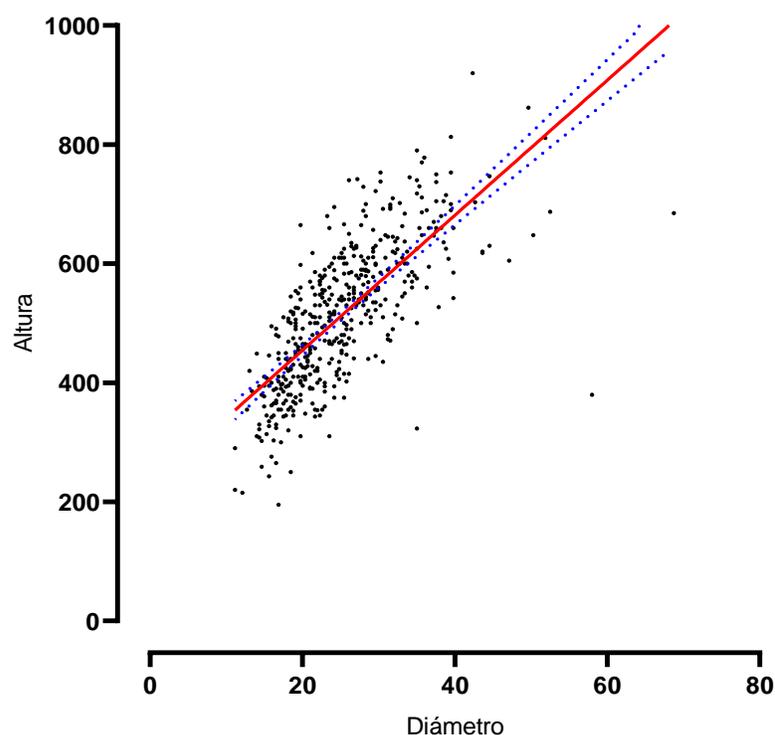


Figura 21. Correlación alométrica entre la altura y diámetro de los individuos de la población total del periodo 2018–2019. La altura incrementa linealmente con el diámetro ($y = 227.7 + 11.34 \cdot x$, $r^2 = 0.53$, $p < 0.001$). La línea continua roja es la relación predicha por el modelo de diámetro–altura. La línea puntuada azul muestra el intervalo de confianza al 95%.

7.2 Resultados a nivel de parcelas

7.2.1 Individuos inmaduros

7.2.1.1 Densidad

En la Tabla VIII, se registró la densidad promedio de individuos inmaduros para cada parcela del periodo 2009 a 2019. Se observa que la Parcela C (ver Fig. 4) fue la que registró un mayor número de individuos inmaduros. La prueba de chi cuadrada ($\chi^2 = 19.497$, $p < 0.05$) indicó que existen diferencias significativas de densidad de individuos entre parcelas.

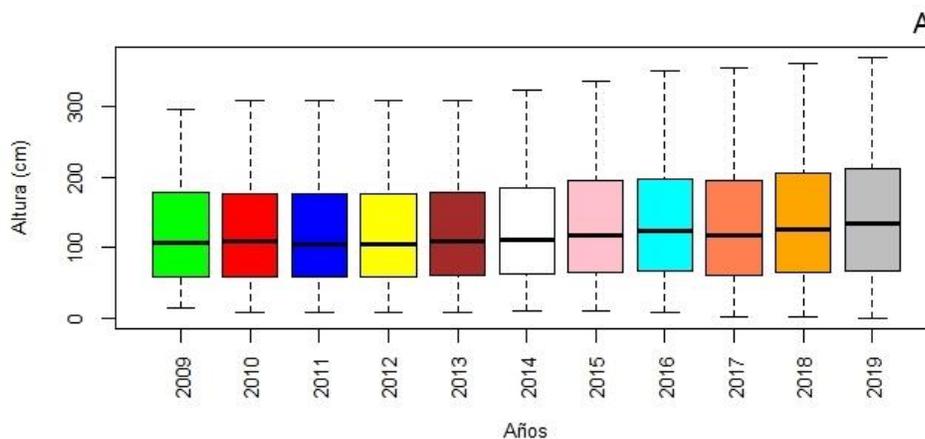
Tabla VIII. Densidad promedio de individuos inmaduros a nivel de parcelas

Parcela	Densidad
Parcela A	190 ind/ha (95% CI \pm 4.944)
Parcela B	139 ind/ha (95% CI \pm 4.351)
Parcela C	223 ind/ha (95% CI \pm 8.504)

La prueba no-paramétrica de Kruskal-Wallis indicó que no hay diferencias significativas entre las alturas de los individuos dentro de cada parcela: Parcela A ($X_{10}^2 = 12.157$, $p > 0.05$), parcela B ($X_{10}^2 = 9.9556$, $p > 0.05$) y parcela C ($X_{10}^2 = 2.815$, $p > 0.05$).

La Figura 22 muestra un resumen de alturas anuales para cada parcela. Se observa en la parcela A (Fig. 22A) que el 50% de los datos de altura se encuentran entre un rango de 70 cm y 170 cm. Además, se observa que las medianas están a la mitad de las cajas de bigotes, lo que implica que hay un mayor número de individuos que se distribuyen en un rango de 100 cm a 140 cm. En la parcela B, se observa que el 50% las alturas se encuentran entre un rango de 80 cm a 100 cm (Fig. 22B). Finalmente, en la parcela C se registra que el 50% de las alturas es más bajo, entre un rango de 50 cm a 70 cm (Fig. 22C).

Las alturas con mayor tamaño se encuentran en los individuos del 2018 y 2019 en la parcela A, B y C. Sin embargo, la parcela C también registró individuos con un mayor tamaño en el 2009 y 2010.



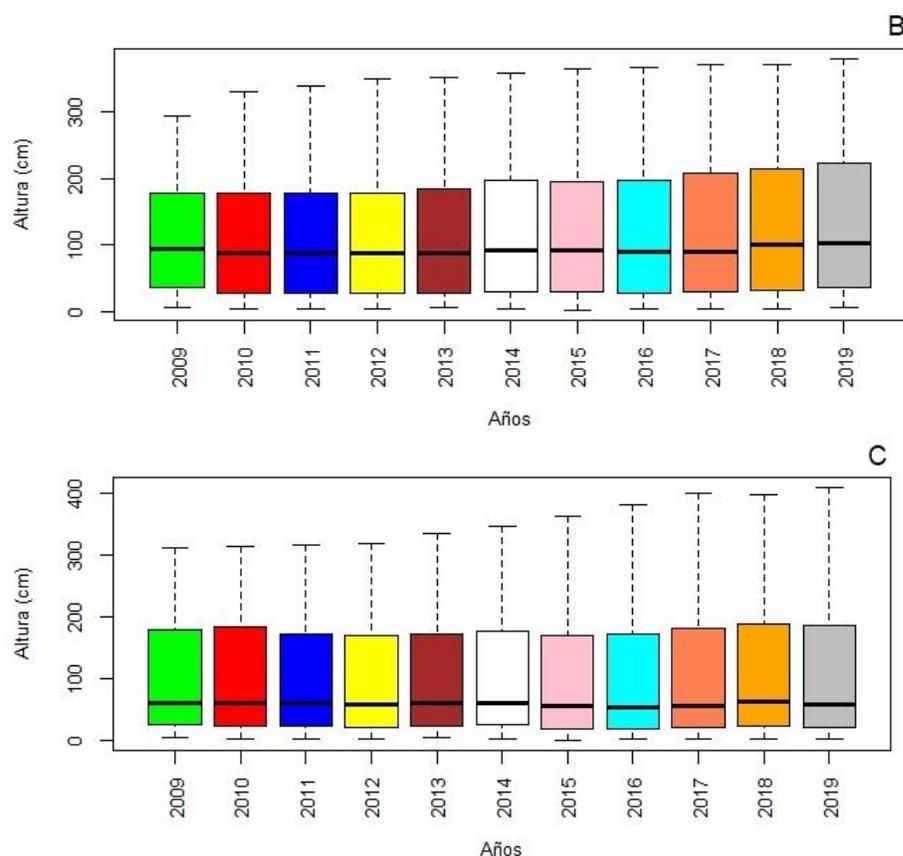


Figura 22. Diagrama de caja de bigotes de alturas anuales para los individuos inmaduros. (A) Parcela A, (B) Parcela B, (C) Parcela C

7.2.1.2 Tasa de crecimiento

En la Tabla IX, se muestra los valores anuales de lambda (λ) de los cardones inmaduros durante el periodo 2009–2019. La parcela A, presenta dos valores de lambda que indican decrecimiento de la población en los periodos 2011–2012 y 2017–2018. De igual forma, la parcela B, registró dos valores muy cercanos por debajo de 1 para el periodo 2011 a 2013, lo cual nos indicaría que para esos años crecimiento estuvo estancado por algún factor. La parcela C, fue la que presentó valores más dispersos de lambda, se registra tres valores bajos para los periodos 2011–2012, 2012–2013 y 2015–2016 que el decrecimiento de los individuos.

Tabla IX. Tasa anual de crecimiento (λ) por parcelas

Año	Parcela A	Parcela B	Parcela C
2009 – 2010	$\lambda = 1$	$\lambda = 1$	$\lambda = 0.984$
2010 – 2011	$\lambda = 1$	$\lambda = 1$	$\lambda = 1$
2011 – 2012	$\lambda = 0.972$	$\lambda = 0.999$	$\lambda = 0.966$
2012 – 2013	$\lambda = 1$	$\lambda = 0.992$	$\lambda = 0.958$
2013 – 2014	$\lambda = 1$	$\lambda = 1$	$\lambda = 1$
2014 – 2015	$\lambda = 1$	$\lambda = 1$	$\lambda = 0.995$
2015 – 2016	$\lambda = 1$	$\lambda = 1$	$\lambda = 0.966$
2016 – 2017	$\lambda = 1$	$\lambda = 1$	$\lambda = 1$
2017 – 2018	$\lambda = 0.979$	$\lambda = 1$	$\lambda = 1$
2018 – 2019	$\lambda = 1$	$\lambda = 1$	$\lambda = 1$

7.2.1.3 Mortalidad y Reclutamiento

En la Figura 23, se muestra el porcentaje anual de mortalidad de los individuos inmaduros para cada parcela. El periodo 2011 a 2013, muestran los valores más altos de mortalidad para las 3 parcelas (>3%). Sin embargo, considerando la densidad total de individuos, el porcentaje de mortalidad es bajo. De igual forma, se visualiza que en el 2017–2018, únicamente la parcela A presentó un mayor porcentaje (4.1%) de individuos muertos a comparación de la parcela B y C. Finalmente, el periodo 2014–2015, registró un porcentaje de mortalidad menor que al de otros años, incluso en la parcela A no se encontraron individuos muertos.

