

Tesis defendida por
Ricardo Efrén Félix Burruel
y aprobada por el siguiente Comité

Dr. Stephen Holmes Bullock Runquist
Director del Comité

Dr. Horacio Jesús De la Cueva Salcedo
Miembro del Comité

Dr. Edgar Gerardo Pavía López
Miembro del Comité

Dra. Rufina Hernández Martínez
Coordinador
Programa de Posgrado en Ciencias de
la Vida

Dr. David Hilario Covarrubias Rosales
Director
Dirección de Estudios de Posgrado

11 de diciembre de 2012

**CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA Y DE EDUCACIÓN SUPERIOR
DE ENSENADA**



Programa de Posgrado en Ciencias
En Ciencias de la Vida Orientación en Biología Ambiental.

Variaciones temporales y espaciales en las tasas de reclutamiento y mortalidad de
cardón (*Pachycereus pringlei*)

Tesis

que para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de
Maestro en Ciencias

Presenta:

Ricardo Efrén Félix Burruel

Ensenada, Baja California, México
2012

Resumen de la tesis de Ricardo Efrén Félix Burruel, presentada como requisito parcial para la obtención del grado de Maestro en Ciencias en Ciencia de la Vida con Orientación en Biología Ambiental.

Variaciones temporales y espaciales en las tasas de reclutamiento y mortalidad de Cardón (*Pachycereus pringlei*)

Resumen aprobado por:

Dr. Stephen Holmes Bullock Runquist

A largo plazo y gran escala, se espera que las diferencias climáticas causen diferencias en patrones demográficos entre poblaciones locales de especies de distribución amplia. El conocer estos efectos con datos históricos tiene interés especial ya que ayudaría a vislumbrar efectos de cambio climático futuro. *Pachycereus pringlei* (cardón) es una especie ejemplar en este contexto, con una distribución amplia (8.3° de latitud) atravesando una zona árida afectada por sistemas templados y tropicales; este cacto también es icónico de la península de Baja California.

Se estimaron variables de las condiciones climáticas con intensidad y duración a las que *Pachycereus pringlei* se enfrenta a lo largo de la península y se examinó su papel en tasas de supervivencia y reclutamiento durante el último siglo. El estudio abarcó 65 sitios y 6521 individuos de *P. pringlei*, sobre intervalos de 1 a 93 años entre 1905 y 2011. Se utilizaron fotografías repetidas que permitieron reconocimiento de individuos a través del tiempo. Se usaron 16 variables de temperatura y precipitación, en forma simple o filtrada por umbrales de intensidad, frecuencia, duración y estacionalidad, además de índices climáticos de uso común, con datos de 16 estaciones. Además, se probaron 13 variables correspondientes a tiempo, geografía, geomorfología y biología. El tiempo transcurrido explicó el 40% de la variación en supervivencia y el 53% para reclutamiento. El modelo lineal de supervivencia con las variables climáticas mostró una relación con las temperaturas máximas de invierno, el reclutamiento y el tiempo ($r^2 = 0.54$). El reclutamiento mostró una relación lineal solamente con la supervivencia y el tiempo ($r^2 = 0.60$). Además, se mostró una tendencia a mayor supervivencia hacia el norte. Para el reclutamiento no hubo evidencia de una tendencia latitudinal. El efecto del tiempo fue más fuerte que las condiciones climáticas adversas. Se reconocen los efectos en mortalidad por plagas en el sur, como también mortalidad masiva por efectos de tormentas tropicales intensas. Sin tales afectaciones, *P. pringlei* puede vivir centenas de años.

Palabras clave: **demografía, ecología de poblaciones, variabilidad climática, envejecimiento, reproducción, biogeografía, Desierto Sonorense, Cactácea.**

Abstract of the thesis presented by Ricardo Efrén Félix Burruel as a partial requirement to obtain the Master in Science degree in Life Science with orientation Environmental Biology

Temporal and spatial variation on recruitment and mortality rates in Cardon (*Pachycereus pringlei*).

Abstract approved by:

Dr. Stephen Holmes Bullock Runquist

In the long term and on large scales, we expect that climatic differences cause differences in demographic patterns between local populations of widely distributed species. To show these effects based on historical data is of particular interest because it could help to predict effects of future climate change. *Pachycereus pringlei* (cardon) is a good subject in this context, with a wide distribution (8.3 ° latitude) crossing an arid area affected by temperate and tropical weather. Also, this cactus is iconic of the Baja California peninsula.

Climatic variables were developed including intensity and duration of stresses to which *Pachycereus pringlei* has been exposed along the peninsula, and their role in survival and recruitment rates over the last century were examined. The study covered 65 sites and 6521 individuals of *P. pringlei*, for intervals from 1 to 93 years between 1905 and 2011. Repeat photography was used in order to recognize individuals over time. 16 variables were developed with temperature and precipitation, as simple means and filtered by thresholds of intensity, frequency, duration and seasonality, in addition to commonly used climate indices, from 16 stations. In addition, 13 variables were tested covering time, geography, geomorphology and biology. Elapsed time accounted for 40% of the variation of survivorship and 53% for recruitment. The linear model of survivorship with climate variables demonstrated a relationship with maximum temperatures of winter, recruitment and time ($r^2 = 0.54$). Recruitment only demonstrated a linear relationship with survivorship and time ($r^2 = 0.60$). There was a tendency to increased survivorship to the north. Recruitment showed no evidence of a latitudinal trend. The time effect was stronger than the adverse weather conditions. We recognize the effects on mortality by plagues in the south, as well as effects of massive mortality by intense tropical storms. Without these affectations, *P. pringlei* can live hundreds of years.

Keywords: demography, population ecology, climatic variability, aging, reproduction, biogeography, Sonoran Desert, Cactaceae.

Dedicatorias

A mis padres,
Ricardo E. Félix Navarro y Francis Burruel Moreno.

Mis Hermanos,
Alejandro, Hiram y Dulce.

A mi NANA,
María Antonia Moreno.

Finalmente,
A mi futura familia.

Agradecimientos

Se agradece el apoyo financiero de beca de estudio del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) para mis estudios de maestría.

Al Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California (CICESE) por la oportunidad de estudiar en el programa de Ciencias de la Vida.

Al proyecto 23777 de SEMARNAT-CONACYT y 681104 de CICESE, por el apoyo financiero para trabajo de campo.

Agradezco especialmente al Dr. Stephen Bullock por su dedicación como director de tesis, por el apoyo y brindarme la oportunidad de aprender de sus experiencias.

Agradezco a mis asesores, Dr. Horacio de la Cueva y Dr. Edgar Pavía por sus aportaciones, discusiones y revisiones que enriquecieron la escritura del estudio y compartir su conocimiento.

Al personal del laboratorio de Plantas y Ecosistemas Terrestres, al técnico Biol. Mario Salazar, por largas y enriquecedoras discusiones y sus recomendaciones sobre esta tesis y al técnico Oc. Eulogio López, por tomarse el tiempo en campo de fotografiar 2 paisajes para completar mi estudio.

Agradezco al Dr. Víctor Rodríguez, por la orientación numérica y estadística, y su tiempo dedicado para mostrarme el uso del software estadístico.

A mis compañeros de maestría por los gratos momentos compartidos en este tiempo. Lamento omitir los nombres pero lo hago para no olvidar a alguien, sin embargo a todos los que me brindaron su apoyo, muchas gracias.

A mis amigos, que desde lejos me animan a continuar preparándome.

Un agradecimiento muy especial a mi familia, por su apoyo en espíritu, en especie y moral.

Contenido	Página
Resumen español.....	ii
Resumen inglés.....	iii
Dedicatorias.....	iv
Agradecimientos.....	v
Lista de figuras.....	ix
Lista de tablas.....	xii
Capítulo 1. Introducción.....	1
1.1. Antecedentes.....	3
1.1.1. Aspectos demográficos.....	3
1.1.2. Reclutamiento y mortalidad.....	6
1.1.3. Clima, cambio climático y demografía.....	9
1.1.4. Estudios demográficos en <i>Pachycereus pringlei</i>	11
1.1.5. Fotografía repetida y demografía.....	13
1.2. Objetivos.....	16
Capítulo 2. Materiales y Métodos.....	17
2.1. Especie de estudio.....	17
2.1.1. Descripción general.....	17
2.1.2. Descripción floral y sexo.....	17
2.1.3. Distribución.....	18
2.1.4. Importancia ecológica.....	18
2.1.5. Usos.....	19
2.1.6. Estado de conservación.....	19
2.2. Área de estudio.....	20
2.2.1. Breve descripción geográfica y geológica.....	20

2.2.2. Tipos de Clima.....	22
2.2.3. Tipos de vegetación.....	24
2.3. Datos climáticos	26
2.3.1. Procesamiento de datos climáticos	27
2.3.2. Parámetros bioclimáticos evaluados	28
2.4. Otros factores físicos y biológicos	31
2.5. Análisis de fotografía repetida	32
2.5.1. Los sitios de estudio	32
2.5.2. Análisis de datos demográficos	34
2.6. Análisis estadístico	40
2.6.1. Análisis de las relaciones con el tiempo	40
2.6.2. Regresión multivariada con residuales.....	41
2.6.3. Análisis directos multivariados.....	42
2.6.4. Análisis de varianza (ANOVA) con factores categóricos	42
Capítulo 3.Resultados.....	43
3.1. Resumen climatológico.....	43
3.2. Resumen demográfico.....	45
3.2.1. Proporción de cambio neto demográfico	50
3.3. Supervivencia	51
3.3.1. Función de Weibull	51
3.3.2. Regresión lineal.....	52
3.3.3. Regresión Múltiple	52
3.3.4. Factores categóricos	54
3.3.5. Análisis con Residuales.....	57
3.4. Reclutamiento.....	60
3.4.1. Regresión lineal.....	60

3.4.2. Regresión múltiple	61
3.4.3. Factores categóricos	61
3.3.5. Análisis de Residuales.....	63
Capítulo 4. Discusión	64
4.1. Datos climáticos	64
4.2. Método de fotografía repetida.....	66
4.3. Resumen demográfico.....	67
4.4. Supervivencia	69
4.5. Reclutamiento.....	74
Conclusiones.....	78
Referencias bibliográficas	80
Anexos.....	92

Lista de figuras

Figura	Página
Figura 1. Distribución de <i>P. pringlei</i> , sitios de estudio y estaciones de clima.....	22
Figura 2. Mapa de la península en regiones climáticas y ecoregiones	25
Figura 3. Cercanía de las estaciones meteorológicas a los sitios de estudio.	26
Figura 4. Fotografía repetida, ejemplo 1.	38
Figura 5. Fotografía repetida, ejemplo 2.	39
Figura 6. Número de sitios y unidad muestral por intervalos en años.....	45
Figura 7. Frecuencia de sitios en intervalos de Número inicial.	47
Figura 8. Frecuencia de unidades muestrales de la mortalidad.....	47
Figura 9. Frecuencia de unidades muestrales del número total de reclutas.	48
Figura 10. Proporción de unidades muestrales de tasas de supervivientes.	48
Figura 11. Proporción de unidades muestrales de tasas en mortalidad.....	49
Figura 12. Proporción de unidades muestrales de tasas de reclutamiento.....	49
Figura 13. Cambio neto respecto a número inicial.....	50
Figura 14. Cambio neto respecto a número inicial por año medio.	51
Figura 15. Número de supervivientes por U.M. y el intervalo (Weibull y lineal)...	53
Figura 16. Relación lineal de supervivientes por U.M. y el intervalo.	53
Figura 17. Relación de la tasa de supervivencia y condición de tallo.	55
Figura 18. Relación de la tasa de supervivencia y regiones.	55
Figura 19. Relación de la tasa de supervivencia con tipos de sustrato.....	56
Figura 20. Relación de U.M. y tallo respecto a regiones.....	56
Figura 21. Relación de residuales de tasa supervivencia por U.M. y latitud.	58

Figura 22. Relación de residuales de tasa supervivencia por U.M. y lluvia.....	58
Figura 23. Relación de residuales de tasa de supervivencia y tallo.	59
Figura 24. Relación de residuales de tasa de supervivencia y regiones.....	59
Figura 25. Relación de tasa de reclutamiento y el intervalo de tiempo.	60
Figura 26. Relación de tasa de reclutamiento y tallo por U.M.....	62
Figura 27. Relación de tasa de reclutamiento con tipos de sustrato.....	62

Lista de tablas

Tabla	Página
Tabla 1. Estaciones meteorológicas utilizadas.....	27
Tabla 2. Categorías del índice de sequía de Palmer..	29
Tabla 3. Resumen climatológico..	44

Capítulo 1

Introducción

La ecología de poblaciones estudia las causas que determinan la abundancia de una especie en una o varias localidades y las variaciones en abundancia, y estructuras locales de edades y tamaños. Esto implica conocer a los parámetros de supervivencia, fecundidad, reclutamiento y el crecimiento de los individuos y cómo estos cambian con el tiempo (Franco, 1990) y en el espacio. Se supone que estos cambios son función de cómo los organismos se ajustan a las estaciones anuales, al medio físico, a la relación con otros organismos y entre sus conespecíficos (Franco, 1990).

Dado que el clima global está en proceso de cambio, alterando los sistemas biológicos en toda la tierra (Walther *et al.*, 2002), es importante obtener información precisa que ayude a predecir qué efectos tendría el cambio climático sobre la dinámica poblacional de especies vegetales. Esto toma importancia dado nuestra dependencia sobre los productos y servicios ambientales que obtenemos de las plantas, particularmente de la vegetación que cubre grandes extensiones de la tierra y que se mantiene por procesos a los cuales nosotros aportamos nada o poco. Entre esos servicios, aún a través de zonas áridas se encuentra la mejora del clima térmico (Geiger *et al.*, 2009), aumento en la precipitación (Pitman *et al.*, 2004), reducción en la erosión eólica (Oken, 2008) y secuestro de carbono (De Deyn *et al.*, 2008). Por otra parte, poder estimar repercusiones sobre la agricultura mediante los cambios de vegetación provocados por este proceso, han mostrado utilidad en la predicción de las etapas de producción en cultivos y en la medición de la respuesta de las plantas a cambios en la temperatura (Bradley *et al.*, 1999). Algunos impactos sobre las especies de plantas atribuidos al cambio climático, incluyen cambios en distribución geográfica (Colwell *et al.*, 2008), alteración de la fenología de floración en distintas áreas del mundo (Miller-Rushing *et al.*, 2008;

Root *et al.*, 2003) y efectos demográficos, como incrementos en la mortalidad de coníferas en bosques del oeste de los EEUU (Maschinski *et al.*, 2005; Van Mantgem y Stephenson, 2007).

Estudios recientes sobre las repercusiones a futuro, encuentran alteraciones cada vez más negativas del cambio climático sobre los ecosistemas y las especies en todo el mundo (Warren *et al.*, 2010). La comprensión de cómo las poblaciones han respondido a la variación climática histórica podría ayudar a predecir respuestas poblacionales al cambio climático en el futuro (ver Easterling *et al.*, 2000; Parmesan y Yohe, 2003; Root *et al.*, 2003; Warren *et al.*, 2010). En primera instancia, es necesario realizar estudios poblacionales para cuantificar las tasas de la supervivencia, crecimiento y reclutamiento y después cuantificar la influencia de las variables climáticas sobre estas tasas.

El presente trabajo se enfoca en una planta icónica y localmente dominante en el noroeste de México, capaz de vivir más de 700 años (Bullock *et al.*, 2005) que ocupa un rango latitudinal desde 23° hasta 31°N y rango longitudinal desde la costa del Pacífico hasta las llanuras de Sonora. Soporta climas áridos mediterráneos y monzónicos y habita una variedad de suelos, pendientes y elevaciones. *Pachycereus pringlei* (S. Watson) Britton & Rose (Cactaceae), el cardón, es considerada la cactácea columnar más masiva del mundo y una de las plantas más características del Desierto Sonorense en la península de Baja California (Holguín *et al.*, 1993). Cuenta con la mayoría de sus poblaciones intactas a través del tiempo, debido a la baja densidad de habitantes en la península de Baja California y al difícil acceso a muchas áreas que habita (Bashan *et al.*, 1995, Bashan, 2000). El interés científico en su estudio ha abarcado su forma (Cody, 1984), biomecánica (Niklas *et al.*, 1999, 2002), estado poblacional (McAuliffe, 1991; Bullock *et al.*, 2005; Medel-Narvaez, 2006), fenología y sistema reproductivo (Fleming *et al.*, 1994, 1998) e incluso patología (Holguín *et al.*, 1993). Considerando su amplia distribución geográfica, sus individuos longevos,

resistentes y masivos en condiciones de extrema aridez y su dominancia en el ecosistema, *P. pringlei* ofrece una oportunidad única para examinar las relaciones entre el clima y aspectos de su demografía.

En este trabajo se examinan patrones de supervivencia y reclutamiento de *P. pringlei* en contextos geográficos y temporales amplios, utilizando como evidencia datos obtenidos por la fotografía repetida. A su vez, se pone a prueba la dependencia de su reclutamiento y mortalidad en factores climáticos propicios, adversos y extremos, utilizando los registros históricos cercanos del clima, incluyendo también el tiempo y factores geográficos.

Con el conocimiento de estos aspectos, además de otros como abundancia, es posible desglosar del estado general y local, más no total, en que la especie se encuentra. Se espera conocer algunos factores que regulen las poblaciones, con lo que se pretende contribuir tanto a la ciencia básica como a bases para predecir el estatus de la especie en la época actual de cambio climático, que Indicaría posibles cambios y sus causas a gran escala en los ecosistemas peninsulares.

1.1. Antecedentes

1.1.1. Aspectos demográficos

Una población se define de manera general como un grupo de individuos de una misma especie que ocupan un área definida por límites o gradientes en procesos o condiciones, o por cuestiones prácticas del investigador (Krebs, 1972; Silvertown y Charlesworth, 2001). Dentro de una población vegetal ocurren normalmente nacimientos, muertes y dispersión. Se puede contabilizar cambios en los números y estados de los individuos, debidos al nacimiento (B), muerte (D) y la dispersión, expresada en inmigración (I) y Emigración (E). El enfoque básico de la ecología de poblaciones es capturada por la ecuación: $N_t = N_{t-1} + B - D + I - E$, la cual

relaciona el número de organismos por unidad de área en un momento determinado (N_t), al número de éstos en un tiempo anterior (N_{t-1}) y los estados de los individuos antes mencionados (Silvertown y Charlesworth, 2001). Entonces, la demografía o ecología de poblaciones es el estudio que lleva esta contabilidad además de estimar la población al futuro o pasado y de estimar parámetros que resumen o analizan los procesos de cambio, como la edad promedio o máximo de los individuos, el valor reproductivo y la potencia de factores que regulan el número de individuos (Silvertown y Charlesworth, 2001).

La densidad de una población indica el número de individuos de la misma especie que se encuentran en una unidad de área. Por esto, generalmente, se estima la densidad relativa de la población a partir de muestras de áreas seleccionadas aleatoriamente (Krebs, 1972). El tamaño y la densidad de las poblaciones varían a través de su distribución debido a las características de cada especie y a las características ambientales y geográficas de cada lugar (Begon *et al.*, 1996). La distribución de las poblaciones se refiere al espacio que estas ocupan, así como a la forma como los individuos de cada población se encuentran ocupando este espacio (agrupada, uniforme o aleatoria) (Krebs, 1972). Hay poblaciones que se distribuyen en grandes extensiones de territorio, mientras otras sólo se encuentran en áreas pequeñas.

Debido a que las poblaciones no son estáticas en el tiempo sino que se encuentran en constante cambio, es la dinámica poblacional, la cual se refiere al recambio de individuos por nacimientos o muertes (o dispersión de semillas) que puede tener un resultado neto de crecimiento o disminución de una población. Dado el elemento de espacio en la definición de la población, la dinámica puede inducir a cambios en su distribución a lo largo del tiempo (Begon *et al.*, 1996).

La natalidad hace referencia al número de individuos que nacen en determinado período de tiempo en proporción al número de adultos presentes. La mortalidad en

cambio se refiere a la proporción de individuos presentes en un momento que muere en determinado período de tiempo. Las poblaciones aumentan en virtud de que ocurran más nacimientos que muertes. Por el contrario, si hay más muertes que nacimientos el tamaño de las poblaciones disminuye; entonces, si en una población el número de nacimientos es igual al número de muertes, su tamaño permanece estable (Begon *et al.*, 1996).

Las curvas que se obtienen al graficar el número de individuos que continúan vivos a lo largo del tiempo se conocen como curvas de supervivencia. Las curvas de supervivencia muestran la disminución en el número de individuos a medida que aumenta su edad o el tiempo. Así mismo, sirven para resaltar los cambios más importantes en las tasas de mortalidad de los individuos y para visualizar las edades de mayor supervivencia y de mayor número de muertes. En su extremo, la curva da un indicador de la longevidad máxima de una planta. En el desierto sonorense varias especies de plantas perennes pueden ser inestables en el tiempo, por ejemplo *Carnegiea gigantea* (sahuaro), se reproduce esporádicamente y sus poblaciones fluctúan en décadas o escalas de tiempo más largas (Pierson y Turner, 1998). Otras poblaciones como *Larrea tridentata* y *Cercidium microphyllum*, especies longevas del desierto sonorense, aparentemente presentaban estabilidad y repentinamente en pocos años, mostraron alta mortalidad y poco reclutamiento. Sin embargo, *Prosopis* sp. y *Encelia* sp. incrementaron sus poblaciones, demostrándose un gran contraste entre las fluctuaciones poblacionales de distintas especies y ambientes (Turner, 1990).

En una población, la proporción de individuos en cada grupo de edad respecto al tamaño total del grupo conforma su distribución o estructura por edades. Sin embargo, en las plantas, como típicamente también en otros organismos, no se reconoce fácilmente la edad de un individuo, de manera que la estructura de poblaciones se describen por grupos reconocibles y que supuestamente son diferentes en las características de mortalidad y reproducción. Por ejemplo, las

plántulas, los juveniles, los reproductivos vigorosos y los adultos debilitados. En el caso de *Pachycereus pringlei*, si bien hay individuos de tamaño y forma muy distintos, también abundan los intermedios y casos problemáticos, en particular por la variabilidad de la ramificación. No obstante, en el caso de poder seguir, a través del tiempo, a una cohorte de individuos identificables, al menos esa parte de su historia se puede contar en tiempo transcurrido.

Por otro lado, una población tiene estructura y dinámica en cuanto a la reproducción, habiendo una variedad de sistemas reproductivos en las plantas en los cuales hay más de un tipo morfológico y de función sexual entre los individuos. El sistema reproductivo puede influir en la demografía por sus implicaciones de gastos diferenciales entre tipos de plantas (Lloyd, 1980) y esto es de relevancia particular en *P. pringlei* ya que presenta tres formas sexuales (Fleming *et al.*, 1994, 1998). También, la proporción de los sexos puede influir en la dinámica poblacional si el apareamiento no es libre y universal. En las plantas, si la fecundación cruzada es necesaria, se requiere de un vector externo para lograr el movimiento del polen y la polinización y la distribución relativa de individuos de cada sexo puede afectar el éxito reproductivo de cada individuo.

1.1.2. Reclutamiento y mortalidad

El reclutamiento es la incorporación de nuevos individuos a la población, que incrementa el número de individuos en un área dada. Para nuestro caso, reclutamiento no es la aparición de plántulas, es decir aquellas menores a un tamaño que se dificulte observar en la imagen fotográfica (aproximadamente $< 1\text{m}$), si no el establecimiento efectivo de individuos durante periodos más largos, donde estos ya se presentan como juveniles ($> 1\text{ m}$). La mortalidad comprende la muerte de las plantas por diversas causas. Lugo y Scatena (1996), en un estudio de árboles tropicales, proponen que la mortalidad se presenta con cuatro causas:

la primera por procesos endógenos, genéticamente dados, que condicionan a la senescencia (definida como un proceso de debilitamiento celular, que finaliza con la muerte de células, tejidos u órganos), puesto que son más vulnerables que las más jóvenes y como resultado generalmente mueren a causa de una combinación de causas intrínsecas y extrínsecas. La segunda, por la acción de sustancias tóxicas naturales, agentes patógenos, parásitos o consumidores y puede ser súbita o gradual y ocurrir local o masivamente, afectando mayormente a los más débiles o viejos. La tercera es ocasionada por cambios en el ambiente, que reducen o eliminan una entrada necesaria de materia o energía. La cuarta causa, disturbios exógenos, por ejemplo, cuando un ecosistema es impactado mecánica o químicamente por una fuerza externa (huracán, un incendio, lluvia ácida, etc.). Cada causa tiene diferente periodicidad y frecuencia y opera en escala espacial distinta.

Se han realizado muchos estudios de reclutamiento y mortalidad para plantas perennes en distintos ecosistemas, las zonas áridas no han sido la excepción. Recientemente, en el desierto de Namibia, África, Rohde y Hoffman (2012) condujeron un trabajo sobre la comparación mediante fotografía repetida de cambios a largo plazo, más de 130 años, de la vegetación en los pastizales (pastos, arbustos y árboles) de un gradiente climático de 1200 km, demostrando que los patrones de cambio están relacionados con la precipitación media anual y que por debajo del umbral de 250 mm hubo pocos indicios de una disminución en la cubierta vegetal, permaneciendo relativamente estable desde 1876, aunque siendo evidente un estado de invasión por arbustos. De forma similar Turner (1990), además de comparar cambios con fotografía repetida, contabilizó mediante cuadrantes permanentes, muertes y nuevos individuos en un sistema abierto, pero poco vulnerable a animales domésticos u otros impactos antropogénicos. Notó que *Larrea tridentata* y *Cercidium* sp. disminuyeron considerablemente durante la primera mitad del siglo, presentando un reclutamiento nulo o muy escaso. Sin embargo, *Prosopis* sp. aumentó 200 veces y

Carnegiea gigantea aumentó cuatro veces su número en el mismo periodo de tiempo, mostrando además tres picos principales de establecimiento de plántulas. Los procesos de reclutamiento y mortalidad se evaluaron con registros climáticos regionales, encontrando que la alta mortalidad de algunas especies fue probablemente por sequías prolongadas. Al contrario el reclutamiento se relacionó con periodos de precipitación inusualmente fuertes durante ciertas temporadas. Se han documentado los efectos de la sequía en las plantas perennes en los desiertos de Sonora y Mojave. Hereford *et al.* (2006) y Webb *et al.* (2003) documentaron la naturaleza de los cambios de precipitación y las respuestas asociadas de plantas perennes del Desierto de Mojave. Hamerlynck y McAuliffe (2008) mostraron que en un sitio en el desierto de Mojave las respuestas de las plantas a la sequía varían considerablemente en función de los tipos de suelos. Miriti *et al.* (2007) documentaron la mortalidad de las plantas perennes en las parcelas permanentes en un sitio cerca de la transición de los desiertos de Sonora y Mojave. Bowers y Turner (2001) y Bowers (2005) documentaron mortalidad de diversos arbustos y el árbol *Cercidium microphyllum* cerca del margen noreste del desierto de Sonora, en el área de Tucson, Arizona. Los resultados de estos estudios fueron diferentes con respecto a las relaciones entre la mortalidad y el tamaño de las plantas de las especies individuales. En algunos casos, las plantas más grandes mostraron una mayor mortalidad (Bowers y Turner, 2001; Hamerlynck y McAuliffe, 2008), mientras que en otros, las plantas más pequeñas son más susceptibles (Miriti *et al.*, 2007).