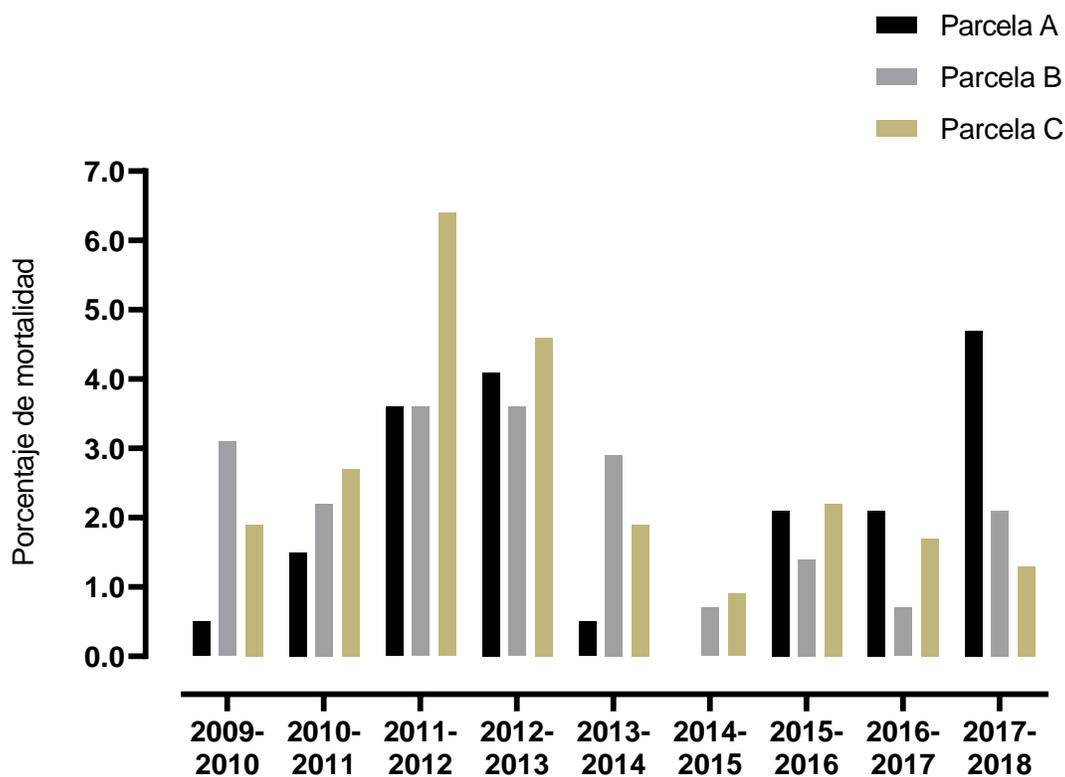


Figura 23. Porcentaje (%) de mortalidad anual a nivel de parcelas

La Figura 24 indica los porcentajes de reclutamiento dentro de las parcelas para los individuos inmaduros. No se registraron datos de reclutamiento para el 2009–2010, debido a que fue el año en donde se iniciaron los censos. Los años 2010–2011 muestra los valores más altos de reclutamiento de individuos registrados. Sin embargo, se puede observar que en los años posteriores el reclutamiento va decreciendo en la parcela A y B. No obstante, en la parcela C se observa que hay un aumento (>5%) de nuevos individuos en los periodos 2012–2013 y 2015 a 2017.

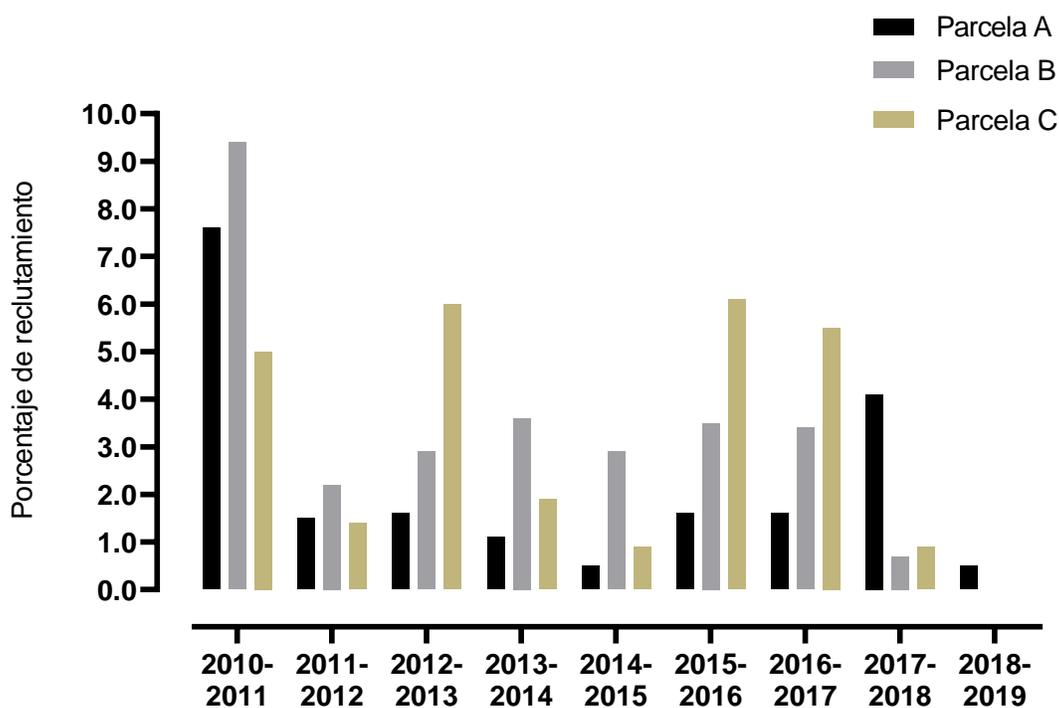


Figura 24. Porcentaje (%) de reclutamiento anual a nivel de parcelas

7.2.2 Individuos maduros

7.2.2.1 Densidad

En la Tabla X, se registró la densidad de individuos maduros para cada parcela de acuerdo al censo correspondiente a 2018–2019. En la Parcela C, al igual que los cardones inmaduros (Tabla VI), registró una mayor densidad que las parcelas A y B. La prueba de chi cuadrada ($X_2^2 = 157.3$, $p < 0.05$) indicó que existen diferencias significativas de densidad inter—parcelas.

Tabla X. Densidad de individuos maduros a nivel de parcelas

Parcela	Densidad
Parcela A	137 ind/ha
Parcela B	74 ind/ha
Parcela C	298 ind/ha

7.2.2.2 Ramificaciones

Se caracterizó a los individuos maduros de cada parcela por los números de brazos (Fig. 25). Se observó que, en cada parcela, más del 60% de los individuos presentan ramificaciones, 76/137 brazos en la Parcela A, 62/74 brazos en Parcela B y 247/298 brazos en la Parcela C.

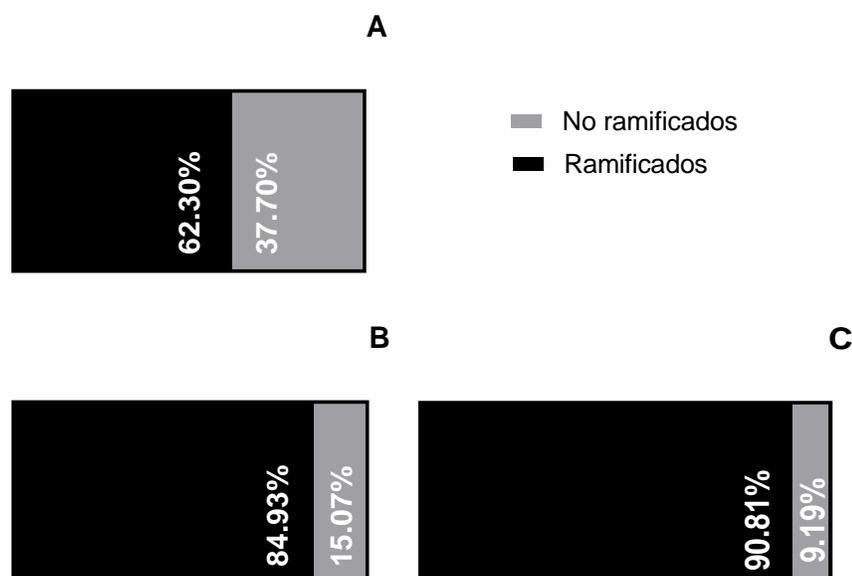


Figura 25. Ramificaciones de individuos maduros a nivel de parcelas. (A) Parcela A, (B) Parcela B, (C) Parcela C

De los individuos ramificados (Fig. 26), se determinó que hay un mayor porcentaje de individuos que presentan ramificaciones igual o menor a 5 brazos (47%, parcela A; 65%, parcela B y 54%, parcela C). Las parcelas B y C fue la que registraron un menor porcentaje de individuos no ramificados, 15% y 9% respectivamente. La parcela A no registró individuos con más de 13 brazos, y la parcela B, no tuvo individuos con más de 19 brazos. Además, en la parcela C se encontró dos cardones con más de 54 ramificaciones que representan el 1% para esa área de muestreo.

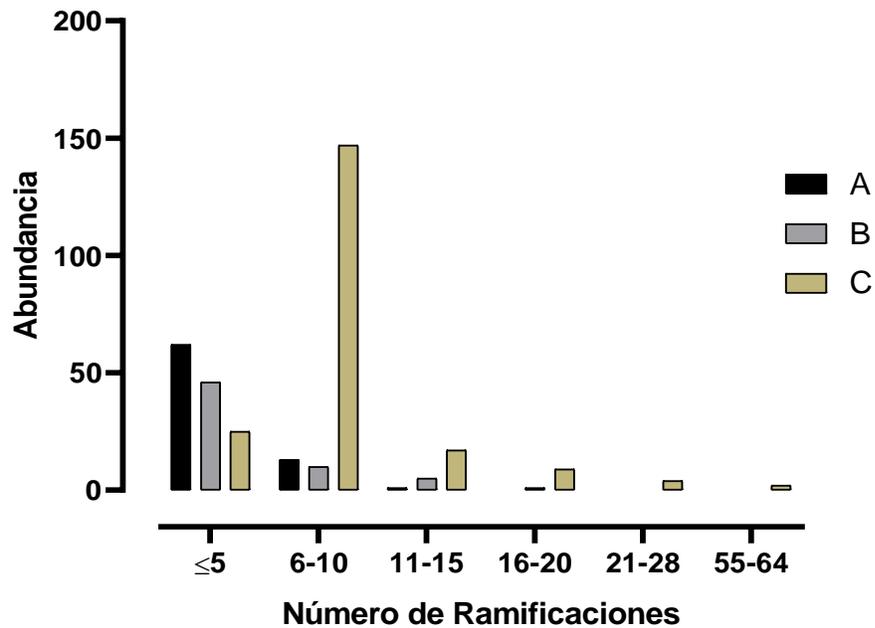


Figura 26. Número de ramificaciones por individuos

7.2.2.3 Expresiones sexuales (exclusivo para la población madura)

En la Figura 27A, se observa que de los 122 individuos maduros de la parcela A, solo 22 individuos (18%) desarrollaron flores. La proporción de individuos masculinos y femeninos fue equitativa (5%), se encontró más individuos hermafroditas (7%). Sin embargo, se registró 101 individuos (83%) que no desarrollaron estructuras florales, considerándoseles en descanso reproductivo (DR). La prueba de chi-cuadrada indicó que existen diferencias significativas ($\chi^2 = 382.12$, $p < 0.05$) en la proporción sexual de la parcela A. En la Figura 27B se puede visualizar que no todos los individuos que florecieron desarrollaron frutos, de los 9 individuos Hermafroditas solo 3 desarrollaron frutos, de los 6 individuos masculinos y femeninos, solo 2 individuo por cada género desarrollo fruto.