Especialmente en zonas áridas, otro factor o complejo de factores, que influyen en el establecimiento de plántulas a nivel del micrositio, ocurre al lado de arbustos o de otros objetos substancialmente más altos que la plántula. Este evento es conocido como nodricismo (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Drezner y Garrity, 2003; Zúñiga *et al.*, 2005; Drezner, 2006). Un mecanismo de facilitación, que provee este fenómeno es que el dosel de los arbustos crea un micro hábitat donde está atenuada la radiación solar directa y consecuentemente la temperatura del

suelo. Otros mecanismos son que los arbustos ofrecen refugio contra herbívoros o que suelen mejorar el contenido de nutrientes en el suelo derivados de la descomposición hojarasca que producen o capturan (Jaksic y Fuentes, 1980; Turner *et al.*, 1966; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Zuñiga *et al.*, 2005). Típicamente los estudios del nodricismo tienden a enfocarse en plantas pequeñas, en su fase de establecimiento y no a partir de estar establecidos. A tiempos más largos se ha considerado que el huésped puede llegar a competir con el hospedero, hasta suprimirlo, dada la escasez de recursos (principalmente agua) en zonas áridas y semiáridas. En dado caso, al menos a micro escala, la relación puede volverse cíclica (Vandermeer, 1980; McAuliffe, 1984; Franco y Nobel, 1989; Flores-Martínez *et al.*, 1994; Cazón *et al.*, 2000; Maestre *et al.*, 2005) y con cierta sincronía entre micro sitios podría resultar en ciclos poblacionales. Otros factores tales como la composición del sustrato y el desarrollo del suelo (McAuliffe, 1991), la duración del periodo seco y el efecto del pastoreo de ganado son importantes en la determinación de la densidad de cactáceas, reflejo de reclutamiento, en un lugar particular (Jordan y Nobel, 1981, 1982; Nobel, 1989; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Parker, 1993; Bowers *et al.*, 1995; Turner *et al.*, 1996; Bowers, 1997; Pierson y Turner, 1998; Esparza-Olguín *et al.*, 2002; Malo *et al.*, 2011).

1.1.3. Clima, cambio climático y demografía

Puesto que el clima influye en la fisiología de los organismos, también es un factor en los procesos demográficos locales y sus patrones geográficos deben afectar fuertemente a su distribución. El siglo XX ha experimentado una clara tendencia de calentamiento, con la temperatura media global aumentando alrededor de 0.6 ° C (Jones *et al.* 2001) y se prevé un aumento de 0.2 °C por década en el probable caso de inacción masiva por la gente (IPCC, 2007). Por supuesto los efectos regionales y locales pueden ser mucho mayores o menores. México no es la excepción a estos cambios; Pavía *et al.* (2008)

confirman la evidencia de una reciente tendencia de calentamiento en todo el territorio mexicano, mayormente acentuado respecto a temperaturas máximas y mínimas de veranos. Se proyectan escenarios para la península de Baja California con un incremento en la temperatura y una disminución en la precipitación anual en los próximos 20 años (Arriaga-Ramírez y Cavazos, 2010). Una de las posibles consecuencias del calentamiento climático sería el desplazamiento del ámbito favorable a especies de plantas a mayores elevaciones y latitudes, ya que el clima al que están adaptadas se desplazará (Walther *et al.*, 2002). Muchas especies no tendrán la facilidad de seguir el clima al que están adaptadas (Huntley 1991; Davis y Shaw 2001), debido a otras limitaciones propias de cada especie y al efecto de fragmentación del hábitat por la actividad antropogénica, entre otras razones (Halpin, 1997; Honnay *et al.*, 2002). Los estudios actuales tienden a ser no demográficas sino geográficas (p. ej. Aguirre Gutierrez y Duivenvoorden, 2010), modelos más mecanicistas han tratado el tema en climas sujetos a heladas extendidas (p. ej. Shugart *et al.*, 1992).

La variabilidad interanual del clima es un fenómeno que ha ocurrido siempre y que a su vez varía mucho en sus dimensiones, intensidades y temporalidad. La mayoría de las especies toleran variaciones a corto plazo a través de la plasticidad fenotípica. Sin embargo, más allá del punto en el cual los individuos son capaces de tolerar cambios en el clima, cambios dentro de las poblaciones y en la distribución, además de adaptación evolutiva, son inevitables (Lynch y Lande, 1993). Existe cierta preocupación sobre las respuestas adaptativas de los organismos sésiles, como las plantas, al cambio climático. En este sentido Foden *et al.* (2007), investigaron los posibles impactos del cambio climático en todo el rango geográfico de *Aloe dichotoma*, planta perenne y longeva del desierto de Namibia. Mediante censos posicionales y análisis fotográficos probaron que existe fuerte evidencia que esta especie está cambiando su ámbito de distribución y además, hay una disminución de la población. Se evidenciaron diferencias en los

patrones de mortalidad de la población a lo largo de la latitud y altitud. Esto responde al argumento que las especies responden al calentamiento climático al cambiar sus rangos de distribución a mayores altitudes y latitudes, donde las condiciones suelen ser menos hostiles. Foden *et al.* (2007) sugieren que los ecosistemas desérticos pueden llegar a ser cada vez más hostiles para la biota endémica, debido a la intensificación del calentamiento global.

Las plantas suculentas de gran tamaño que habitan zonas áridas en varias partes de la tierra están adaptadas a condiciones de clima hostil para los humanos, por ejemplo especies arborescentes de *Euphorbia*, *Aloe* y *Pachypodium* en Sudáfrica y cactáceas en América. Sin duda, las variaciones climáticas en estos ecosistemas han sido elementos importantes en la explicación de los cambios en las poblaciones de plantas perennes (Turner *et al.*, 2003; Rohde y Hoffman, 2012). Como en otras especies longevas de zonas áridas, las poblaciones de *P. pringlei* están sujetas a una alta variabilidad climática y otros contrastes ambientales. Para ellas, es de importancia que los estudios poblacionales consideren ámbitos geográficos amplios y evidencia histórica sobre el clima, basada en largos periodos y a su vez, además de conocer otros patrones en el ámbito que llevan su tiempo en manifestar su influencia en la dinámica poblacional.

1.1.4. Estudios demográficos en *Pachycereus pringlei*

Pachycereus pringlei cuenta con poblaciones con registros acerca de su estado biológico que comparan en espacio y tiempo la abundancia de individuos. Por ejemplo, bajo una interpretación de edades de distintos suelos aluviales adyacentes en un sitio local, McAuliffe (1991) propuso que las tasas de reclutamiento fueron mayores en suelos relativamente jóvenes. Esto indica que el estado de las poblaciones de *P. pringlei* en parte estaría estructurado en espacio y tiempo según la distribución de los estados de pedogénesis. Sin embargo, se

usaron las estructuras de tamaños sin conocer si las plantas crecen igual en diferentes sustratos. Otro estudio en la misma parte norteña peninsular del ámbito de *P. pringlei*, abarcó muchas cuencas hidrológicas y registró mortalidad y reclutamiento a plazo de décadas, sin perfilar las estructuras poblacionales (Bullock *et al.*, 2005). Esto llevó a sugerir que el cambio neto en poblaciones locales ha sido diverso pero generalmente poco en los últimos 100 años, que el tiempo y no el sustrato fueron dominantes en los procesos y que la longevidad de *P. pringlei* en esta región sería de varias centenas de años. Recientemente, Medel-Narvaez *et al.* (2006) describieron la estructura de tamaños y la abundancia de *P. pringlei* en sitios que reconocieron como poblaciones densas, llamadas “cardonales” cubriendo el rango total de distribución. Evidenciaron una variación sobre la península de más de un orden de magnitud en densidad, en sentido contrario a la latitud y la sequía. En contraste, las poblaciones del continente no mostraron asociación significativa con la latitud y la lluvia. No se esclareció la definición de cardonal o el sistema de elección de sitios.

Lo anterior sugiere, al menos en la península, que el estudio de la supervivencia requiere una vista a largo plazo, que los análisis locales deben respetar variaciones en el sustrato y que la variación geográfica del clima podría causar variaciones geográficas en la dinámica poblacional.

Otros trabajos realizados en el sur de la península, principalmente por Bashan *et al.* (1995) y Dubrovsky y León de la Luz (1996) han documentado dos factores que están destruyendo gradualmente las poblaciones de *P. pringlei* en Baja California Sur. Por un lado está el cambio de uso del suelo con la extensión de las actividades agrícolas, por otro lado hay un fenómeno aparentemente natural que afecta plantas adultas y destruye poblaciones completas de *P. pringlei*, descrita como el síndrome de decaimiento y aplanación apical; enfermedades que en un futuro podrían afectar la densidad poblacional.

1.1.5. Fotografía repetida y demografía

La forma tradicional de medir aspectos de demografía en plantas ha sido principalmente mediante el recuento directo contemporáneo de las mismas, identificándolas de forma individual, en determinado número de sitios previamente definidos con presencia de la especie, conocidos como cuadrantes permanentes (Harper, 1977). Así se podrían detectar tendencias en la dinámica de las poblaciones a partir de la comparación de los censos sucesivos. Cuantos más censos se realicen, o lo que es lo mismo, cuanto más larga sea la serie de tiempo, mejor será el conocimiento de la dinámica de la especie, ya que no solo se determinará la tendencia general sino también su variabilidad temporal, uno de los factores que más puede afectar al riesgo de extinción de una población. Sin embargo, este objetivo puede resultar difícil de cumplir en los casos donde se pierda el interés en futuros investigadores sobre esas poblaciones, o donde los recursos económicos para frecuentar los sitios de censo no lo permitan, o que los sitios sufren catástrofes y la población desaparece en una contingencia.

El método de seguimiento de los paisajes por fotografía repetida es otra alternativa en ciertos tipos de vegetación y paisaje. La técnica de fotografía repetida es simple: consiste en obtener fotografías de paisaje de varios años atrás, localizar los sitios donde se tomó la imagen cuidando tener la máxima precisión posible en la posición de la cámara, volver a capturar la vista y analizar las diferencias entre fotografías antiguas y recientes (Rogers *et al.*, 1984, Webb *et al.*, 2010).

En sitios adecuados y con precisión de la repetición es fácil identificar un mismo individuo u objeto en la foto antigua y actual, con lo cual es posible aplicarla a la investigación de cambios en la dinámica de poblaciones con o sin perturbar (p. ej. Tschirley y Wagle, 1964; Webb *et al.*, 1987; Turner, 1990; Bowers *et al.*, 1995; Bullock *et al.*, 2005; Duncan *et al.*, 2006; Foden *et al.*, 2007) y además lo que a

este trabajo concierne, cuantificar el reclutamiento y la mortalidad (Bullock y Turner, 2010).

El método de la fotografía repetida se ha utilizado en todo el mundo (Webb *et al.*, 2010), aunque su combinación con la demografía ha sido limitado. Los investigadores norteamericanos lo han utilizado intensivamente desde los años 1960, en las investigaciones sobre las dinámicas de los paisajes en el Oeste de los Estados Unidos (Rogers *et al.*, 1984). Se apoyaron en los archivos fotográficos constituidos por las expediciones geográficas y naturalistas realizadas a finales del siglo XIX, así como en las fuentes de académicos y los servicios forestales y agrícolas. Entre los trabajos más destacados, se puede citar el *Changing Mile*, realizado en 1965 por el U.S. Geological Survey Desert Laboratory y prolongado en los años 1990 (Turner *et al.*, 2003), para el análisis de la vegetación en Arizona y Sonora.

Aunque se puede aplicar en contextos muy locales (Duncan *et al.*, 2006; Tschirley y Wagle, 1964) una de las ventajas del método es la posibilidad de hacer estudios geográfica y ambientalmente amplios mientras se mantiene la base de análisis por individuos reconocidos (Bullock *et al.*, 2005; Foden *et al.*, 2007). Además, al ser una herramienta práctica y sencilla y de interpretación rápida para mostrar modificaciones geomórficas, cambios en la vegetación y efectos de perturbación natural o antropogénicos, esta puede ser empleada en varios campos académicos, por ejemplo ecología o geología. En particular, para este trabajo, en comparación con otras metodologías, una de las ventajas y quizás la más importante es en términos logísticos, ya que podemos realizar un análisis geográfico y temporal amplio, gracias a la continuidad y objetividad del seguimiento fotográfico, sin la necesidad de censar por décadas o tiempos más largos a poblaciones establecidas. Además, no depende de datos derivados de otros investigadores que estudian este tema con varios años de anticipación, sino más bien se aprovecha el contenido de recuerdos paisajísticos de cualesquier

persona. Sin embargo, hay que mencionar que aunque la metodología nos permite cubrir enormes espacios y tiempos, es difícil obtener aspectos demográficos más finos en comparación con cuadrantes permanentes (Bullock y Turner, 2010).

Para Baja California se cuenta con un archivo fotográfico que empieza con el recorrido transpeninsular del botánico T.S. Brandege (1889) e incluye otros exploradores importantes como E. A. Goldman (1905, ver Nelson, 1922), L.M. Huey (de 1923 a 1940) y J.R. Hastings y R.M. Turner (de 1963 a 1972). Para la gran mayoría de las fotos, también se cuenta con una repetición precisa, tomada en los años después de 1996 por Bullock y colegas.

1.2. Objetivos

Objetivo general:

Evaluar los papeles del tiempo y de los factores climáticos, incluyendo sus variaciones históricas, en el reclutamiento y mortalidad de *Pachycereus pringlei* a lo largo de su distribución en la península de Baja California.

Objetivos particulares:

- 1) Cuantificar de la variación en las tasas de reclutamiento y mortalidad en diferentes poblaciones de *Pachycereus pringlei* y en diferentes periodos dentro de estas.
- 2) Relacionar índices climáticos, basados en la variación histórica de la precipitación y la temperatura, con mortalidad y reclutamiento en las poblaciones de *Pachycereus pringlei*.
- 3) Determinar variaciones geográficas de las tasas de reclutamiento y mortalidad de *Pachycereus pringlei* en las relaciones con el clima.
- 4) Considerar la relación de anomalías en reclutamiento y mortalidad con factores como eventos meteorológicos extremos, uso del suelo, sustrato y factores bióticos persistentes o eventuales.

Capítulo 2

Materiales y Métodos

2.1. Especie de estudio

2.1.1. Descripción general

Pachycereus pringlei (S. Watson) Britton & Rose (Cacteaceae) es una planta columnar y arborescente que puede alcanzar hasta 20 metros de altura, con ramificación escasa o moderada y en su caso candelabroiforme con ramas gruesas y verticales, entonces con un tronco de 1 a 2 metros de altura, hasta más de 1 m de diámetro, muy leñoso. El eje principal y las ramas a menudo presentan constricciones, son espinosas o en algunas sin espinas como en las partes más viejas de los tallos. Sus costillas varían de 11 a 15 (Turner *et al.*, 1995). Puede llegar a pesar más de dos toneladas (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991; Salak, 2000).