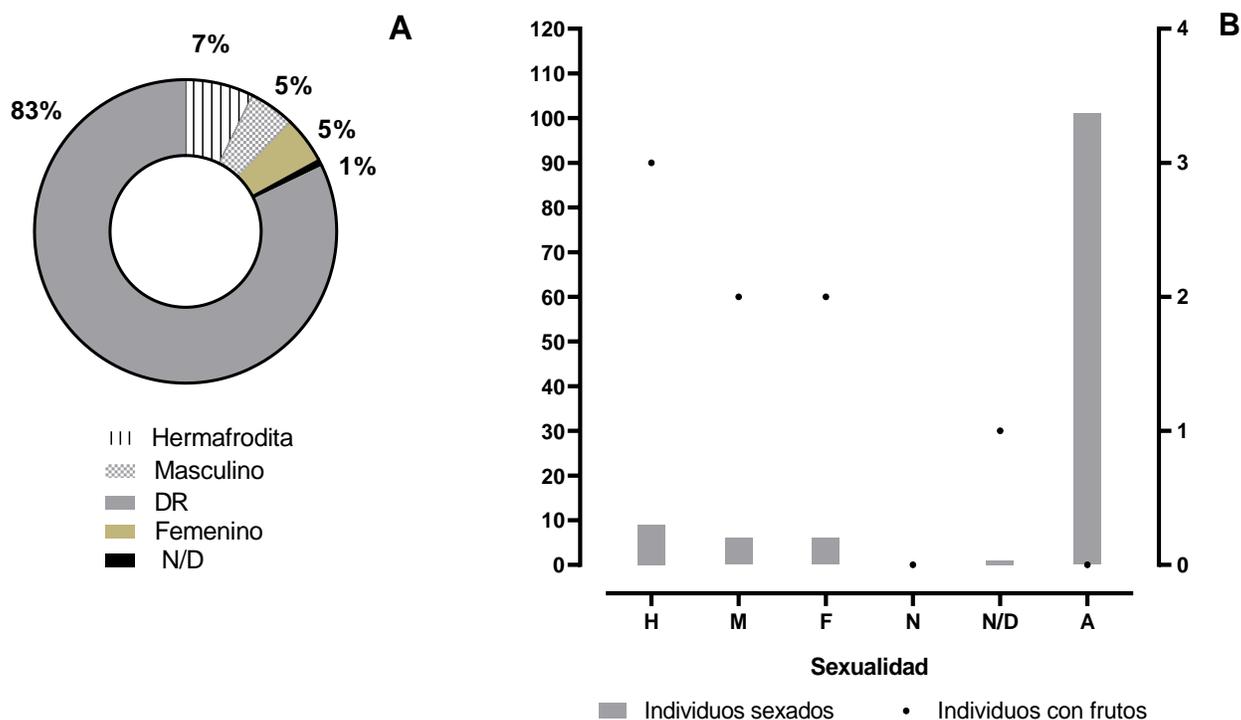


Figura 27. (A) Porcentaje de individuos que florecieron en la parcela A. (B) Individuos sexados que desarrollaron frutos (H: Hermafrodita, M: Masculino, F: Femenino, N: Neutro, N/D: No determinado. DR: Descanso Reproductivo)

En la Figura 28A, se observa que de los 73 individuos maduros de la parcela B, solo 39 individuos (53%) desarrollaron flores. La proporción de individuos masculinos fue de 22% y 19% para los individuos femeninos. Se encontró menos individuos hermafroditas (10%). Y se registró 34 individuos (47%) que no desarrollaron estructuras florales, considerándoseles en descanso reproductivo (DR). La prueba de chi-cuadrada indicó que existen diferencias significativas ($\chi^2 = 63.35$, $p < 0.05$), en las proporciones sexuales de la parcela B. De los 32 individuos femeninos, solo 25 desarrollaron frutos (Figura 28B). De igual forma, de los 22 individuos hermafroditas solo 20 obtuvieron frutos. La proporción más baja de frutos fue para los individuos masculinos, que sólo 2 desarrollaron frutos.

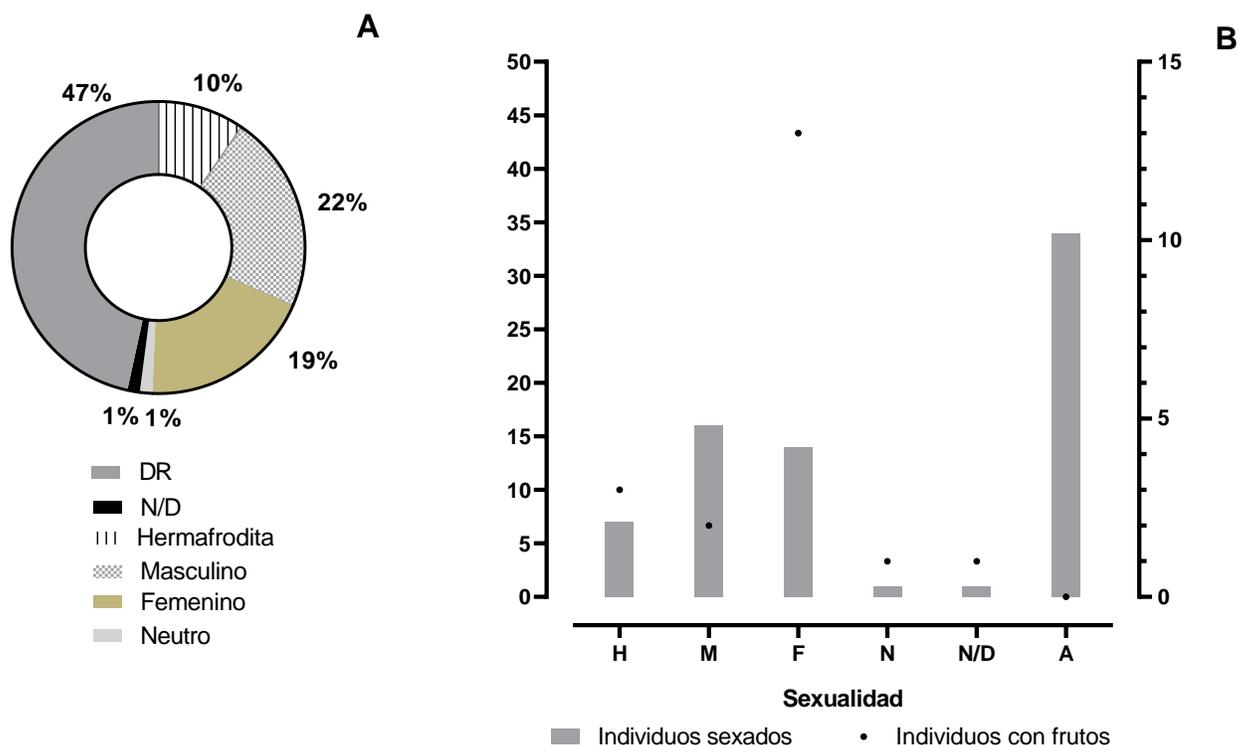


Figura 28. (A) Porcentaje de individuos que florecieron en la parcela B. (B) Individuos sexados que desarrollaron frutos (H: Hermafrodita, M: Masculino, F: Femenino, N: Neutro, N/D: No determinado. DR: Descanso Reproductivo)

En la parcela C, la que registró un mayor número de individuos maduros (273 ind), únicamente 89 individuos (33%) desarrollaron flores (Figura 29A). La proporción de individuos masculinos y femeninos fue de 12% para cada uno. Se encontró 22 individuos hermafroditas (8%). Y se registró 184 individuos (67%) que no desarrollaron estructuras florales, considerándoseles en descanso reproductivo (DR). La prueba de chi-cuadrada indicó que existen diferencias significativas ($\chi^2 = 528.25$, $p < 0.05$) en la proporción sexual de la parcela C. De los 16 individuos masculinos solo 2 desarrollaron frutos (Figura 29B). De igual forma, para los 7 individuos hermafroditas solo 2 obtuvieron frutos. Sin embargo, casi todos los individuos femeninos desarrollaron frutos.

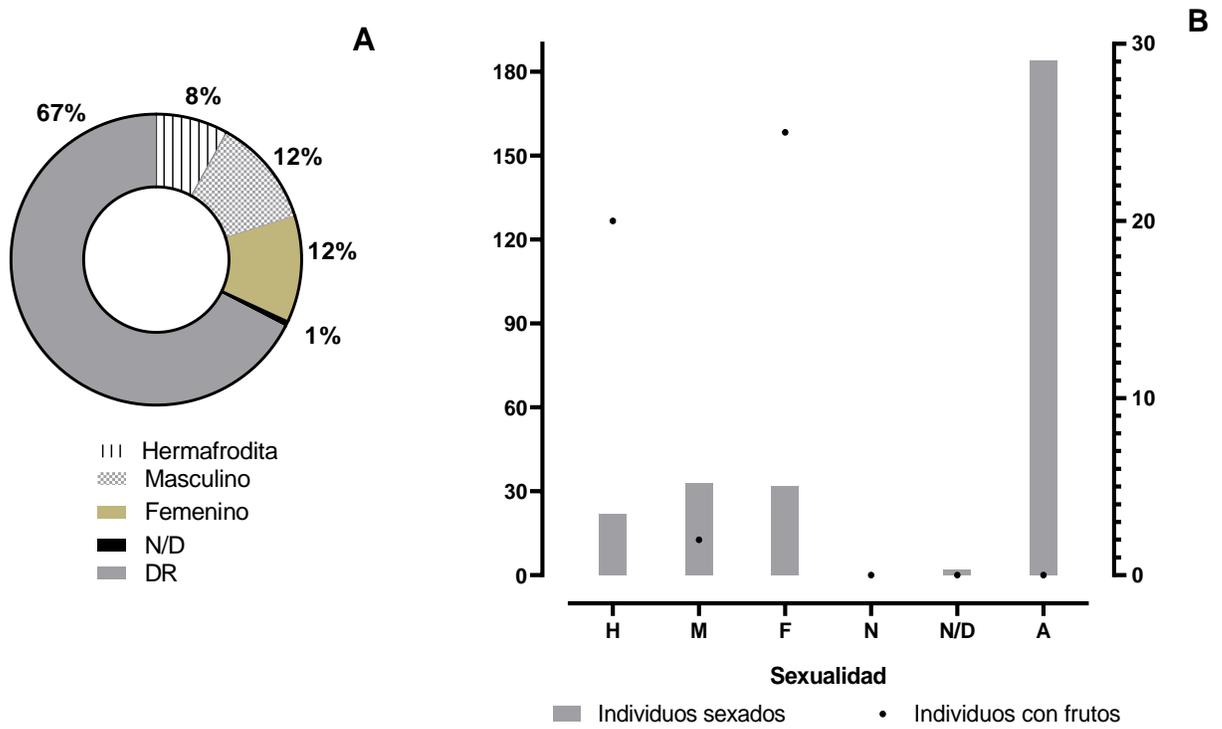


Figura 29. (A) Porcentaje de individuos que florecieron en la parcela C. (B) Individuos sexados que desarrollaron frutos (H: Hermafrodita, M: Masculino, F: Femenino, N: Neutro, N/D: No determinado. DR: Descanso Reproductivo)

8. DISCUSIÓN

8.1 Densidad

La densidad de cardones por hectárea registradas para la población del área de estudio es mayor que las reportadas para otras localidades a lo largo de la península, como Percebú (30.88°N, -114.76°W) con 39 ind/ha, San José de Magdalena (23.92°N, -110.28°W) con 50 ind/ha, San Pedro (23.92°N, -110.28°W) con 57 ind/ha, San Javier (25.90°N, -111.54°W) con 157 ind/ha, San Borja (28.75°N, -113.76°W) con 187 ind/ha, Mangle (23.34°N, -109.64°W) con 255 ind/ha, entre otras (Delgado, 2017). Medel-Narváez *et al.* (2006) realizan un análisis de los patrones de abundancia de 26 poblaciones de *P. pringlei* a lo largo de su distribución en el desierto Sonorense, describen un patrón: la densidad de individuos disminuye entre más norteñas son, y hacia el sur son más densas. Asimismo, Medel (2003) registró para la población de El Comitán una densidad de 288 ind/ha, lo cual podría indicar que en los últimos años hubo un alto reclutamiento de nuevas generaciones. La densidad entre los individuos inmaduros y maduros que se registran en este estudio sugiere un patrón de poblaciones estables (Godínez, 2000).

8.2 Categorización de tamaños, mortalidad y reclutamiento

Al categorizar la población se pudo observar que existe una estructura estable de tamaños de los individuos inmaduros de un rango de 70 a 90 cm, esta distribución de individuos se debe a que la mortalidad en la categoría 3 es muy baja (Silvertown, 1987). Este patrón de alturas para los cardones de El Comitán ha sido descrito anteriormente por Medel-Narváez *et al.*, (2006), quienes señalan que podría sugerir una condición estable de la población (Begon *et al.*, 1986).

Las pruebas chi cuadrada demostraron diferencias significativas en la distribución de los individuos entre categorías de tamaño. Linzaga-Román *et al.* (2011), quienes realizaron estudios con *Pachycereus weberi*, y Godínez-Álvarez *et al.*,

(2003), sugieren que esta distribución desigual es atribuible al reclutamiento, que ocurre en pulsos y no de manera constante, el cual debe estar asociado a condiciones favorables para la germinación y el reclutamiento.

Los valores más altos de mortalidad se registraron en las primeras etapas de desarrollo de la población. Parker (1989) y Martínez-Ramos *et al.* (2016) indican que los primeros estadios en cactáceas son cruciales ya que son altamente vulnerables, por lo que son limitante para el crecimiento de la población (Arroyo-Cosultchi *et al.*, 2016). En este estudio, los valores más altos de mortalidad registrados para los periodos 2011–2012 (26 individuos muertos) y 2012–2013 (23 individuos muertos), podrían estar relacionados a los años más “secos” (2010 y 2011), en donde se registró la menor cantidad de precipitación del período estudiado, con solo 55 mm (Anexo E). No obstante, teniendo en cuenta las densidades de los individuos inmaduros registrados en el área de estudio, la tasa de mortalidad hallada para los cardones del área de estudio es baja.

Asimismo, la población de cardones registró un bajo porcentaje de reclutamiento para un periodo de 10 años, hecho que concuerda con lo realizado por (Bullock *et al.*, 2005) en *P. pringlei*. En particular, el reclutamiento de plántulas en cactáceas es un evento poco frecuente (Jordan y Nobel 1981; Esparza-Olguín *et al.*, 2002). Aunque el porcentaje de reclutamiento fue bajo, se observó en las primeras categorías entradas, para los periodos 2010–2011, 2012–2013 y 2015 al 2017, de 20 a más individuos nuevos, lo cual se podría atribuir a las altas precipitaciones para esos años. El periodo 2012–2013 presentó precipitaciones anuales de 262 mm (Anexo E), y en el año 2014 el ciclón tropical (Odile) atravesó la península, registrando precipitaciones de 474 mm (Anexo E), generando humedad en el suelo y promoviendo reclutamiento, supervivencia de plántulas y a otras etapas del ciclo de vida que también se ve reflejado en el periodo 2015–2017 con altas precipitaciones (Anexo E) (Reynolds *et al.*, 2004; Holmgren *et al.*, 2006; Cruz y Pavón, 2013). Para el periodo 2010–2011, que fue el año con mayor reclutamiento, con más de 40 cardones nuevos, la precipitación fue baja, 32 mm

(Anexo E), sugiriendo que el reclutamiento de individuos para ese periodo no estaría relacionado a esa variable climática. Este alto valor de reclutamiento podría atribuirse a que para ese año el registro corresponde a algunos cardones que no fueron registrados al inicio del estudio, ya que hasta la categoría 6 (241 cm – 370 cm) hay entradas de nuevos individuos.

8.3 Tasa de crecimiento y variables climáticas

Las tasas anuales finitas de crecimiento (λ) para los individuos inmaduros fueron menores a 1 para siete de las diez matrices, pero no fueron significativamente diferentes a uno. Los valores más bajos de λ obtenidos para los periodos 2011–2013 ($\lambda = 0.964$ y $\lambda = 0.978$) reflejan la mortalidad de los cardones registrados para esos años. Caswell (2001) sugiere que los valores de λ mayores e iguales a 1 son ideales porque indica que la población se encuentra estable o en crecimiento. Por lo anterior, los resultados de este estudio sugieren que el crecimiento de los cardones inmaduros tiende a una condición de estabilidad, ya que para la densidad de individuos que hay en el área de estudio, los valores de mortalidad y reclutamiento de individuos son bajos. Esto es, se observa un crecimiento estancado en este periodo de diez años, ya que son pocos los cardones que pasan a la categoría superior (Tabla IV), y el ingreso de nuevos individuos en las primeras categorías son bajos. Jiménez-Sierra *et al.* (2007) indica que, si el reclutamiento de individuos es alto, los valores de λ eventualmente podrían aumentar y revertir una tendencia negativa.

En cuanto, a la matriz a nivel poblacional para el periodo 2018–2019 se generó una λ con valor de 1.0 (± 0.016) que también sugiere una condición estable de la población. Este resultado es similar al reportado por Silva (1996) para la misma especie pero en otra localidad de Baja California Sur. Por otro lado, se observa que los valores de fecundidad se incrementan con el tamaño del individuo, del individuo, esto sin duda se relaciona al hecho de que a más número de brazos presente en la planta habrá más frutos. Sin embargo, hay que tener en cuenta que los valores de fecundidad y el porcentaje de sobrevivencia de semillas

en la primera categoría han sido estimados a partir de experimentos de germinación, por lo que posiblemente haya una sobreestimación con consecuencias negativas en el valor de λ .

En la parte experimental, se registró un alto porcentaje de germinación (0.83), lo cual es corroborado por los estudios de Suzán-Azpiri y Sosa (2006), Puente et al. (2009) y Bacilio *et al.* (2011).

La estabilidad de las tasas finitas de crecimiento registrados en este estudio nos indica que el ambiente y los parámetros demográficos hallados se han mantenido constantes para el periodo 2009–2019, lo que explicaría porque no se encontró una correlación entre las tasas de crecimiento halladas con los variables climáticas de temperatura media anual y precipitación total anual, por lo que sería necesario implementar otras variables climáticas como la humedad y variables edáficas para hacer estimaciones de los factores que influyen en las tasas finitas de crecimiento.

8.4 Caracterización de individuos

Los datos de las frecuencias relativas de sexo sugieren que el sistema reproductivo de la población del área de estudio es trioico, conformado por una proporción casi similar de individuos masculinos (11.7%) y femeninos (11.1%), una proporción pequeña de individuos hermafroditas (8.1%), mientras que un alto porcentaje de cardones se encuentran en “descanso reproductivo” (68.1%). Estos resultados concuerdan con lo descrito por Fleming *et al.* (1998) y Medel (2003) quienes indican que las poblaciones al sur de la península de Baja California poseen un sistema reproductivo trioico, en donde predominan equitativamente cardones de género masculino y femenino. Gutiérrez-Flores *et al.* (2017) indica que los sistemas de reproducción del cardón muestran patrones geográficos, registrando para algunas localidades de BCS (Bahía Concepción, El Cien y El Comitán) poblaciones trioicas y ginodiocas para las poblaciones del norte de BC.

Por otro lado, Medel (2008) observó que en la península y algunas localidades Sonorenses existen poblaciones con más ramificaciones que en regiones

insulares, hecho que concuerda con los resultados de este estudio, en donde se encontró un alto porcentaje (82.4%) de individuos maduros, siendo dominantes en el área de estudio los cardones que tienen de 1 a 5 brazos.

Se calcularon dos modelos alométricos altura–diámetro de tipo lineal para los cardones inmaduros ($Altura = 0.04123 * Diámetro + 1.167$) y maduros ($Altura = 11.34 * Diámetro + 227.7$) que describen el crecimiento de la altura en función al diámetro, hecho que es corroborado por Delgado-Fernández *et al.* (2017) en investigaciones en *P. pringlei* en otras localidades de BC.

Hasta el momento no se tienen documentados estudios que evalúen la relación de producción de frutos y semillas con el número de brazos para esta especie, nuestros resultados no encontraron una relación significativa entre estos atributos. Sin embargo, Lustre *et al.* (2014) en estudio realizado en *P. weberi* presentan resultados similares a este estudio, en donde varían considerablemente los números de frutos por brazos. No obstante, se debe mencionar que el periodo 2018–2019 se encontraron relativamente pocos individuos con fructificación, ya que una alta proporción de los cardones maduros se encontraban en “descanso reproductivo”, y los que florecieron tuvieron una débil fijación de frutos.

8.5 Parcela A, B y C.

Los análisis inter-parcelas indicaron que existen diferencias significativas de densidades para los cardones inmaduros ($X^2_2 = 19.497, p < 0.05$) y maduros ($X^2_2 = 157.3, p < 0.05$), lo cual sugiere que estas variaciones se deban posiblemente a condiciones locales, como: interacciones bióticas o abióticas, que a menudo determinan la abundancia de plantas (Harper, 1977). Sin embargo, dado a que las superficies edáficas se encuentran a menos de 1 km de distancia entre ellas, y poseen la misma vegetación, pendiente y el mismo clima general, las diferencias en su abundancia podrían estar vinculadas a ciertos factores micro-edáficos (Parker, 1991), como: textura del suelo, ya que algunos segmentos del suelo del predio de la parcela A posee características particulares de dureza y

compactación (Siqueiros-Beltrones *et al.*, 2006). Estas características del suelo también podrían estar relacionada con los bajos valores de reclutamiento en la misma parcela A (38 individuos nuevos).

Respecto a las tasas de crecimiento a nivel de parcelas, se encontró que en la parcela C hay una tendencia hacia el declive de la población inmadura o aun no-reproductiva, lo cual se justifica con los valores de mortalidad encontrados. A diferencia de la parcela C, las tasas de crecimiento para la parcela A y B indican un cierto equilibrio de la población inmadura, debido a que el número de individuos muertos e ingresados a la población se compensan con respecto a la densidad total. Sin embargo, estas diferencias locales requieren un análisis a nivel edáfico para determinar si hay alguna relación entre la variación de las tasas de crecimiento observadas con las propiedades del suelo u factores bióticos que podrían estar influyendo en los procesos demográficos a nivel parcelas.