2.1.2. Descripción floral y sexo

La zona floral comprende de unos 2 m a partir del ápice hacia abajo. Las aréolas son grandes, con fieltro amarillo-café, generalmente confluyente o conectado por un surco y por lo común sin espinas. Las flores se presentan entre los azimut 53° a 272° (Sureste-suroeste), las flores abren en el atardecer o en la noche y cierran aproximadamente a medio día del siguiente día (Tinoco-Ojanguren y Molina-Freaner, 2000). Sus principales polinizadores son murciélagos, aves e insectos (Moran, 1962; Fleming *et al.*, 1994). La floración es en primavera, entre los meses de abril y junio (Shreve, 1964; Moran, 1968; Felger y Moser, 1985; Cancino *et al.*, 1993). Durante mayo se registra el periodo de mayor apertura floral, misma que se asocia con una alta actividad de polinizadores. Fleming *et al.* (1998) proponen que el principal polinizador es el murciélago lengüilargo *Leptonycteris curasoae*.

La biología reproductiva de *Pachycereus pringlei* es compleja. Los estudios sugieren que en su distribución puede presentar poblaciones trióicas (presentes individuos femeninos, hermafroditas y masculinos) y poblaciones ginodióicas, caracterizadas por la exclusiva presencia de individuos femeninos y hermafroditas (Fleming *et al.*, 1998; Molina-Freaner *et al.*, 2003). Fleming *et al.* (1998) proponen que la proporción relativa de sexos de *P. pringlei* está determinada por la abundancia de polinizadores.

2.1.3. Distribución

Pachycereus pringlei es el cactus columnar de más amplia distribución en el Desierto Sonorense (Turner *et al.*, 1995; Figura 1). *P. pringlei* está presente en la mayor parte de la península de Baja California, la mayoría de las islas del Golfo de California y en el área costera central de Sonora. La localidad reportada más al norte en la península es el Paso de San Matías (31.31°N); encontrándose al sur, excepto en las sierras altas, hasta San Pedro en la región de El Cabo (22.52°N). En Sonora abunda en una faja de aproximadamente 50 km de ancho que se extiende desde 27.49°N al norte de Ciudad Obregón hasta 30.13°N cerca del municipio de Pitiquito (Turner *et al.*, 1995). Se establece preferentemente en terrenos aluviales y en menor densidad, también suele establecerse en laderas rocosas con fuerte pendiente (Shreve, 1964; Turner *et al.*, 1995).

2.1.4. Importancia ecológica

Pachycereus pringlei, además de su impacto paisajístico alcanzando hasta 20 m de altura y más de dos toneladas de peso (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991; Salak, 2000), aunque no formalmente documentado, brinda un servicio ecológico para la fauna ya que provee de alimento a las especies que cohabitan en su medio (como aves, murciélagos, hormigas y abejas), las que a su vez,

participan en la polinización y dispersión de semillas. Un ejemplo extremo es la asociación simbiótica con el murciélago *Leptonycteris curasoae* (Fleming *et al.*, 1996). Además sus ramas, tronco y raíces sirven como refugio para aves, mamíferos y reptiles (León de la Luz *et al.*, 2003).

2.1.5. Usos

Se aprovechan las costillas leñosas como vigas en la construcción de habitaciones, como bastón y como herramienta para bajar frutos de otros cactus. En Sonora se ha documentado, que con las semillas en los pueblos Seris hacen una harina con la que preparan algunos alimentos, pero se desconoce si hoy en día aún tienen esta práctica. También, agregando agua a las semillas tostadas y molidas se preparaba una bebida común entre los Seris. Las semillas sirven como alimento para las aves de corral y con el fruto se acostumbra hacer vino (Felger y Moser, 1985).

Pachycereus pringlei tiene un valor paisajístico único, en los escenarios del desierto. Es utilizado con fines estéticos en jardinería local y foránea, como también se usa su imagen en muchos medios populares como ícono del desierto.

2.1.6. Estado de conservación

Pachycereus pringlei no se encuentra aún en estatus de riesgo o amenaza según la Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010 (SEMARNAT, 2010), ni se menciona en CITES (Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres). La distribución de *P. pringlei* a través de la península de Baja California es amplia y el número de individuos es muy grande, según Medel-Narvaez *et al.* (2006), la abundancia de cardón varía de 22 a 10,250 plantas por hectárea a través de su área de

distribución. Dentro de la península, la abundancia varía desde 22 hasta 554 plantas / ha, dentro de la parte continental, en Sonora, la densidad varía desde 27 hasta 88 plantas /ha, mientras que la abundancia en las islas del golfo de California es mucho mayor, desde 202 a 10,250 plantas /ha. El aislamiento de la península de Baja California mantiene aún poco impactadas a la mayoría de las áreas con presencia de la especie y las islas del golfo de California poseen altas densidades de *P. pringlei* intactas. En la parte costera de Sonora, a pesar de ser explotada principalmente por actividades agrícolas, no existe evidencia hasta el momento, que las poblaciones de *P. pringlei* estén amenazadas o en riesgo.

2.2. Área de estudio

Se analizaron fotografías de distintas poblaciones de *Pachycereus pringlei* cubriendo la mayor parte de su distribución en la península (faltando, por cuestiones técnicas y logísticas, las islas del Golfo y las poblaciones Sonora para completar su ámbito total). Los sitios abarcan desde el Paso San Matías, al norte, hasta cerca de la ciudad de La Paz en el sur (Figura 1).

2.2.1. Breve descripción geográfica y geológica

La península de Baja California es una porción larga y estrecha de tierra que está localizada en el noroeste de México. Se extiende de Noroeste a Sureste en más de 10° de latitud y aproximadamente 1400 km, paralelamente al litoral continental mexicano. Su ancho varía entre los 45 y 200 Km dando una superficie aproximada de 143,600 km². Está unida al continente por la parte norte, flanqueada hacia el oeste por el Océano Pacífico y al Este por el Golfo de California; el Trópico de Cáncer la atraviesa en su parte Sur, de manera que

queda dentro de la zona tropical y el resto dentro de la subtropical del Hemisferio Norte.

El relieve de la península de Baja California consiste en una serie de cadenas montañosas casi continuas unas de otras, que recorren la península en sentido longitudinal manteniéndose más cercanas al Golfo de California, formadas básicamente por un núcleo granítico (INEGI, 1995), aunque hay muchas áreas de actividad volcánica en el centro y sur. Hay dos llanuras grandes, las de Vizcaíno y de Magdalena, pero en la mayor parte los valles no son grandes. La altura de las crestas de las sierras no es uniforme pero en pocos lugares sobrepasa los 1500 m excepto en las sierras de los extremos norte y sur de la península.

El origen de la península se le atribuye a un eje de emersión que recorre en forma longitudinal el fondo del Golfo de California. Al ir emergiendo, las placas se deslizan en sentidos contrarios, con lo que se amplía el ancho del golfo y se separa la península del continente. Este suceso se estima que inició hace unos 20 millones de años (INEGI, 1995).

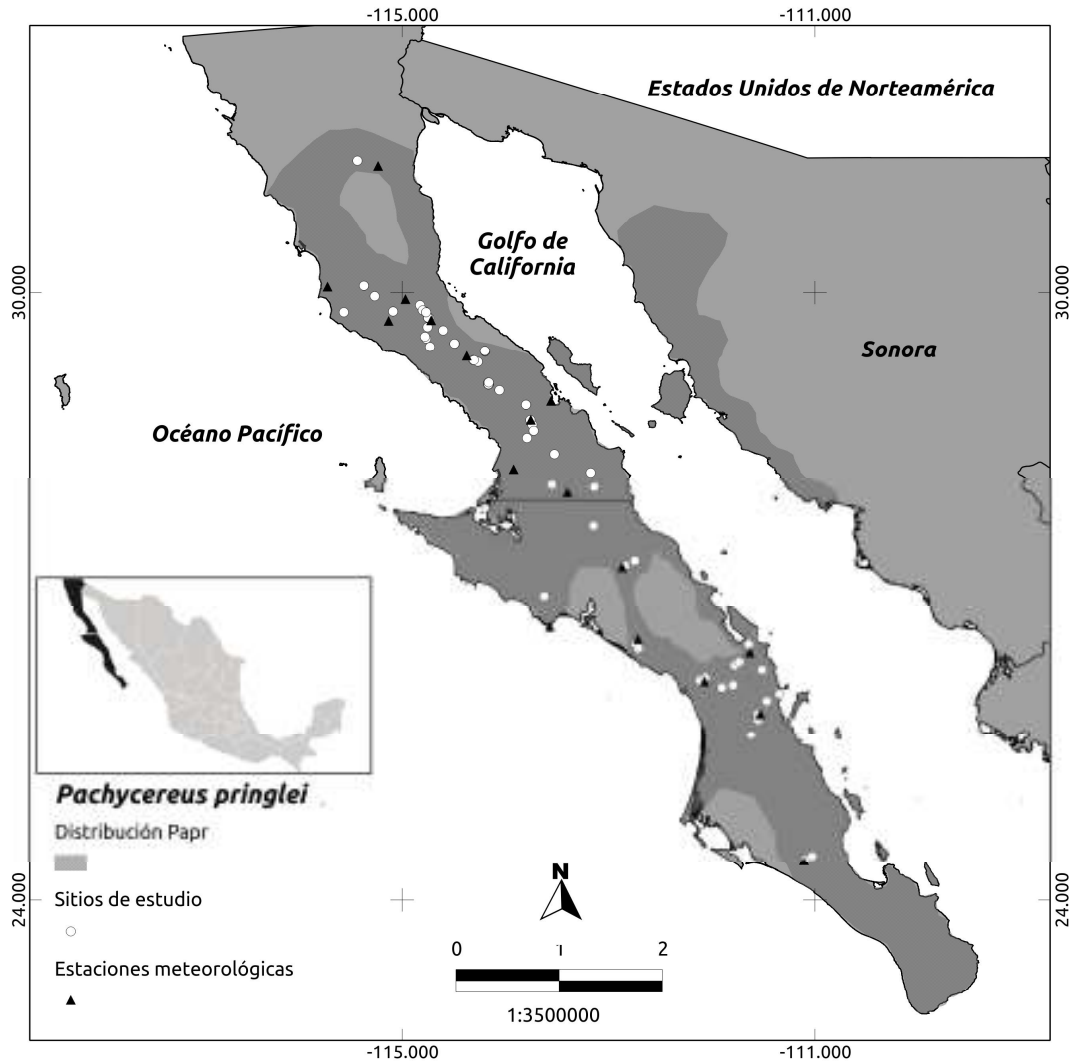


Figura 1. Región noroeste de México, con el ámbito geográfico de *Pachycereus pringlei* (basado en Turner et al., 1995, p. 306) y la localización de los sitios de estudio y las estaciones meteorológicas utilizadas.

2.2.2. Tipos de Clima

Aproximadamente el 70% de la península ha sido considerada como árida (Shreve y Wiggins, 1964). Debido a su posición geográfica, la península queda bajo la influencia, tanto del centro semipermanente de alta presión del Pacífico norte (CSAP), como de la corriente oceánica de California (Salinas-Závala *et al.*, 1990).

Existen distintos trabajos sobre la caracterización del clima de la península, pero el alto grado de variabilidad en la precipitación dificulta resumirla (García y Mosiño, 1968) como también el problema de continuidad en la red meteorológica. Se mantienen sobre la península condiciones de aridez con la variabilidad asociada a ella (Bullock, 2003). Sin embargo, los distintos autores coinciden en una estratificación regional, donde el noroeste se caracteriza por zonas con influencia templada y el sureste con eminente influencia tropical (Salinas-Závila *et al.*, 1990).

De manera general, aunque la topografía complicada genere un mosaico climático con un número considerable de variantes dentro de las distintas provincias bioclimáticas, la península se encuentra en un régimen definido principalmente por la pluviosidad si tomamos en cuenta que los periodos de lluvias se concentran en dos épocas al año, las lluvias de invierno provenientes de frentes en la circulación general de latitudes medias y lluvias de verano de origen regional tropical o más cercana a la península (Douglas *et al.*, 1993; Farfán, 2005).

Sólo basta agregar que por su posición geográfica, en la época de verano-otoño, la región del Sureste se encuentra bajo la influencia de la actividad ciclónica del Pacífico Tropical, la cual proporciona masas de aire húmedo que, al encontrar a su paso las elevaciones presentes en esta zona, origina lluvias de intensidad regular. Asimismo, en el Noreste, en la época de invierno-primavera, la cercanía de la corriente de California crea condiciones de condensación a baja altura y unido a la circulación aérea que acarrea masas de aire húmedo hacia el continente, da origen a lluvias de poca intensidad y relativamente prolongadas (Salinas *et al.*, 1990). Por su parte, la región central y sur está influenciada por celdas subtropicales de altas presiones, caracterizándose por tener un régimen de lluvia intermedio entre verano e invierno, aunque con mayor influencia de temperaturas del Golfo de California (Reyes y Rojo, 1985).

2.2.3. Tipos de vegetación

Shreve (1964) reconoce cuatro subdivisiones del Desierto Sonorense presentes en la península de Baja California: Valle del Bajo Colorado, Costa Central del Golfo, Región de Vizcaíno y Región Magdalena. Estas fueron basadas en especies y formas de vida predominantes en la vegetación.

Un estudio reciente con base en Shreve 1964, realizado por González-Abraham *et al.* (2010); ver la Figura 2, delimita “ecorregiones” de manera más puntual. En este sistema, *P. pringlei* se encuentra asociado marginalmente al Matorral Costero y Matorral Costero Rosetófilo, en abundancia con el Desierto de San Felipe, Desierto Central, Costa Central del Golfo, Desierto de Vizcaíno y Planicies de Magdalena (antes de su desmonte) y en menor grado con Sierra la Giganta, Matorrales Tropicales y selvas bajas del Cabo. Notamos que el *P. pringlei* solo se ha registrado hasta los 1200 m de elevación (Turner *et al.*, 1995).