Al comparar la estructura sexual de los individuos maduros, se observó que la parcela C posee una proporción equitativa de cardones masculinos y femeninos, sin embargo, la proporción de individuos hermafroditas encontrada es relativamente elevada, por lo que es discutible que el alto porcentaje de reclutamiento hallado en esta parcela puede estar relacionado con la productividad floral, ya que a más número de individuos femeninos y hermafroditas habrá más producción de frutos, y por ende, más semillas serán dispersadas.

9. CONCLUSIONES

En este estudio se obtuvieron resultados acordes a investigaciones realizadas en *Pachycereus pringlei* por otros autores. Se determinó, que las densidades de la población del área de estudio son mayores que otras poblaciones de cardones ubicadas al norte de la península de BC.

No se observó una distribución homogénea en los distintos estadios de desarrollo del cardón en el área de estudio, lo que sugiere un reclutamiento dado por pulsos. La dinámica de la población de cardones del área de estudio está dominada por la supervivencia de cardones juveniles que no han llegado todavía a la etapa reproductiva.

Los valores más altos de mortalidad fueron registrados en las primeras etapas de vida. No obstante, también se registraron valores de reclutamiento muy bajos para un periodo de diez años.

Las tasas finitas de crecimiento anuales para los cardones inmaduros están cerca de un equilibrio estable. No obstante, los datos obtenidos indican la importancia de proteger a los cardones en las primeras etapas de desarrollo, especialmente en aquellas áreas con valores bajos de λ , ya que son las que tienen valores más altos de mortalidad en las categorías 1 y 2.

La precipitación total anual y la temperatura media anual no son predictores de las tasas de crecimientos en los cardones del área de estudio, se necesitan evaluar otras variables climáticas a escala local o factores bióticos.

En cuanto a la caracterización de la población madura del área de estudio, se observó que el sistema reproductivo de la población es trioica, la cual se adapta los patrones geográficos descritos en estudios.

Se determinó que la altura de los individuos se encuentra en función a su diámetro. Sin embargo, no se encontró una relación significativa entre los números de ramificaciones con el número de semillas y frutos.

Las diferencias de densidades, tasas de crecimiento y mortalidad a nivel de parcelas podrían estar relacionadas a factores edáficos, como: la textura del suelo. Mientras, que las variaciones en el reclutamiento de individuos entre parcelas se deben a la proporción de sexos, la cual está relacionada con la productividad de frutos y semillas.

10. LITERATURA CITADA

1. Alcaraz-Meléndez L., B. Ayala-Rochas. 1985. Análisis Edafológico del Comitán, Baja California Sur. Symposium Uso y Preservación de los Recursos Biológicos Marinos y de Zonas Áridas. Centro de Investigaciones Biológicas AC., Universidad Autónoma de Baja California Sur y Universidad de Uppsala. La Paz, BCS, México. 23–26.
2. Álvarez R., H. Godínez Álvarez, U. Guzmán, P. Dávila. 2004. Aspectos ecológicos de dos cactáceas mexicanas amenazadas: Implicaciones para su Conservación. Bol. Soc. Bot. México. (75):7–16.
3. Arroyo-Cosultchi G., J. Golubov, M. C. Mandujano. 2016. Pulse seedling recruitment on the population dynamics of a columnar cactus: Effect of an extreme rainfall event. Acta Oecol. 71:52–60.
4. Bacilio M., P. Vázquez, Y. Bashan. 2011. Water versus spacing: A possible growth preference among young individuals of the giant cardon cactus of the Baja California Peninsula. Environ Exp Bot. 70(1):29–36.
5. Bashan Y. 2000. A Proposal for Conservation of Exemplary Stands of the Giant Cardon Cactus (*Pachycereus pringlei* [S. Wats] Britt. & Rose) in Baja California Sur, Mexico. Nat Areas J. 20(2):197–200
6. Bashan Y., G. Toledo, G. Holguín. 1995. Flat top decay syndrome of the giant cardon cactus (*Pachycereus pringlei*): Description and distribution in Baja California Sur, Mexico. Can J Bot. 73(5):683–692
7. Begon M., J. L. Harper, C. R. Townsend. 1986. Ecology. Individuals, populations and communities. Third Edition. Blackwell Scientific Publications. Oxford, UK. 1068p.
8. Bell T., R. P. Freckleton, O. T. Lewis. 2006. Plant pathogens drive density-dependent seedling mortality in a tropical tree. Ecol Lett. 9(5):569–574.
9. Blázquez M.C., R. Rodríguez-Estrella. 1997. Factors Influencing the Selection of Basking Perches on Cardon Cacti by Spiny-Tailed Iguanas (*Ctenosaura hemilopha*). Biotropica. 29(3):344–348.

10. Blázquez M.C., R. Rodríguez-Estrella. 2007. Microhabitat Selection in Diet and Trophic Ecology of a Spiny-Tailed Iguana *Ctenosaura hemilopha*. *Biotropica*. 39(4):496–501.
11. Blázquez M. C., R. Rodríguez. 2001. Winter refuge characteristics of Spiny-tailed iguanas, *Ctenosaura hemilopha*, in Baja California Sur, Mexico. *J Arid Environ*. 49(3):593–599
12. Bravo-Hollis H. 1978. Las cactáceas de México. Segunda Edición. Ciudad Universitaria. México 20, D. F.: Universidad Nacional Autónoma de México. 755p.
13. Bullock S. H., N. E. Martijena, R. H. Webb, R. M. Turner. 2005. Twentieth Century Demographic Changes in Cirio and Cardón in Baja California, México. *J Biogeogr*. 32(1):127–143.
14. Carnia E., S. Sylviani, M. Wirmas, A. K. Supriatna. 2015. Modeling the Killer Whale *Orcinus orca* via the Lefkovitch. In: 3rd International Conference on Chemical, Agricultural and Medical Sciences (CAMS-2015). Singapore. p. 10–11.
15. Carrillo García A., J. L. León de la Luz, Y. Bashan, G. J. Bethlenfalvay. 1999. Nurse Plants, Mycorrhizae, and Plant Establishment in a Disturbed Area of the Sonoran Desert. *Restor Ecol*. 7(4):321–335.
16. Castrezana S., T. Markow. 2001. Arthropod diversity in necrotic tissue of three species of columnar cacti (Cactaceae). *he Can Entomol*. 133(3):301–309.
17. Castrezana S. J., T. A. Markow. 2008. Sexual Isolation and Mating Propensity Among Allopatric *Drosophila mettleri* Populations. *Behav Genet*. 38(4):437–445.
18. Caswell H. 2001. Matrix Population Models: Construction, Analysis, and Interpretation. Sunderland, MA: Sinauer Associates. 722p.
19. Charlesworth B., D. Charlesworth. 1978. A Model for the Evolution of Dioecy and Gynodioecy. *Am Nat*. 112(988):975–997.

20. Coles J. J., K. L. Decker, T. S. Naumann. 2012. Ecology and population dynamics of *Sclerocactus mesae-verdae* (Boissev. & C. Davidson) L.D. Benson. *West North Am Nat.* 72(3):311–322.
21. Contreras C., T. Valverde. 2002. Evaluation of the conservation status of a rare cactus (*Mammillaria crucigera*) through the analysis of its population dynamics. *J Arid Environ.* 51(1):89–102
22. Cruz P. E., N. P. Pavón. 2013. Reproductive phenology of *Isolatocereus dumortieri* (Cactaceae) in semiarid scrub in central Mexico: Effect of rain during the dry season. *J Arid Environ.* 92:53–58.
23. Delgadillo-Rodríguez J., M. A. Macías-Rodríguez. 2002. Componente Florístico del Desierto de San Felipe, Baja California, México. *Boletín la Soc Botánica México.* (70):45–65.
24. Delgado-Fernández M., J. G. Escobar-Flores, K. Franklin. 2017. El cardón gigante (*Pachycereus pringlei*) y sus interacciones con la fauna en la península de Baja California, México. *Acta Univ Multidiscip Sci J.* 27(5):8.
25. Delgado-Fernández M., P. P. Garcillán, E. Ezcurra. 2016. On the Age and Growth Rate of Giant Cacti: Radiocarbon Dating of the Spines of Cardon (*Pachycereus Pringlei*). *Radiocarbon.* 58(03):479–490.
26. Delgado-Fernández M., P. P. Garcillán, E. Ezcurra. 2017. The giant columnar cactus *Pachycereus pringlei* adaptively modifies its stem shape from the dry tropics into the arid mid-latitude deserts. *J Arid Environ.* 146:10–17.
27. Delgado Fernández M. 2017. Edad, tasas de crecimiento y alometría del cardón (*Pachycereus pringlei*) en la península de Baja California. Tesis (Doctorado en Ciencias en Uso, Manejo y Preservación de los Recursos Naturales). Baja California Sur, México. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. 63p.
28. Drezner T. D. 2014. The keystone saguaro (*Carnegiea gigantea*, Cactaceae): a review of its ecology, associations, reproduction, limits, and demographics. *Plant Ecol.* 215(6):581–595.

29. Drezner T. D., B. L. Lazarus. 2008. The Population Dynamics of Columnar and Other Cacti: A Review. *Geogr Compass*. 2(1):1–29.
30. Elzinga L. C., D. W. Salzer, J. W. Willoughby, J. P. Gobbs. 2001. *Monitoring Plant and Animal Populations*. Malden: Blackwell Science. 372p.
31. Esparza-Olguín L., T. Valverde, E. Vilchis-Anaya. 2002. Demographic analysis of a rare columnar cactus (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, Mexico. *Biol Conserv*. 103(3):349–359.
32. Fleming T. H., S. Maurice, S. L. Buchmann, M. D. Tuttle. 1994. Reproductive Biology and Relative Male and Female Fitness in a Trioecious Cactus, *Pachycereus pringlei* (Cactaceae). *Am J Bot*. 81(7):858.
33. Flores Martínez A., G. I. Mazanero Medina, J. Golubov, C. Montaña, M. C. Mandujano. 2010. Demography of an endangered endemic rupicolous cactus. *Plant Ecol*. 210:53–66.
34. Franco A. C., P. S. Nobel. 1989. Effect of Nurse Plants on the Microhabitat and Growth of Cacti. *J Ecol*. 77(3):870
35. García E. 1973. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen: para adaptarlo a las condiciones de la república mexicana*. Instituto. Ciudad de México. 98p.
36. Garcillán P. P., C. E. Gonzáles, E. Ezcurra. 2010. The Cartographers of Life: Two Centuries of Mapping the Natural History of Baja California. *J Southwest*. 52(1):1–40.
37. Gilbert G. S. 2002. Evolutionary ecology of plant diseases in natural ecosystems. *Annu Rev Phytopathol*. 40(1):13–43.
38. Godínez-Álvarez H., T. Valverde, P. Ortega-Baes. 2003. Demographic trends in the Cactaceae. *Bot Rev*. 69(2):173–201.
39. Godínez-Álvarez H., M. Jiménez, M. Mendoza, F. Pérez, P. Roldán, L. Ríos-Casanova, R. Lira. 2008. Densidad, estructura poblacional, reproducción y supervivencia de cuatro especies de plantas útiles en el Valle de Tehuacán, México. *Rev Mex Biodivers*. 79(2):393–403.