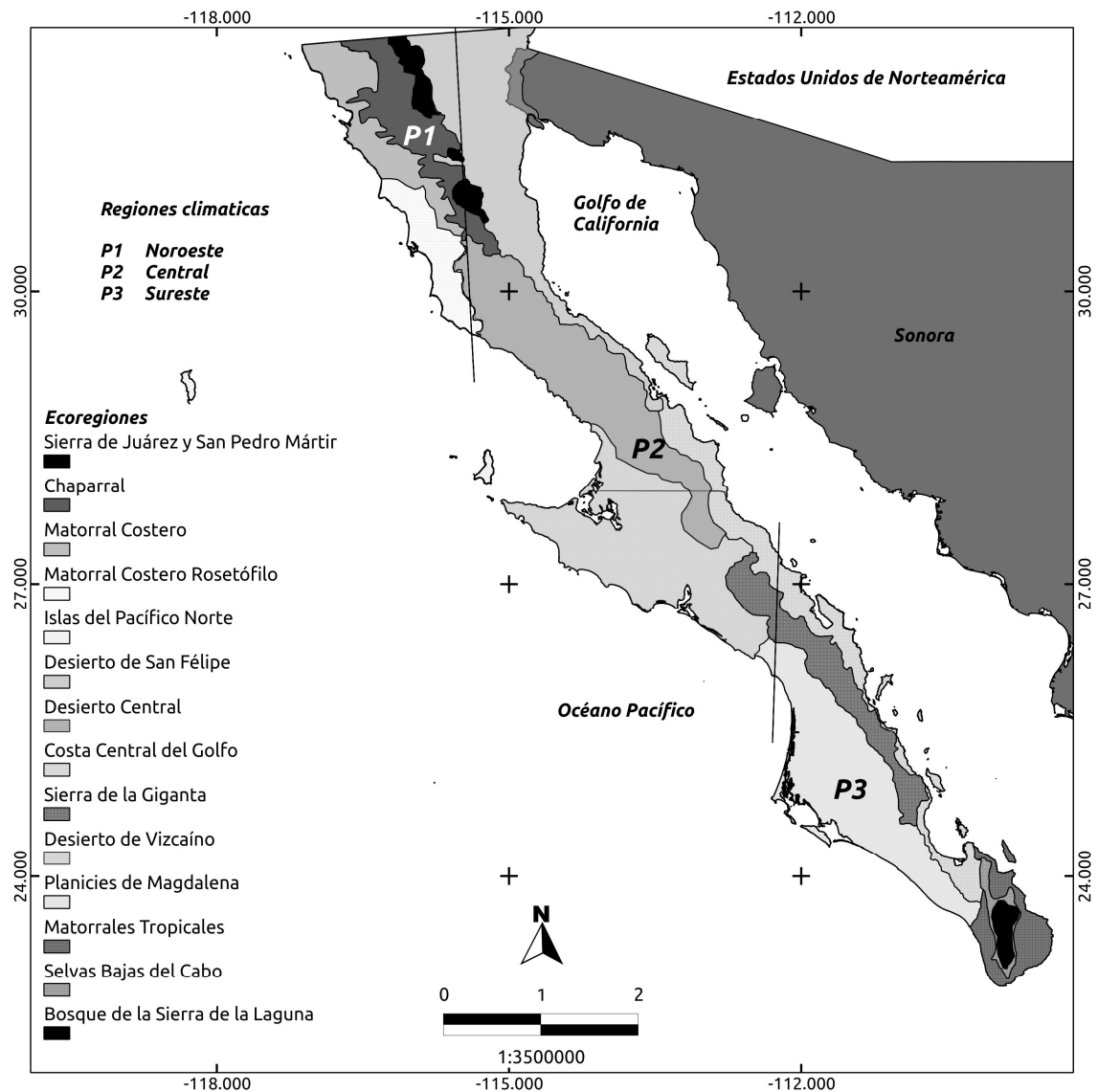


Figura 2. División de la península en tres regiones climáticas respecto al régimen de precipitación (basado en Reyes y Rojo Salazar, 1985) y ecoregiones de la península de Baja California (basado en González-Abraham et al., 2010, p. 76).

2.3. Datos climáticos

Los datos climáticos utilizados para este trabajo se obtuvieron de la base de datos Programa Estatal de Acción ante el Cambio Climático para Baja California (PEACC-BC), la que a su vez deriva de la información contenida en la base de datos observados de temperatura y precipitación diarias del programa ERIC III de la Comisión Nacional del Agua (CONAGUA), con datos hasta el 2008 (PEACC-BC, 2010). Una vez revisada la base de datos se realizó una selección de las estaciones meteorológicas, con la intención de representar la historia anual del clima para cada sitio con fotografía repetida. Se eligieron a aquellas estaciones que se encuentran más cercanas a los sitios de estudio (Figuras 1 y 3) y que además cuentan con un periodo amplio de datos de lo más completos disponibles. Sin embargo no en todos los casos fue esto posible. Se trabajó con la información de datos mensuales históricos para temperaturas y precipitación de una selección de 16 estaciones (Tabla 1). En los casos de registros más cortos que el lapso entre fotografías, se aceptó el clima más reciente como representativo.

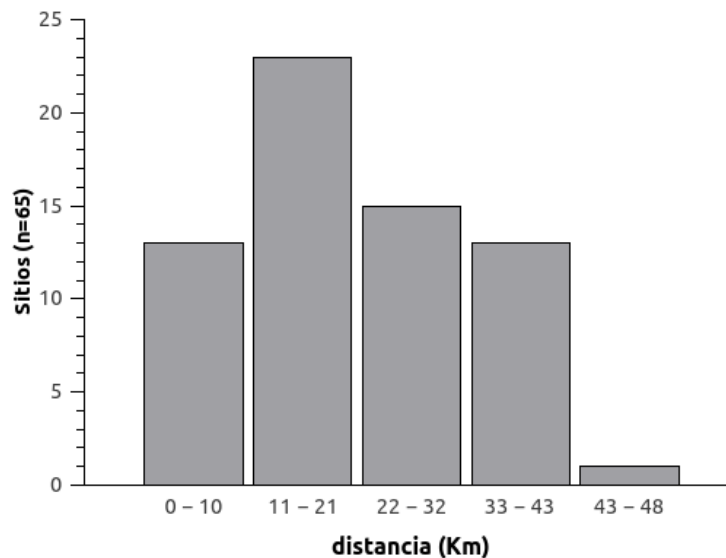


Figura 3. Cercanía de las estaciones meteorológicas (n=16) a los sitios con fotografía repetida(n=83).

Tabla 1. Listado de la selección de 16 estaciones meteorológicas para la península de Baja California, ordenadas por latitud.

Clave	Estación	Latitud	Longitud	Alt. MSMN	Años datos
2059	SANTA CLARA	31.250	-115.233	410	1962 - 2008
2022	EL ROSARIO	30.059	-115.723	24	1953 - 2008
2043	SAN AGUSTIN	29.936	-114.968	577	1956 - 2008
2051	SAN LUIS BAJA CALIFORNIA	29.728	-114.719	552	1961 - 2002
2006	CHAPALA	29.375	-114.374	662	1953 - 2008
2039	PUNTA PRIETA	28.929	-113.557	205	1954 - 2008
2044	SAN BORJA	28.744	-113.753	434	1955 - 2008
2040	RANCHO ALEGRE	28.257	-113.920	59	1954 - 2008
2015	EL ARCO	28.027	-113.399	272	1953 - 2008
3052	SAN IGNACIO	27.963	-112.909	121	1938 - 2008
3047	PUNTA ABREOJOS	26.700	-113.570	10	1955 - 2008
3055	SAN JOSE DE GRACIA	26.580	-112.720	195	1956 - 2008
3016	EL ROSARITO	26.450	-111.630	122	1941 - 2008
3029	LA PURISIMA	26.170	-112.070	95	1938 - 2008
3054	SAN JAVIER	25.850	-111.530	440	1953 - 2008
3042	PENJAMO	24.392	-111.107	24	1952 - 2008

2.3.1. Procesamiento de datos climáticos

Se ordenaron los archivos por estación meteorológica y sus sitios correspondientes para calcular y probar parámetros bioclimáticos adecuados para la biología de la especie. Los parámetros bioclimáticos son aquellos de utilidad para entender y predecir el comportamiento de la especie. No tienen definición universal ni independiente de la biología y por lo tanto, la definición y prueba de parámetros candidatos fue parte del presente trabajo.

Debido a que los datos demográficos refieren a intervalos históricos conocidos y además de una referencia geográfica, el procesamiento de datos climáticos se dirigió a representar cada uno de estos. Se calculó el parámetro bioclimático (sección 2.3.2) por estación y la información contenida para cada intervalo de tiempo de un sitio de estudio específico. Para explicar mejor el análisis, los intervalos conocidos para cada sitio se mencionarán de ahora en adelante como

unidades de muestreo (U.M.). De esta manera, si para el sitio A se tiene tres periodos que abarcan de 1930 a 1950, de 1950 a 1980 y de 1980 a 2011, entonces para ese sitio se tiene tres unidades de muestreo y se requieren los tres conjuntos de datos climatológicos correspondientes.

2.3.2. Parámetros bioclimáticos evaluados

Se probó uno de los métodos más difundidos, el Índice de Severidad de Sequías de Palmer (ISSP) (Palmer, 1965). El ISSP es adecuado para grandes áreas. Su objetivo es proporcionar medidas estandarizadas que permitan hacer comparaciones entre localidades de una región y entre meses. El ISSP está basado en el concepto de “suministro – demanda” de la ecuación de balance de agua (Precipitación = Evapotranspiración + Escurrimiento + Infiltración), tomando en consideración a los datos locales de temperatura, precipitación y del contenido de agua en el suelo.

Para calcular el índice, primero se organizó la base de datos y se hizo una edición de los archivos de cada estación meteorológica. En el caso de temperaturas, se eliminaron aquellos años con más de seis meses sin datos y para aquellos con menor o igual a cinco meses se asignó el valor del promedio multianual del mes buscado. Para los datos faltantes de precipitación se asignó el valor 0 (cero, sin precipitación), debido a que es el más representativo de la zona.

Para calcular el índice, se utilizó el programa PALMERv2.0 realizado por el Colegio de Posgraduados (COLPOS). Los valores varían desde -6.0 (sequía extrema) a +6.0 (condiciones extremas de humedad), y han sido estandarizadas para facilitar comparaciones de región en región (Tabla 2). Para evaluar la influencia de la sequía sobre la población de *P. pringlei*, se analizó la severidad y la frecuencia del índice de Palmer, de la siguiente forma:

Meses con sequía extrema - severa. El total de meses dentro de las categorías extrema y severa del índice en el periodo de tiempo de la unidad muestral.

Proporción de meses con sequía extrema y severa. El total de meses dentro de las categorías extrema y severa del índice en el periodo de la unidad muestral dividido entre el número total de meses del periodo.

Meses consecutivos extremos y severos. La suma para el periodo de la unidad muestral del número de meses consecutivos en cada año con ISSP en las categorías extrema y severa, con un mínimo de tres meses por año.

Proporción de meses consecutivos extremos y severos. La suma para el periodo de la unidad muestral del número de meses consecutivos en cada año con ISSP en las categorías extrema y severa, con un mínimo de tres meses por año, dividido entre el número de meses total en el periodo.

Tabla 2. Categorías del índice de sequía de Palmer. Modificado de Palmer (1965, p. 28).

Valores de índice	Categorías
>4	Condición húmeda extrema
3 – 3,99	Condición muy húmeda
2 – 2,99	Condición húmeda moderada
1 – 1,99	Condición húmeda suave
0,5 – 0,99	Condición húmeda incipiente
0,49 – -0,49	Condiciones normales
-0,5 – - 0,99	Sequía incipiente
-1 – -1,99	Sequía suave
-2 – -2,99	Sequía moderada
-3 – -3,99	Sequía severa
-4	Sequía extrema

Evapotranspiración potencial promedio. Es la evapotranspiración potencial (ETP) promedio del periodo de tiempo de la unidad muestral. ETP

se calculó mediante el método de Thornthwaite (1948), en función de la temperatura media mensual climática y la latitud para cada estación meteorológica.

Evapotranspiración potencial promedio de verano. Es el promedio de ETP de los meses de verano (mayo a octubre) del periodo de la unidad muestral.

Evapotranspiración potencial promedio de invierno. Es el promedio de ETP de los meses de invierno (noviembre a abril) del periodo de la unidad muestral.

Precipitación promedio anual. Es la sumatoria de la precipitación anual para el periodo de la unidad muestral, dividida entre el número de años.

Precipitación total de verano. Es la sumatoria de la precipitación mensual (mayo a octubre) del periodo de la unidad muestral.

Precipitación total de invierno. Es la sumatoria de la precipitación mensual (noviembre a abril) del periodo de la unidad muestral.

Precipitación promedio de verano. Es la sumatoria de la precipitación mensual de mayo a octubre para todos los años del intervalo de la unidad muestral dividida entre su número de años.

Precipitación promedio de invierno. Es la sumatoria de la precipitación mensual de noviembre a abril para todos los años del intervalo de la unidad muestral dividida entre el número años.

Temperatura máxima promedio anual. Es el promedio para el intervalo de la unidad muestral de los promedios anuales de los promedios mensuales de la temperatura máxima diaria.

Temperatura máxima promedio de verano. Es el promedio para el intervalo de la unidad muestral de los promedios mensuales de la temperatura máxima diaria de mayo a octubre.

Temperatura máxima promedio de invierno. Es el promedio para el intervalo de la unidad muestral de los promedios mensuales de la temperatura máxima diaria de noviembre a abril.

Temperatura mínima promedio anual. Es el promedio para el intervalo de la unidad muestral de los promedios anuales de los promedios mensuales de la

temperatura mínima diaria.

Temperatura mínima promedio de verano. Es el promedio para el intervalo de la unidad muestral de los promedios mensuales de la temperatura mínima diaria de mayo a octubre.

Temperatura mínima promedio de invierno. Es el promedio para el intervalo de la unidad muestral de los promedios mensuales de la temperatura mínima diaria de noviembre a abril.

2.4. Otros factores físicos y biológicos

Varios factores no climáticos fueron considerados como posibles efectos sobre la demografía de *P. pringlei*. Seis variables fueron descritas por categorías cualitativas: la tasa de crecimiento, la condición del tallo, la estructura de tamaños en la población, tipo de sustrato, tipo de terreno y posición geográfica. Además se agregaron tres variables cuantitativas: latitud, pendiente del terreno y orientación o exposición de esa pendiente. Para las últimas dos, se cuidó que los datos fueron del centro aproximado de la vista y no de las coordenadas de la posición de la cámara. Las categorías respectivas fueron las siguientes:

Tasa de crecimiento: rápido, regular, lento

Condición del tallo: gruesos y turgentes (gordos), turgentes (normales) y raquíuticos

Estructura de tamaños: pequeños, mezcla de tamaños, grandes (altura, brazos y grosor)

Tipo de sustrato: Ígnea intrusiva, Ígnea extrusiva, Aluvial, Metamórfica, Conglomerado.

Tipo de terreno: ladera rocosa o cerros, llanos y bajos de erosión, abanico o deposición.

Posición geográfica: norte, centro, sur.

El substrato se obtuvo del conjunto de datos vectoriales geológicos del continuo nacional a escala 1:1'000,000 del Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI, 2004), a partir del programa de Sistema de Información Geográfica Quantum GIS, versión Lisboa. Para pendiente y orientación se utilizó un Modelo Digital de Elevación con resolución de 90 metros, obtenido de CGIAR - Consortium for Spatial Information (CGIAR-CSI), analizado por rutinas de Quantum GIS Lisboa. Los datos de orientación fueron convertidos al grado de orientación hacia el norte o hacia el este, al calcular el coseno o seno de la orientación.

2.5. Análisis de fotografía repetida

En este trabajo se utilizó una técnica demográfica rápida o retrospectiva, en contraste con la tradicional contemporánea (Bullock *et al.*, 2005). Se basa en la comparación de fotografías de distintos momentos de un mismo paisaje, llamado la fotografía repetida o de repetición. Para su aplicación a la demografía se requiere precisión de reposicionamiento de la cámara para asegurar la identificación individual de organismos cambiantes.

2.5.1. Los sitios de estudio

La reubicación de las fotografías históricas se basa en indicaciones aproximadas obtenidas de escritos de los fotógrafos originales, el conocimiento de las formas del paisaje inducidos por diferentes litologías y más de una decena de años de experiencia en el área de estudio por parte del personal asociado esta línea de investigación.

La ubicación del paisaje se obtiene por la identificación de conjuntos de rasgos únicos, tales como la forma detallada del horizonte y piedras y árboles identificables. Por último, la posición de la cámara y la orientación exacta se obtiene por un sistema de ajuste de paralaje, alineando objetos estáticos cercanos y lejanos, como rocas y ramas, y por fijación del centro de la imagen vieja y de la vista de la cámara. Por supuesto que las repeticiones posteriores cuentan con coordenadas claras, a menudo una estaca en campo y apuntes sobre posicionamiento y en las últimas repeticiones posicionamientos por el GPS.

El Laboratorio de Plantas y Ecosistemas Terrestres del CICESE cuenta con una colección de más de 500 fotografías antiguas y para la mayoría de ellas una segunda y en pocos casos una tercera o hasta cuarta repetición fotográfica. De esta colección se obtuvo una selección de 83 fotografías antiguas de la península con presencia de *P. pringlei*, tomadas por varios autores, cubriendo fechas que van de 1905 a 1971 (Anexo 1). Para estas fotografías seleccionadas se obtuvieron fotografías repetidas de nuevos autores en distintas fechas entre 1996 y 2011. De estas, 47 sitios se refotografiaron en 2011, es decir se realizó una nueva captura fotográfica (Anexo 1). La muestra total de imágenes fotográficas, de los sitios de estudio, fue de 220. Estos paisajes cubren una amplia gama de poblaciones de *P. pringlei* presentes en la península, si bien, la accesibilidad de cualquier punto en la península no es igual.

Los fotógrafos históricos a veces tomaron más de una imagen en una misma unidad de paisaje, entendido como un espacio, hasta más de 1000 ha, uniforme en estructura geomórfica y en probable evolución del suelo. Se pudo tomar ventaja para este estudio, al considerar las vistas como muestras de una misma población. Así hubo casos de sitios compuestos de varias vistas, con un correspondiente aumento en el número de individuos y disminución de la posibilidad de errores estocásticos. Para este estudio, 34 paisajes (de los 83

originales) fueron combinados en doce sitios, entendidos como una población y analizados como un mismo sitio (Anexo 2).

Hay que recordar que cada sitio podría entrar al estudio como una o más unidades de muestreo, de haber dos fotografías o más. Hubo un total de 96 unidades de muestreo entre todos los sitios, considerando intervalos entre uno y 93 años.

En cuanto a las cámaras utilizadas históricamente y actualmente, han sido muy variadas. El tamaño de la película, o resolución en pixeles en las digitales actuales y la calidad de la lente son factores críticos. Muy pocas de las fotografías originales están en formato popular de 35 mm y todas las imágenes previas a 1996 se capturaron con película a blanco y negro. El material utilizado para este trabajo incluyó imágenes de diverso formato e incluyó imágenes digitales tomadas en campo en el 2011 y digitalizaciones de negativos de película en formato de 120 mm (formato medio) y 4x5 pulgadas (formato grande) y algunas impresiones fotográficas. Para la recaptura de paisajes en el 2001, se utilizó una cámara digital Canon EOS Rebel XT con lente Canon 58mm y una análoga Crown Graphics de formato mediano a grande, con lente 90 y 120 mm. Aunque los nuevos avances en la tecnología de fotografía digital, proporcionan imágenes de alta resolución, en el equipo del laboratorio de Plantas y Ecosistemas Terrestres del CICESE aún no se cuenta con equipo de alta resolución de toma de imágenes, por ello, se considero utilizar ambas cámaras fotográficas. La cámara análoga, a pesar de ser vieja tecnología, proporciona más información que la disponible cámara digital, en cuanto a resolución, aunque implique revelar, escanear y ampliar la impresión.

2.5.2. Análisis de datos demográficos

Se analizó cada par fotográfico para cada sitio, utilizando el programa de manipulación fotográfica Adobe Photoshop versión 5.5. Mediante este programa

se empalmaron en un sistema de capas la fotografía antigua y sus repeticiones, con el objetivo de obtener así un traslapo casi perfecto de los objetos contenidos en la imagen, que en nuestro caso particular son: piedras, contornos de cerros, sierras, plantas y principalmente para este estudio, individuos de *P. pringlei*.

Una vez obtenido este traslapo, se identificaron individuos entre una fotografía y otra, reconociendo así reclutas, supervivientes y muertes en base a su posición, forma y presencia. (Se puede comentar que las cicatrices y ramificaciones antiguas son esencialmente permanentes. Por otro lado, es extremadamente raro encontrar un *P. pringlei* muerto en pie sin descomposición evidente). Se realizó una marcación en forma de punto en color verde para individuos que se encontraron en una fotografía y la siguiente, representando así a los supervivientes; con una marca en color rojo para aquellos individuos que sólo se encontraron en la fotografía del pasado y no en la más actual, representando estos las muertes; y una marca en color azul para aquellos individuos que no se encontraron en la imagen más antigua y si en la más reciente, a estos se les designaron como reclutas (Figuras 4 y 5). A la par se obtuvieron los conteos de los individuos presentes, ausentes y nuevos, para recopilar con ello una base de datos que permitiera establecer la dinámica de la población. Cabe señalar que se excluyeron partes poco distinguibles de las fotos y puntos donde la visibilidad cambió mucho. En casos muy particulares se tomaron en cuenta observaciones en campo para ayudar a la fotointerpretación (p. ej. individuos solapados). Después del análisis de fotografías, la identificación y el manejo de los datos se trabajó en base a la tabulación de los datos de supervivientes, muertes y reclutas. Con el resultado del análisis de las 96 unidades de muestreo, se obtuvieron las tasas demográficas de la siguiente manera.

$$\text{Supervivencia} = N_s / N_i \quad (1)$$

$$\text{Mortalidad} = N_m / N_i \quad (2)$$

$$\text{Reclutamiento} = N_r / ((N_i + N_f)/2) \quad (3)$$

Donde:

Ni= Número inicial (equivalente a Ms+Nm)

Nf = Número final (equivalente a Ns+Nr)

Ns= Número de supervivientes

Nm=Número de muertos

Nr= Número de reclutas

Estas son proporciones demográficas, ya que no están ajustadas por tiempo transcurrido en estas ecuaciones, ya que los tiempos entre las fotografías de los grupos son desiguales. En el Anexo 3 se presentan los resultados por cada una de las 83 fotografías originales.

Dado que uno de los análisis de supervivencia requirió del número de supervivientes ajustado a una población inicial de 1000 individuos ($1000/N_i$), se trabajó con este valor en casi todos los análisis, como también con el número de reclutas ajustado por el mismo factor (Bullock, *et al.* 2005). El cálculo se realizó de la siguiente forma.

Supervivientes ajustados (N_{saj}) = Número de supervivientes * $1000/N_i$ (4)

Reclutas ajustados (N_{raj}) = Número de reclutas * $1000/N_i$ (5)

Para resumir el resultado de los procesos demográficos, hacemos referencia al cambio neto, expresado como proporción sin ajustar por el número de años transcurridos. Se expresa en la siguiente fórmula:

Cambio Neto en porcentaje = $100 \cdot (N_f - N_i) / N_i$ (6)

Un resultado positivo indica que la población esta aumentado, mientras que uno negativo indica que disminuye. Un resultado de cero indica que había el mismo número de individuos en los dos tiempos, es decir, la población está en equilibrio.

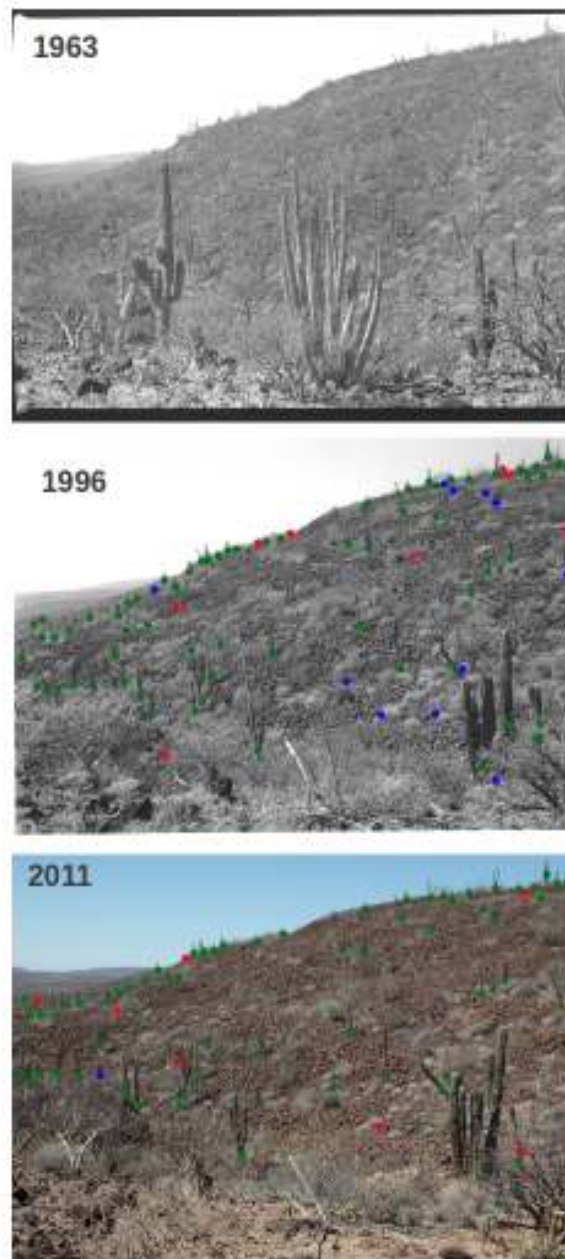


Figura 4. Fotografía de 1963, obtenida de Desert Laboratory USGS tomada por R. M. Turner y J.L. Hastings. Fotografías 1996 y 2011, obtenidas del Laboratorio de Plantas y Ecosistemas Terrestres, CICESE, tomadas por S. H.Bullock. Análisis fotográfico. San Ignacio, BCS. Puntos en Rojo=Muertos, Azul=Reclutas y Verde= Supervivientes.

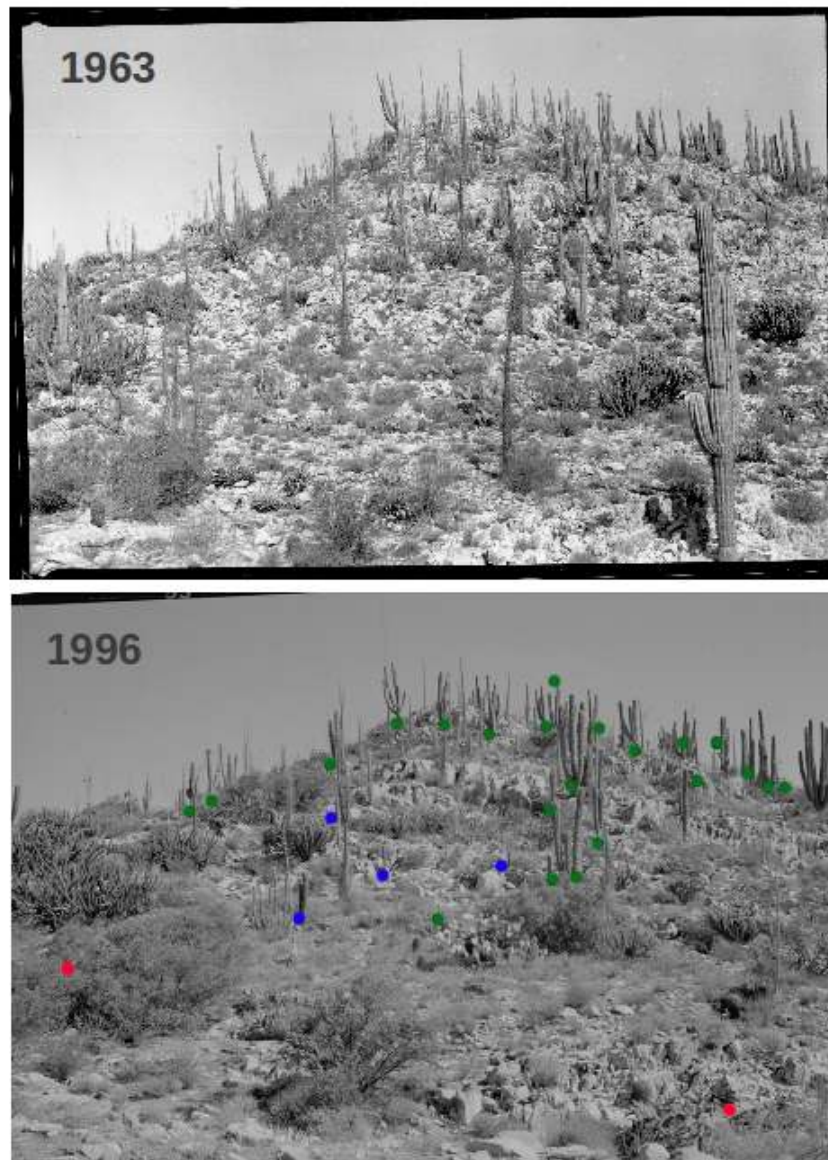


Figura 5. Fotografía de 1963, obtenida de Desert Laboratory USGS tomada por R.M. Turner y J.L.Hastings. Fotografía de 1996, obtenida del Laboratorio de Plantas y Ecosistemas Terrestres, CICESE, tomada por S.H. Bullock. Análisis fotográfico. El Arenoso, BC. Puntos en Rojo=Muechos, Azul=Reclutas y Verde= Supervivientes.