40. Godínez Álvarez H.O. 2000. Dispersión biótica de semillas de *Neobuxbaumia tetetzo* (Coulter) Beckberg en el Valle de Tehuacán, Puebla. Distrito Federal, México. Universidad Nacional Autónoma de México. 100p.
41. Godínez-Álvarez H., A. Valiente-Banuet. 1998. Germination and early seedling growth of Tehuacan Valley cacti species: the role of soils and seed ingestion by dispersers on seedling growth. *J Arid Environ.* 39(1):21–31
42. Goettsch B., C. Hilton-Taylor, G. Cruz-Piñón, J. P. Duffy, A. Frances, H. M. Hernández, R. Inger, C. Pollock, J. Schipper, M. Superina, et al. 2015. High proportion of cactus species threatened with extinction. *Nat Plants.* 1(10):15142.
43. Gutiérrez-Flores C., J. H. Cota-Sánchez, J. L. León-de la Luz, F. J. García-De León. 2017. Disparity in floral traits and breeding systems in the iconic columnar cactus *Pachycereus pringlei* (Cactaceae). *Flora.* 235:18–28.
44. Hammond E. 1954. A geomorphic study of the Cape Region of Baja California. University of California Press. Berkeley. 94p.
45. Hernández H., H. Godínez. 1994. Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. *Acta Bot Mex.* (26):33–52.
46. Hernández H. M., R. T. Bárcenas. 1995. Endangered Cacti in the Chihuahuan Desert: I. Distribution Patterns. *Conserv Biol.* 9(5):1176–1188.
47. Holmgren M., P. Stapp, C. R. Dickman, C. Gracia, S. Graham, J. R. Gutiérrez, C. Hice, F. Jaksic, D. A. Kelt, M. Letnic, et al. 2006. Extreme climatic events shape arid and semiarid ecosystems. *Front Ecol Environ.* 4(2):87–95.
48. INEGI 1981. Carta Edáfica 1:1 000 000. Hoja La Paz, Secretaría de Programación y Presupuesto, Dirección General de Geografía del Territorio Nacional, México
49. INEGI 2016. Carta de Uso de Suelo y Vegetación 1:250000. Hoja La Paz, Secretaría de Programación y Presupuesto, Dirección General de Geografía del Territorio Nacional, México.
50. INEGI 2017. Anuario estadístico y geográfico de Baja California Sur.

51. Jiménez-Sierra C., M. C. Mandujano, L. E. Eguiarte. 2007. Are populations of the candy barrel cactus (*Echinocactus platyacanthus*) in the desert of Tehuacán, Mexico at risk? Population projection matrix and life table response analysis. *Biol Conserv.* 135(2):278–292.
52. Jordan P. W., P. S. Nobel. 1981. Seedling Establishment of *Ferocactus Acanthodes* in Relation to Drought. *Ecology.* 62(4):901–906.
53. Krebs C. J. 2002. *Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance.* Fifth Edition. Publishing B-CC. California. 672p.
54. Leirana-Alcocer J., V. Parra-Tabla. 1999. Factors affecting the distribution, abundance and seedling survival of *Mammillaria gaumeri*, an endemic cactus of coastal Yucatán, México. *J Arid Environ.* 41(4):421–428
55. León de la Luz J. L., R. Coria Benet, M. Cruz Estrada. 1996. Fenología floral de una comunidad árido-tropical de Baja California Sur, México. *Acta botánica Mex.* 35:45–64.
56. León de la Luz J. L., J. P. Rebman, T. R. Van Devender, J. J. Sánchez-Escalante, J. Delgadillo-Rodríguez, A. Medel-Narváez. 2018. El conocimiento florístico actual del Noroeste de México: Desarrollo, recuento y análisis del endemismo. *Bot Sci.* 96(3):555–568.
57. León de La Luz J. L., J. J. Navarro, A. Breceda. 2000. A transitional xerophytic tropical plant community of the Cape Region, Baja California. *J Veg Sci.* 11(4):555–564.
58. León de la Luz J. L., R. Dominguez-Cadena, A. Medel-Narváez. 2002. Biological characteristics and nutritive value of aborted flowers of the cardón (*Pachycereus pringlei*, CACTACEAE) in Baja. *Haseltonia.* 9:5.
59. León de la Luz J. L., R. Domínguez Cadena, M. Domínguez León, R. Coria Benet. 2015. *Flora Iconográfica de Baja California Sur.* Segunda Edición. La Paz, B.C.S., México. Centro de Investigaciones Biológicas de Baja California Sur, A.C. 278p.

60. León de la Luz J. L., A. Valiente Banuet. 1994. Las cactáceas, un recurso natural diverso y predominantemente mexicano. *Cienc Desarro.* 20(117):58–65.
61. Linzaga-Román B. E., G. Ángeles-Pérez, C. Catalán-Heverástico, P. Hernández de la Rosa. 2011. Estructura espacial de *Pachycereus weberi* (Coul.) Backeb. en la Cañada del Zopilote, Guerrero. *Rev Chapingo Ser Ciencias For y del Ambient.* 17(2):189–198.
62. Lustre Sánchez H., G. I. Manzanero Medina, V. Vásquez Avendaño. 2014. Cactáceas y suculentas mexicanas. *Cactáceas y suculentas Mex.* 59(2):36–51.
63. Mandujano M. C., C. Montana, M. Franco, J. Golubov, A. Flores-Martinez. 2001. Integration of Demographic Annual Variability in a Clonal Desert Cactus. *Ecology.* 82(2):344.
64. Mandujano M. C., J. A. M. Verhulst, I. G. Carrillo-Angeles, J. Golubov. 2007. Population Dynamics of *Ariocarpus scaphirostris* Bödeker (Cactaceae): Evaluating the Status of a Threatened Species. *Int J Plant Sci.* 168(7):1035–1044.
65. Martínez-Berdeja A., T. Valverde. 2008. Growth response of three globose cacti to radiation and soil moisture: An experimental test of the mechanism behind the nurse effect. *J Arid Environ.* 72(10):1766–1774.
66. Martínez-Ramos M., G. Arroyo-Cosultchi, M. C. Mandujano, J. Golubov. 2016. Population dynamics of *Mammillaria humboldtii*, an endemic cactus from Hidalgo state, Mexico. *Bot Sci.* 94(2):199–208.
67. Medel-Narváez A., J. L. León de la Luz, F. Freaner-Martinez, F. Molina-Freaner. 2006. Patterns of abundance and population structure of *Pachycereus pringlei* (Cactaceae), a columnar cactus of the Sonoran Desert. *Plant Ecol.* 187(1):1–14.
68. Medel Narváez A. 2003. Biología floral y estructura poblacional de cardon [*Pachycereus pringlei* (s. wats.) britton and rose (Cactaceae)] en El Comitán, Baja California Sur. Tesis (Maestría en Ciencias en Uso, Manejo y

- Preservación de los Recursos Naturales). Baja California Sur, México. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. 103p.
69. Medel Narváez A. 2008. Estudio ecológico y genético del cardón (*Pachycereus pringlei*) en el Desierto Sonorense. Tesis (Doctorado en Ciencias en Uso, Manejo y Preservación de los Recursos Naturales). Baja California Sur, México. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. 127p.
70. Molina-Freaner F., A. Rojas-Martínez, T. H. Fleming, A. Valiente-Banuet. 2004. Pollination biology of the columnar cactus *Pachycereus pecten-aboriginum* in north-western México. *J Arid Environ.* 56(1):117–127.
71. Morris W., D. Doak, M. Groom, P. Kareiva, J. Fieberg, L. Gerber, P. Murphy, D. Thomson. 1999. A practical handbook for population viability analysis. Nature Conservancy. 79p.
72. Murawski D. A., T. H. Fleming, K. Ritland, J. L. Hamrick. 1994. Mating system of *Pachycereus pringlei*: an autotetraploid cactus. *Heredity (Edinb).* 72(1):86.
73. Nerd A., E. Raveh, Y. Mizrahi. 1993. Adaptation of five columnar cactus species to various conditions in the negev desert of Israel. *Econ Bot.* 47(3):304–311.
74. Parker K. C. 1989. Height Structure and Reproductive Characteristics of Senita, *Lophocereus schottii* (Cactaceae), in Southern Arizona. *Southwest Nat.* 34(3):392.
75. Parker K. C. 1991. Topography, Substrate, and Vegetation Patterns in the Northern Sonoran Desert. *J Biogeogr.* 18(2):151.
76. Peters E. M., S. Arizaga, C. Martorell, R. Zaragoza, E. Ezcurra. 2014. Distribución geográfica y estado de conservación de las poblaciones de *Mammillaria pectinifera*. *Rev Mex Biodivers.* 85(3):942–952.
77. Picó F. X. 2002. Desarrollo, análisis e interpretación de los modelos demográficos matriciales para la Biología de la Conservación. *Ecosistemas.* 3:1–6.
78. Pierson E. A., R. M. Turner. 1998. An 85-year study of Saguaro (*Carnegiea gigantea*) demography. *Ecology.* 79(8):2676–2693.

79. Pierson E. A., R. M. Turner, J. L. Betancourt. 2013. Regional demographic trends from long-term studies of saguaro (*Carnegiea gigantea*) across the northern Sonoran Desert. *J Arid Environ.* 88:57–69.
80. Puente M. E., C. Y. Li, Y. Bashan. 2009. Endophytic bacteria in cacti seeds can improve the development of cactus seedlings. *Environ Exp Bot.* 66(3):402–408.
81. Ramírez N., M. K. Arroyo. 1990. Estructura Poblacional de *Copaifera pubiflora* Benth. (Leguminosae; Caesalpinioideae) en los Altos Llanos Centrales de Venezuela. *Biotropica.* 22(2):124.
82. Ramos López A. L. 2007. Estudio poblacional de *Mammillaria dixanthocentron* Backeb. ex Mottram en el Valle de Cuicatlán, Oaxaca. Tesis (Maestría en Ciencias en Conservación y Aprovechamiento de los Recursos Naturales (Biodiversidad del Neotrópico). Oaxaca, México. Instituto Politécnico Nacional. 75p.
83. Rebman J., J. Gibson, K. Rich. 2016. Annotated checklist of the vascular plants of Baja California, México. *San Diego Society of Natural History.* 45: 352.
84. Reynolds J. F., P. R. Kemp, K. Ogle, R. J. Fernández. 2004. Modifying the “pulse-reserve” paradigm for deserts of North America: Precipitation pulses, soil water, and plant responses. *Oecologia.* 141(2):194–210.
85. Rojas-Sandoval J., E. Meléndez-Ackerman. 2013. Population dynamics of a threatened cactus species: general assessment and effects of matrix dimensionality. *Popul Ecol.* 55(3):479–491.
86. Rzedowski J. 2006. Vegetación de México. Primera Edición Digital. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. 505p.
87. Silva Pereyra P. C. R. 1996. Demografía comparativa de *Pachycereus pringlei* en dos unidades geográficas contrastantes del paisaje en Baja California Sur. Tesis (Maestría en Ciencias en Ecología y Ciencias Ambientales). Distrito Federal, México. Universidad Nacional Autónoma de México. 51p.
88. Silvertown J., D. Charlesworth. 1993. Introduction to plant population biology. Third Edition. Blackwell. Oxford: Blackwell Scientific Publications. 210p.