2.6. Análisis estadístico

Los análisis estadísticos fueron principalmente ajustes de modelos de regresión, lineales y no lineales a los datos demográficos. Todos los análisis se realizaron empleando el paquete estadístico Statistica 7 (StatSoft, Inc.). Antes de probar la dependencia de supervivencia y reclutamiento con algunas de las variables numéricas, se evaluaron las correlaciones para eliminar variables no significativas y variables con correlación alta. Los modelos de regresión múltiple no se hicieron por pasos, se incorporaron todas las variables. Después se eliminaron las no significativas y se volvió a calcular el modelo.

Se realizaron análisis de varianza (ANOVA) de los datos demográficos con las variables categóricas descritas con anterioridad (sección 2.4), para probar otros aspectos no climáticos que puedan ayudar a bosquejar un comportamiento diferenciado en el espacio. Para algunos de estos resultados se volvió a examinar la dependencia de supervivencia y reclutamiento en el tiempo pero por regiones climáticas de la península (Figura 2).

Cabe apuntar aquí que los coeficientes de determinación reportados en la sección de resultados, por su símbolo estadístico r^2 , para este trabajo será el coeficiente de determinación ajustado ($r^2_{ajutada}$), para todos los casos.

2.6.1. Análisis de las relaciones con el tiempo

El número de supervivientes, supervivencia, en relación con el tiempo por sí solo se modeló por medio de una regresión no lineal con la función de Weibull (Bullock *et al.*, 2005, adaptado de Ebert, 1999).

$$Ns_{aj} = N_0 * \text{Exp} (t / B)^C \quad (5)$$

En la ecuación 5, t es el tiempo (años) y B y C son constantes, donde el parámetro B indica la escala de la distribución, es decir, que tan plana o aguda es la función y el parámetro C , determina la forma de la distribución.

A pesar de que la función de Weibull representa mejor al proceso demográfico, en este caso su resultado es numéricamente indistinguible de una función lineal, dados la supervivencia y el lapso de tiempo máximo de diferencias de observación. Entonces, por fines prácticos se persiguieron funciones lineales, principalmente para facilitar la estructuración y la comparación de modelos con variables múltiples.

$$\text{Supervivencia} = N_{s_{aj}} = A \cdot \text{años} + B \quad (7)$$

El reclutamiento también se modeló en relación al tiempo como una función lineal:

$$\text{Reclutamiento} = N_{r_{aj}} = A \cdot \text{años} + B \quad (8)$$

2.6.2. Regresión multivariada con residuales

Los residuales o la diferencia de los datos observados menos los esperados del modelo de regresión, de las regresiones 7 y 8 fueron analizados para establecer su relación con las variables climáticas seleccionadas mediante una regresión lineal múltiple. Se probaron los modelos completos, no por procedimientos de pasos. También se incluyó el reclutamiento como variable en el modelo para explicar supervivencia y viceversa.

2.6.3. Análisis directos multivariados

La supervivencia y el reclutamiento también fueron analizados incluyendo el tiempo como otro factor más, en vez de extraer su efecto previamente. Como en el inciso anterior, los modelos fueron completos, no de pasos, y se incluyó la tasa complementaria (por ejemplo, reclutamiento como variable en el modelo para supervivencia).

2.6.4. Análisis de varianza (ANOVA) con factores categóricos

Cada variable categórica fue analizada por separado por el análisis de varianza paramétrico.

Capítulo 3

Resultados

3.1. Resumen climatológico

Las características climatológicas para toda la región se resumen en la Tabla 3. En esta tabla, según las condiciones meteorológicas documentadas, comparando las medianas históricas, observamos que la precipitación es mayor en las estaciones comprendidas dentro del Estado de Baja California Sur, aunque las medianas también son bajas, <20 mm para 50 años. También en el sur se presentan mayores temperaturas máximas (media mensual de máximas), variando de 27 a 32 °C. Por otra parte, de manera general e histórica, el Índice de Sequía de Palmer, es muy similar para toda la región, oscilando el 50 % del tiempo entre sequía ligera y sequía moderada. En los peores momentos se presenta sequía severa y moderada y las condiciones más favorables son muy húmedas y moderadamente húmedas.

Tabla 3. Resumen climatológico, la temperatura esta expresada en °C y la precipitación en mm. Palmer expresa el valor categórico del índice (Tabla 2).

Estación	Latitud	Años con Datos	Temperatura máxima (°C)		Temperatura mínima (°C)		Precipitación (mm)		Índice de Palmer		
			Mediana	Percentil 20	Mediana	Percentil 20	Mediana	Percentil 20	Mediana	Percentil 20	Percentil 80
2006	29.375	1954-2008	28	22	7	4	0	0	-1	-2	3
2015	28.027	1954-2008	28	24	13	14	0	0	-1	-3	3
2022	30.059	1954-2008	24	22	12	8	0	0	-2	-3	2
2039	28.929	1954-2008	28	23	10	7	0	0	-1	-2	2
2040	28.257	1954-2008	27	24	10	7	0	0	-2	-3	3
2043	29.936	1957-2008	27	21	7	4	0	0	-1	-3	2
2044	28.744	1956-2008	27	23	11	8	0	0	-1	-2	2
2051	29.728	1961-2002	26	20	10	7	0	0	-1	-2	3
2059	31.250	1963-2008	31	22	8	3	0	0	-1	-2	3
3016	26.450	1941-2008	31	26	14	10	20	16	-1	-3	2
3029	26.170	1938-2008	32	27	13	10	18	14	-2	-3	2
3042	24.392	1952-2008	32	27	12	9	20	15	-1	-2	2
3047	26.700	1955-2008	27	23	13	10	18	15	-2	-3	2
3052	27.300	1938-2008	31	25	12	9	18	14	-1	-2	2
3054	25.850	1953-2008	27	24	11	9	19	16	-2	-3	2
3055	26.580	1956-2008	30	27	12	0	17	13	-1	-3	3

3.2. Resumen demográfico

Mediante conteos se obtuvieron las tasas demográficas para cada unidad muestral por sitio (Anexo 3). El tiempo total máximo que se presentó entre la fotografía más antigua y la más reciente fue 106 años y un tiempo mínimo de un año. Para el caso de las unidades muestrales, el máximo fue 93 años y el mínimo de un año (Figura 6).

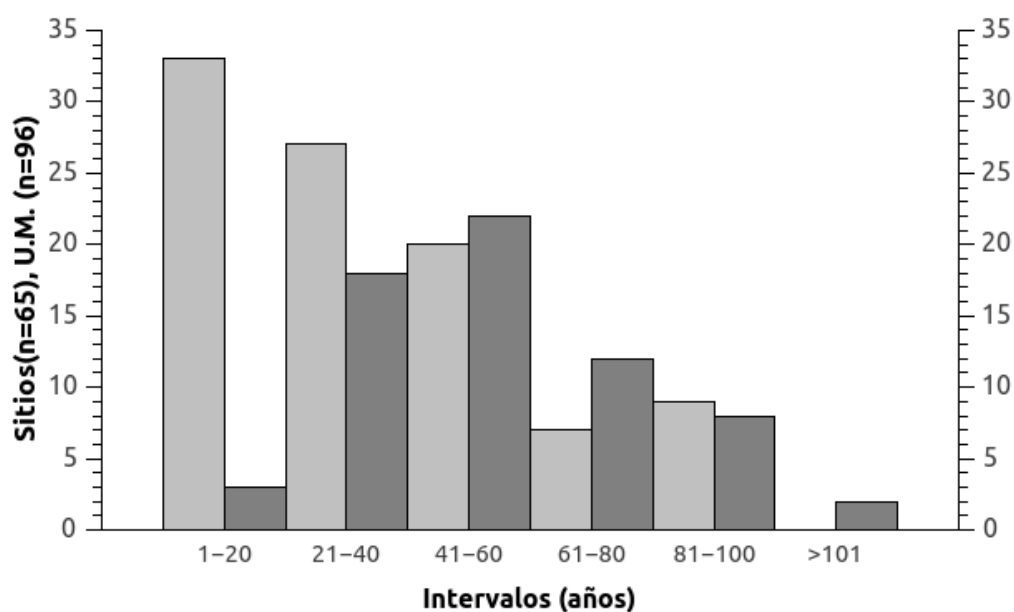


Figura 6. Número de sitios y unidad muestral (U.M.) por intervalos en años entre fotografías, expresado por el intervalo total en años por sitio (Gris oscuro) e intervalo al interior de sitios o por U.M. (Gris claro).

Se identificaron 2649 individuos de *P. pringlei*, como la muestra inicial total y 1600 reclutas. De los 65 sitios, la Figura 7 muestra que el número común de cardones varía entre 2 a 60 plantas de la fotografía más antigua de cada sitio, es decir el número inicial de los individuos. Entre ambas categorías representan el 78% y el promedio es de 24 plantas. En términos de los conteos simples, sin los ajustes para igualar N_i pero igualmente sin considerar el intervalo, tanto muertes como reclutas fueron >6 en cercano a 45% de las U.M. (Figuras 8 y 9).

Para visualizar los cambios en una forma más directamente comparable, el número inicial de individuos de cada U.M., como también los de supervivientes y reclutas, se ajustó a corresponder a una población inicial de 1000 (sin ajustar por diferencias en el largo de los intervalos). En este marco, es posible apreciar (Figura 10), que existe un número considerable de supervivientes, individuos que permanecen vivos de una foto a otra, presentándose individuos, con más de 315 supervivientes en un 92% de las U.M.

El histograma de la Figura 11 demuestra que el número común de muertes fue de 66 individuos de entre los 1000 entre todas la U.M., con intervalos de 1 a 93 años. Sin embargo, en el mismo marco de ajustar N_i a 1000 e ignorar el intervalo, el número de reclutas fue mayor a 75 en casi el 60 % de las U.M. (Figura 12).

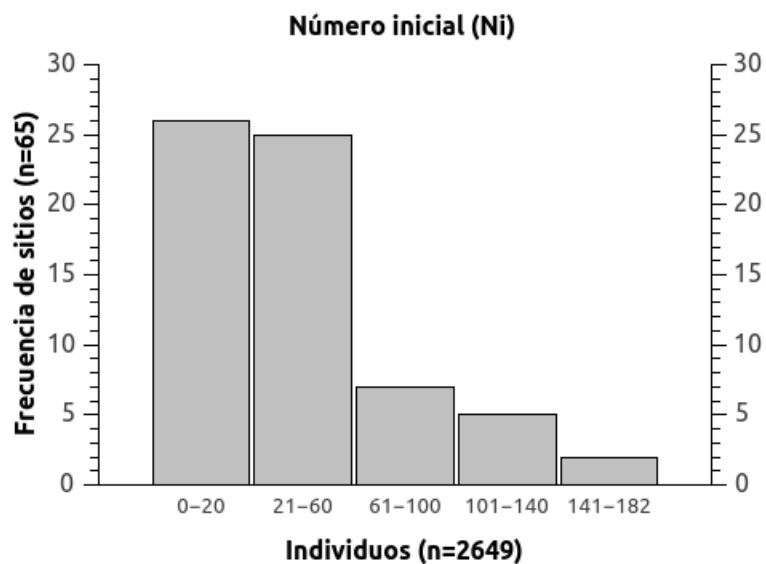


Figura 7. La frecuencia de sitios en intervalos de Número inicial (Ni) de individuos.

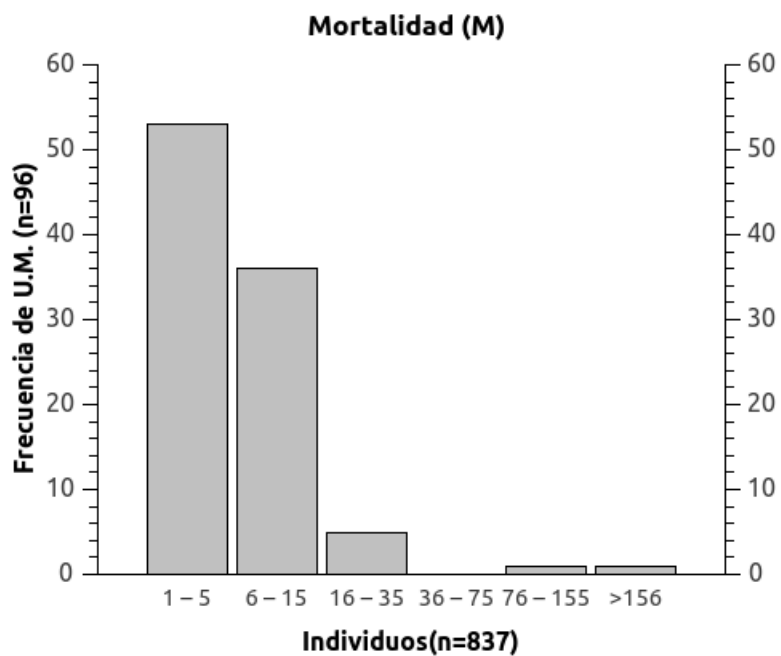


Figura 8. La frecuencia de unidades muestrales del número total de individuos muertos (Nm), en periodos que varían entre 1 y 93 años.