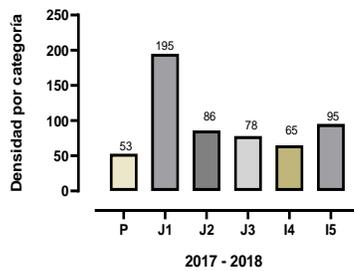
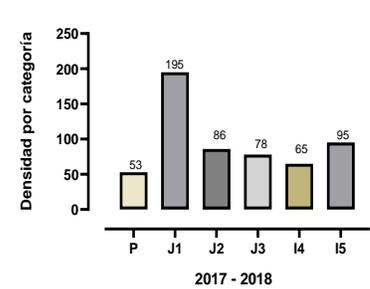
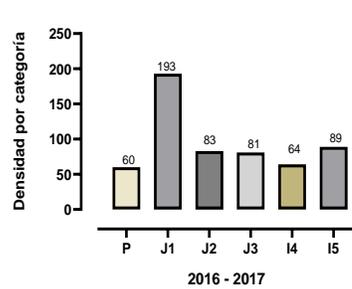
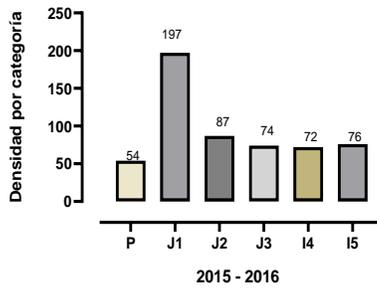
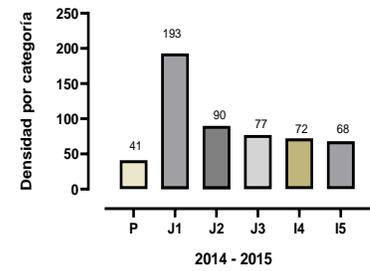
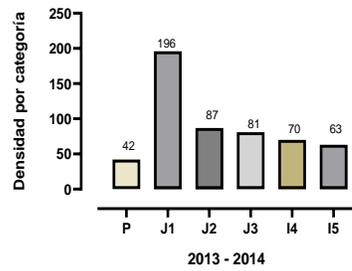
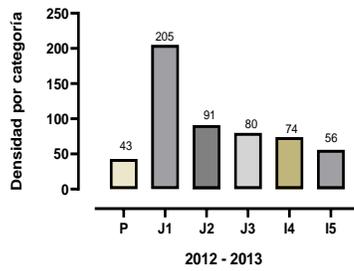
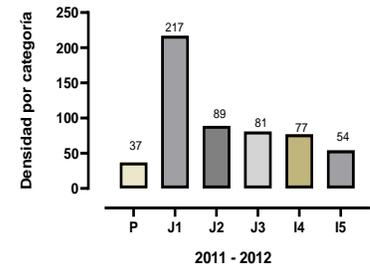
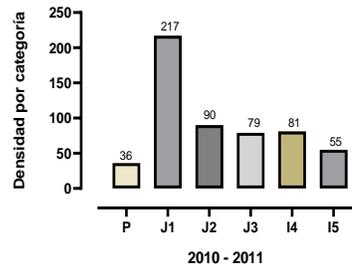
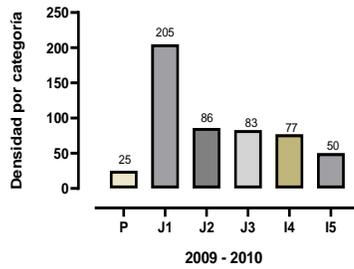
89. Silvertown J., M. Franco, I. Pisanty, A. Mendoza. 1993. Comparative Plant Demography relative importance of Life-Cycle components to the finite rate of in Woody and Herbaceous Perennials. *J Ecol.* 81(3):465.
90. Silvertown J. W. 1987. Introduction to Plant Population Ecology. Second Edition. Longman press. UK. 876p.
91. Siqueiros-Beltrones D. A., U. Argumedo-Hernández, O. U. Hernández-Almeida. 2006. Trombolitos litificados dentro de la Ensenada de La Paz, B.C.S., México. *CICIMAR Océánides.* 21(1–2):155–158.
92. Sokal R. R., F. J. Rohlf. 1981. Biometry. Second Edition. WH Freeman and Company. San Francisco. 859p.
93. Soledad Duval V., G. María Benedetti, A. María Campo. 2015. Relación clima-vegetación: adaptaciones de la comunidad del jarillal al clima semiárido, Parque Nacional Lihué Calel, provincia de La Pampa, Argentina. *Increase Investig Geogr.* 2015(88):33–44.
94. Steenbergh W. F., C. H. Lowe. 1969. Critical Factors During the First Years of Life of the Saguaro (*Cereus Giganteus*) at Saguaro National Monument, Arizona. *Ecology.* 50(5):825–834.
95. Suzán-Azpiri H., V. J. Sosa. 2006. Comparative performance of the giant cardon cactus (*Pachycereus pringlei*) seedlings under two leguminous nurse plant species. *J Arid Environ.* 65(3):351–362.
96. Turner R., J. E. Webb, J. R Bowers, J. R. Hastings. 2003. The changing mile revisited: an ecological study of vegetation change with time in the lower mile of an arid and semiarid region. University. Tucson. 334p.
97. Turner R. M., J. E. Bowers, T. L. Burgess. 1995. Sonoran Desert Plants: An Ecological Atlas. Primera Edición. University of Arizona Press. Tucson. 522p.
98. Valencia-Díaz S., A. Flores-Palacios, G. Castillo-Campos. 2012. Tamaño poblacional y características del hábitat de *Mammillaria eriacantha*, una cactácea endémica del centro de Veracruz, México. *Bot Sci.* 90(2):195–202.

99. Valiente-Banuet A., E. Ezcurra. 1991. Shade as a Cause of the Association Between the Cactus *Neobuxbaumia Tetetzo* and the Nurse Plant *Mimosa Luisana* in the Tehuacan Valley, Mexico. *J Ecol.* 79(4):961.
100. Valiente A., P. Dávila, R. J. Ortega, M. C. Arizmendi, J. L. León, A. Breceda, J. Cancino. 1995. Influencia de la Evolución de una pendiente de piedemonte en una vegetación de cardonal de *Pachycereus pringlei* en Baja California Sur, México. *Investig Geográficas Boletín.* 3:14.
101. Vasek F. C., L. J. LLund. 1980. Soil Characteristics Associated with a Primary Plant Succession on a Mojave Desert Dry Lake. *Ecology.* 61(5):1013–1018.
102. Veldarraín-Algara L. A., J. L. León- de la Luz, Y. Maya-Delgado. 2010. Estructura de la vegetación en montículos de la Bahía de La Paz, Baja California Sur, México. *Polibotánica.* (29):67–90.
103. Villaseñor J. L., E. Ortiz. 2014. Biodiversidad de las plantas con flores (División Magnoliophyta) en México. *Rev Mex Biodivers.* 85:134–142.
104. Wolf B. O., C. M. Rio. 2003. How important are columnar cacti as sources of water and nutrients for desert consumers? A review. *Isotopes Environ Health Stud.* 39(1):53–67.
105. Zepeda V., J. Golubov, M. C. Mandujano. 2017. Distribución espacial, estructura de tamaños y reproducción de *Astrophytum ornatum* (Cactaceae). *Acta botánica Mex.* (119):35–49.

11. ANEXOS

- ANEXO A.** Densidad por categoría de tamaños para los individuos inmaduros de *Pachycereus pringlei* para el periodo 2009–2019 de la Parcela A. (P = Plántula, J1 = Juvenil1, J2 = Juvenil 2, J3= Juvenil3, I4 = Inmaduro 4, I5 = Inmaduro 5)..... 77
- ANEXO B.** Matrices de transiciones de los individuos inmaduros de *Pachycereus pringlei* para el periodo 2009–2019 de la Parcela A. (P = Plántula, J1 = Juvenil1, J2 = Juvenil 2, J3= Juvenil3, I4 = Inmaduro 4, I5 = Inmaduro 5)..... 78
- ANEXO C.** Matrices de transiciones de los individuos inmaduros de *Pachycereus pringlei* para el periodo 2009–2019 de la Parcela B. (P = Plántula, J1 = Juvenil1, J2 = Juvenil 2, J3= Juvenil3, I4 = Inmaduro 4, I5 = Inmaduro 5)..... 80
- ANEXO D.** Matrices de transiciones de los individuos inmaduros de *Pachycereus pringlei* para el periodo 2009–2019 de la Parcela C. (P = Plántula, J1 = Juvenil1, J2 = Juvenil 2, J3= Juvenil3, I4 = Inmaduro 4, I5 = Inmaduro 5)..... 82
- ANEXO E.** Datos de temperatura y precipitación total anual 84

ANEXO A. Densidad por categoría de tamaños para los individuos inmaduros de *Pachycereus pringlei* para el periodo 2009–2019 de la Parcela A. (P = Plántula, J1 = Juvenil1, J2 = Juvenil 2, J3= Juvenil3, I4 = Inmaduro 4, I5 = Inmaduro 5)



ANEXO B. Matrices de transiciones de los individuos inmaduros de *Pachycereus pringlei* para el periodo 2009–2019 de la Parcela A. (P = Plántula, J1 = Juvenil1, J2 = Juvenil 2, J3= Juvenil3, I4 = Inmaduro 4, I5 = Inmaduro 5)

2009 - 2010							$\lambda = 1$
	P	J1	J2	J3	I4	I5	
P	0.6667	0	0	0	0	0	
J1	0.3333	0.932203	0	0	0	0	
J2	0	0.067797	0.906977	0	0	0	
J3	0	0	0.069767	0.941177	0	0	
I4	0	0	0	0.058824	0.9230769	0.05556	
I5	0	0	0	0	0.0769231	0.94444	

2010 - 2011							$\lambda = 1$
	P	J1	J2	J3	I4	I5	
P	1	0	0	0	0	0	
J1	0	0.9701493	0	0	0	0	
J2	0	0	1	0	0	0	
J3	0	0	0	1	0	0	
I4	0	0	0	0	0.962963	0	
I5	0	0	0	0	0.037037	0.9473684	

2011 - 2012							$\lambda = 0.97222$
	P	J1	J2	J3	I4	I5	
P	0.8	0	0	0	0	0	
J1	0	0.940299	0	0	0	0	
J2	0	0.014926	0.95455	0.02778	0	0	
J3	0	0	0	0.97222	0	0	
I4	0	0	0	0	0.961539	0	
I5	0	0	0	0	0.038462	0.94737	

2012 - 2013							$\lambda = 1$
	P	J1	J2	J3	I4	I5	
P	0.6666667	0	0	0	0	0	
J1	0	0.9047619	0	0	0	0	
J2	0	0.0634921	0.7777778	0	0	0	
J3	0	0	0.2222222	0.8857143	0	0	
I4	0	0	0	0.0571429	0.76	0	
I5	0	0	0	0	0.16	1	

2013 - 2014		$\lambda = 1$				
	P	J1	J2	J3	I4	I5
P	1	0	0	0	0	0
J1	0	0.8965517	0	0	0	0
J2	0	0.1034483	0.9487179	0	0	0
J3	0	0	0.0512821	0.8536585	0	0
I4	0	0	0	0.1219512	0.9047619	0
I5	0	0	0	0	0.0952381	1

2014 - 2015		$\lambda = 1$				
	P	J1	J2	J3	I4	I5
P	0.8	0	0	0	0	0
J1	0.2	0.962963	0	0	0	0
J2	0	0.037037	0.9761905	0	0	0
J3	0	0	0.0238095	0.9189189	0	0
I4	0	0	0	0.0810811	0.875	0.04
I5	0	0	0	0	0.125	0.96

2015 - 2016		$\lambda = 1$				
	P	J1	J2	J3	I4	I5
P	0.5	0	0	0	0	0
J1	0	0.9259259	0	0	0	0
J2	0	0.0555556	0.8837209	0	0	0
J3	0	0	0.1162791	0.9142857	0	0
I4	0	0	0	0.0857143	0.88	0
I5	0	0	0	0	0.12	1

2016 - 2017		$\lambda = 1$				
	P	J1	J2	J3	I4	I5
P	0.6666667	0	0	0	0	0
J1	0.1666667	0.92	0	0	0	0
J2	0	0.04	0.9047619	0	0	0
J3	0	0	0.0714286	1	0	0
I4	0	0	0	0	0.88	0.03333
I5	0	0	0	0	0.12	0.96667

2016 - 2017		$\lambda = 0.9788154$				
	P	J1	J2	J3	I4	I5
P	0.66667	0	0	0	0	0
J1	0	0.893617	0	0	0	0
J2	0	0.042553	0.878048	0	0	0
J3	0	0	0.097561	0.947369	0	0
I4	0	0	0	0.052632	0.913044	0.0313
I5	0	0	0	0	0.086957	0.9375

2018 - 2019		$\lambda = 1$				
	P	J1	J2	J3	I4	I5
P	0.625	0	0	0	0	0
J1	0.375	0.9761905	0	0	0	0
J2	0	0.0238095	0.8947368	0	0	0
J3	0	0	0.1052632	0.95	0.0416667	0
I4	0	0	0	0.05	0.9166667	0
I5	0	0	0	0	0.0416667	1

ANEXO C. Matrices de transiciones de los individuos inmaduros de *Pachycereus pringlei* para el periodo 2009–2019 de la Parcela B. (P = Plántula, J1 = Juvenil1, J2 = Juvenil 2, J3= Juvenil3, I4 = Inmaduro 4, I5 = Inmaduro 5)

2009 - 2010							$\lambda = 1$
	P	J1	J2	J3	I4	I5	
P	0.857143	0	0	0	0	0	
J1	0.142857	0.94	0	0	0	0	
J2	0	0.02	0.86667	0	0	0	
J3	0	0	0.06667	0.821429	0	0	
I4	0	0	0	0.142857	0.83333	0.08333	
I5	0	0	0	0	0.1667	0.91667	

2011 - 2012							$\lambda = 1$
	P	J1	J2	J3	I4	I5	
P	0.8667	0	0	0	0	0	
J1	0	0.94	0	0	0	0	
J2	0	0.04	0.9375	0	0	0	
J3	0	0	0	0.76	0	0	
I4	0	0	0	0.2	0.83333	0.06667	
I5	0	0	0	0	0.16667	0.93333	

2010 - 2011							$\lambda = 1$
	P	J1	J2	J3	I4	I5	
P	0.8	0	0	0	0	0	
J1	0.133	0.96	0	0	0	0	
J2	0	0.02	1	0	0	0	
J3	0	0	0	1	0	0	
I4	0	0	0	0	0.95	0	
I5	0	0	0	0	0.05	0.92857	

2012 - 2013							$\lambda = 0.9920407$
	P	J1	J2	J3	I4	I5	
P	0.625	0	0	0	0	0	
J1	0.25	0.893617	0.0588235	0	0	0	
J2	0	0.085106	0.9411765	0	0	0	
J3	0	0	0	0.8	0	0	
I4	0	0	0	0.16	0.94444	0	
I5	0	0	0	0	0.05556	0.93333	

2013 - 2014		$\lambda = 1$				
	P	J1	J2	J3	I4	I5
P	0.625	0	0	0	0	0
J1	0.375	0.88889	0	0	0	0
J2	0	0.04444	0.8095238	0	0	0
J3	0	0	0.1904762	0.7	0	0
I4	0	0	0	0.25	0.8947368	0
I5	0	0	0	0	0.1052632	1

2014 - 2015		$\lambda = 1$				
	P	J1	J2	J3	I4	I5
P	1	0	0	0	0	0
J1	0	0.9782609	0	0	0	0
J2	0	0	0.894737	0	0	0
J3	0	0	0.105263	0.7619048	0	0
I4	0	0	0	0.2380952	0.8947368	0.052632
I5	0	0	0	0	0.1052632	0.947368

2015 - 2016		$\lambda = 1$				
	P	J1	J2	J3	I4	I5
P	0.77778	0	0	0	0	0
J1	0.22222	0.8913043	0	0	0	0
J2	0	0.0652174	1	0	0	0
J3	0	0	0	1	0	0
I4	0	0	0	0	0.91304	0
I5	0	0	0	0	0.08696	1

2016 - 2017		$\lambda = 1$				
	P	J1	J2	J3	I4	I5
P	0.57895	0	0	0	0	0
J1	0.36842	0.93333	0	0	0	0
J2	0	0.06667	0.9	0	0	0
J3	0	0	0.1	0.83333	0	0
I4	0	0	0	0.16667	0.9047619	0.0454545
I5	0	0	0	0	0.0952381	0.9545455

2016 - 2017		$\lambda = 0.9788154$				
	P	J1	J2	J3	I4	I5
P	0.5	0	0	0	0	0
J1	0.25	0.9387755	0	0	0	0
J2	0	0.0612245	0.952381	0	0	0
J3	0	0	0.047619	0.9411765	0	0
I4	0	0	0	0.0588235	0.8695652	0
I5	0	0	0	0	0.1304348	1

2018 - 2019		$\lambda = 1$				
	P	J1	J2	J3	I4	I5
P	0.3333	0	0	0	0	0
J1	0.6667	0.979592	0	0	0	0
J2	0	0.020408	0.91304	0	0	0
J3	0	0	0.08696	0.8235294	0	0
I4	0	0	0	0.1764706	0.952381	0.038462
I5	0	0	0	0	0.047619	0.961539

ANEXO D. Matrices de transiciones de los individuos inmaduros de *Pachycereus pringlei* para el periodo 2009–2019 de la Parcela C. (P = Plántula, J1 = Juvenil1, J2 = Juvenil 2, J3= Juvenil3, I4 = Inmaduro 4, I5 = Inmaduro 5)

2009 - 2010		$\lambda = 0.9839815$				
	P	J1	J2	J3	I4	I5
P	0.6	0	0	0	0	0
J1	0.2667	0.9791667	0	0	0	0
J2	0	0.0208333	0.9642857	0	0	0
J3	0	0	0.0357143	0.8571429	0	0
I4	0	0	0	0.0952381	0.939394	0.05
I5	0	0	0	0	0.030303	0.95

2011 - 2012		$\lambda = 0.9655172$				
	P	J1	J2	J3	I4	I5
P	0.705882	0	0	0	0	0
J1	0.058824	0.91	0	0	0	0
J2	0	0.01	0.9655172	0	0	0
J3	0	0	0.0344828	0.95	0	0
I4	0	0	0	0.05	0.9375	0
I5	0	0	0	0	0.03125	0.95238

2010 - 2011		$\lambda = 1$				
	P	J1	J2	J3	I4	I5
P	0.875	0	0	0	0	0
J1	0	0.99	0	0	0	0
J2	0	0	0.935484	0	0	0
J3	0	0	0.032258	1	0	0
I4	0	0	0	0	0.9411765	0
I5	0	0	0	0	0.0588235	0.909091

2012 - 2013		$\lambda = 0.9578947$				
	P	J1	J2	J3	I4	I5
P	0.809524	0	0	0	0	0
J1	0.047619	0.957895	0	0	0	0
J2	0	0.021053	0.8275862	0	0	0
J3	0	0	0.0689655	0.9	0	0
I4	0	0	0	0.1	0.9032258	0
I5	0	0	0	0	0.0645161	0.95455

2013 - 2014		$\lambda = 1$				
	P	J1	J2	J3	I4	I5
P	0.7619048	0	0	0	0	0
J1	0.1904762	0.9569892	0	0	0	0
J2	0	0.0215054	1	0	0	0
J3	0	0	0	0.85	0	0
I4	0	0	0	0.1	0.96667	0
I5	0	0	0	0	0.0333	1

2014 - 2015		$\lambda = 0.9948294$				
	P	J1	J2	J3	I4	I5
P	0.72727	0	0	0	0	0
J1	0.22727	0.989247	0	0	0	0
J2	0	0.010753	0.896552	0	0	0
J3	0	0	0.103448	0.947368	0	0
I4	0	0	0	0.052632	0.758621	0.04167
I5	0	0	0	0	0.206896	0.95833

2015 - 2016		$\lambda = 0.9655172$				
	P	J1	J2	J3	I4	I5
P	0.76667	0	0	0	0	0
J1	0.2	0.9381443	0	0	0	0
J2	0	0.0309278	0.6667	0	0	0
J3	0	0	0.3333	0.8571429	0	0
I4	0	0	0	0.1428571	0.625	0
I5	0	0	0	0	0.375	0.9655172

2016 - 2017		$\lambda = 1$				
	P	J1	J2	J3	I4	I5
P	0.8	0	0	0	0	0
J1	0.142857	0.9489796	0	0	0	0
J2	0	0.0306122	1	0	0	0
J3	0	0	0	0.8518519	0	0
I4	0	0	0	0.1481481	0.83333	0
I5	0	0	0	0	0.16667	1

2016 - 2017		$\lambda = 0.9788154$				
	P	J1	J2	J3	I4	I5
P	0.7586207	0	0	0	0	0
J1	0.1724138	0.9494949	0	0	0	0
J2	0	0.040404	1	0	0	0
J3	0	0	0	0.7826087	0	0
I4	0	0	0	0.2173913	0.9473684	0
I5	0	0	0	0	0.0526316	1

2018 - 2019		$\lambda = 1$				
	P	J1	J2	J3	I4	I5
P	0.772727	0	0	0	0	0
J1	0.227273	0.9494949	0	0	0	0
J2	0	0.0505051	0.7586207	0	0	0
J3	0	0	0.2413793	0.85	0	0
I4	0	0	0	0.15	0.65	0.0243902
I5	0	0	0	0	0.35	0.9756098

ANEXO E. Datos de temperatura y precipitación total anual

Año	Temperatura media anual	Precipitación total anual
2009	24.7	243
2010	22.1	32
2011	22.4	52
2012	23.1	262
2013	22.2	89
2014	23.1	474
2015	23.1	279
2016	22.3	366
2017	22.4	365