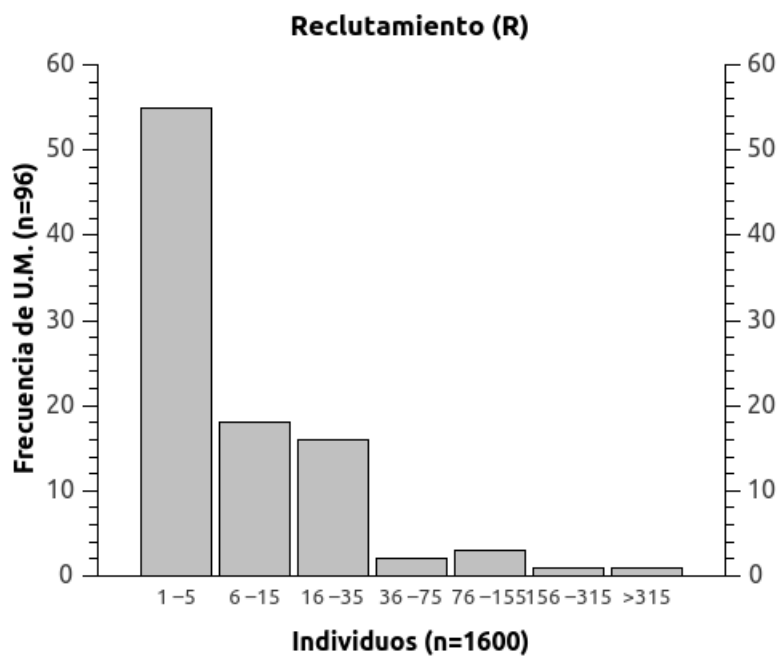


Figura 9. La frecuencia de unidades muestrales del número total de individuos nuevos o reclutas (Nr), en periodos que varían entre 1 y 93 años.

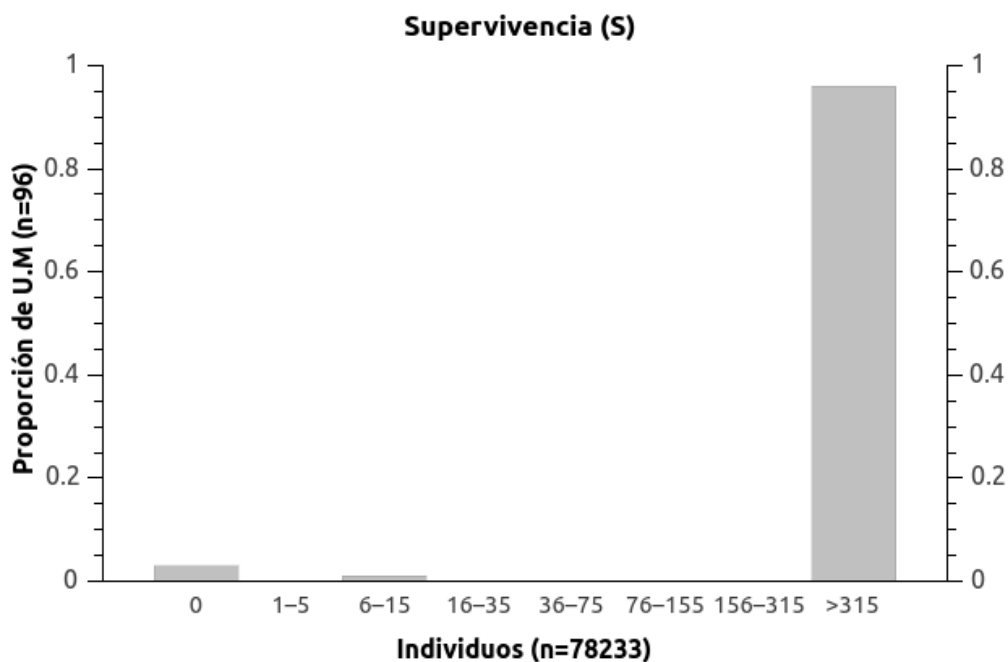


Figura 10. Proporción de unidades muestrales en intervalos de tasas en números de supervivientes $((N_s \cdot 1000) / N_i)$, ajustados a una población de 1000, en periodos que varían entre 1 y 93 años.

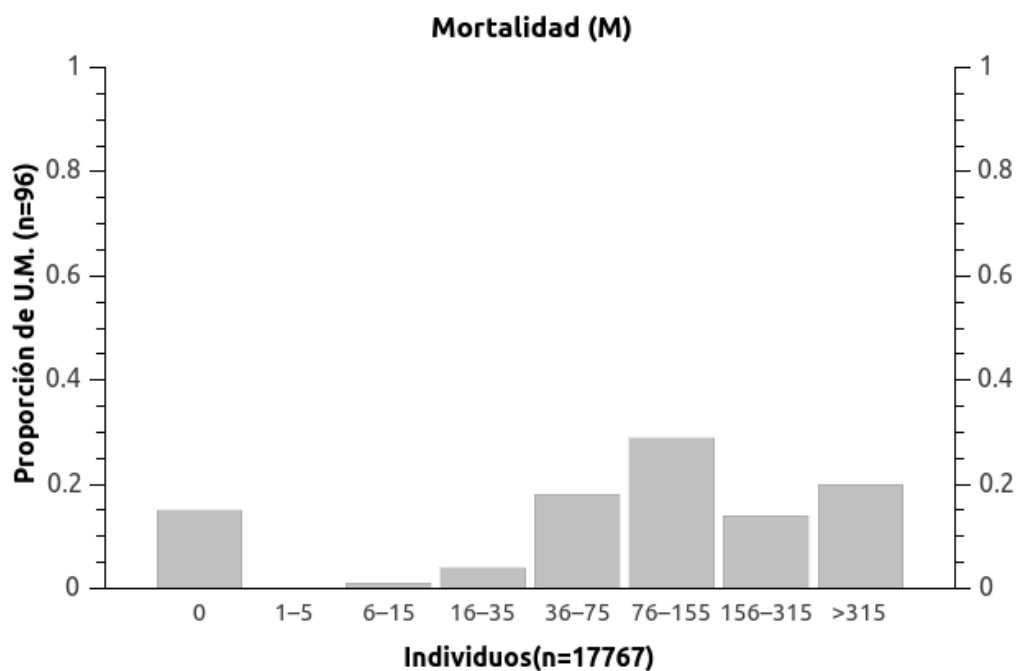


Figura 11. Proporción de unidades muestrales en intervalos de tasas en números muertos, ajustado a una población de 1000 ($(Nm*1000)/Ni$), en periodos que varían entre 1 y 93 años.

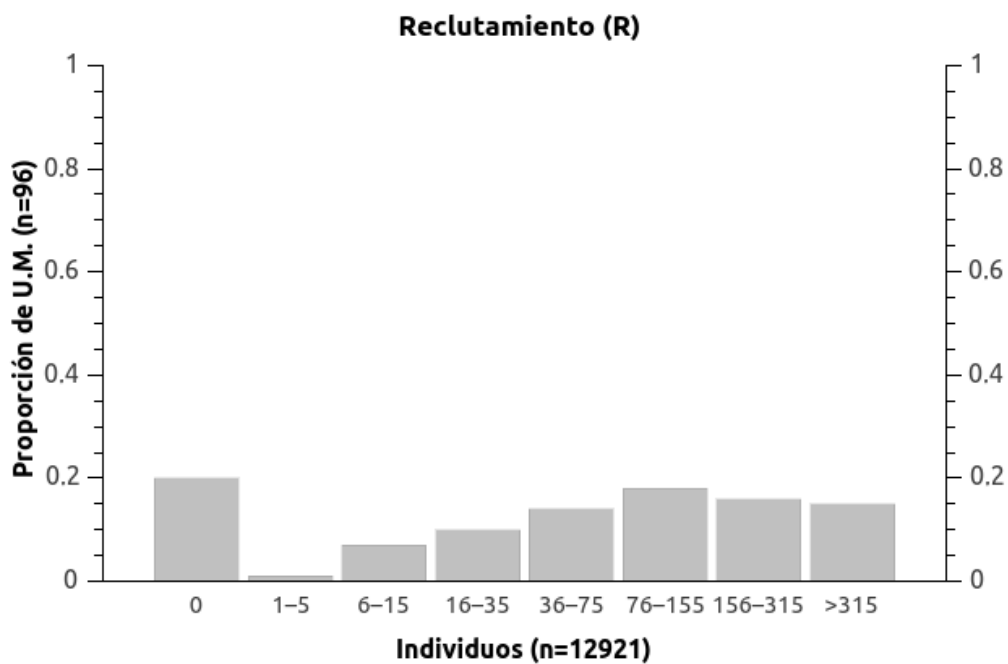


Figura 12. Proporción de unidades muestrales en intervalos de reclutamiento ($(Nr*1000)/Ni$), ajustado a una población de 1000, en periodos que varían entre 1 y 93 años

3.2.1. Proporción de cambio neto demográfico

El cambio de la población en el plazo de uno a 106 años (Figura 13), nos muestra que el 31 % de las poblaciones tuvo una tendencia a disminuir. Sin embargo el mayor porcentaje, 61% de las poblaciones aumentó y el resto, el 8%, se encontró sin cambio neto. Según su localización geográfica, en grandes regiones, los sitios con tendencia a disminuir son las poblaciones en latitudes más sureñas: Norte (n=2), Centro (n=10) y Sur (n=7). A su vez, la Figura 14 muestra la razón de cambio poblacional en relación con el año medio que se presenta entre la primer y ultima fotografía, evidenciando cambios históricos además de la diferencia entre sitios, pero sin mostrar una sola tendencia a largo plazo.

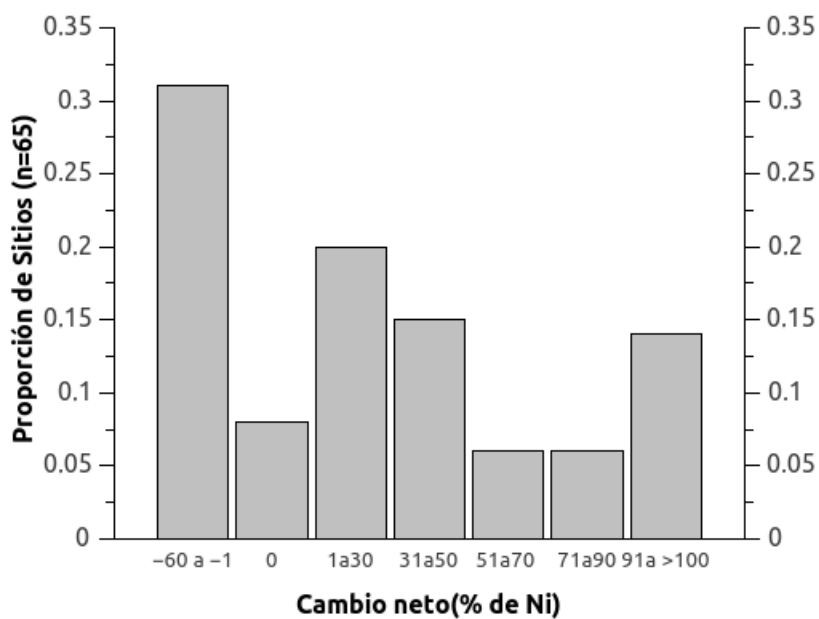


Figura 13. Proporción de sitios del cambio neto respecto a número inicial (Ni) por sitio.

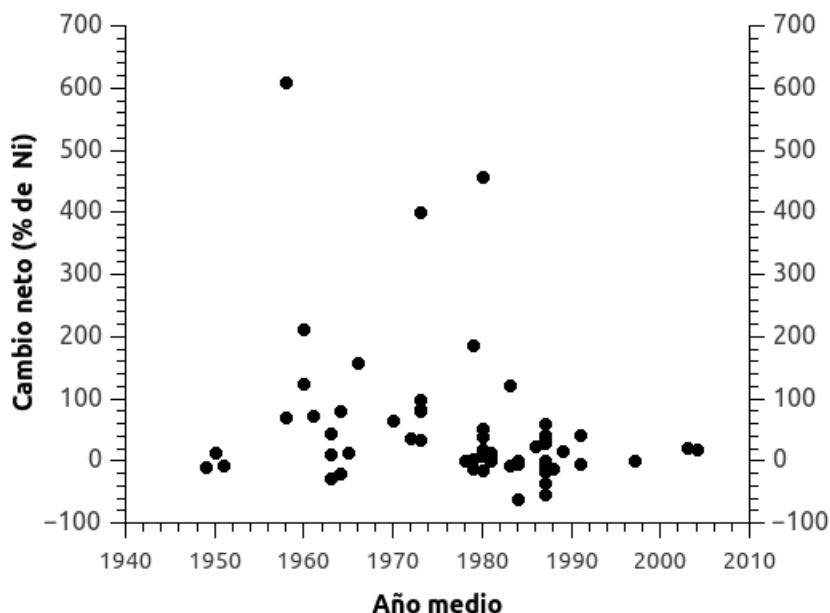


Figura 14. Cambio neto respecto a número inicial (Ni) por año medio de cada sitio.

3.3. Supervivencia

3.3.1. Función de Weibull

La relación entre la supervivencia y el intervalo de tiempo entre fotografías fue significativa en el ajuste a la función no-lineal de Weibull, usando datos de número de supervivientes ajustado a una población inicial de 1000. El intervalo de tiempo explicó 40% de la variación entre sitios en sobrevivientes para el *P. pringlei* (Figura 15; $r^2 = 0.4$, $F=3$, $n = 96$, $p < 0.001$). Mediante este ajuste se puede estimar la longevidad de vida de la especie, definida como el tiempo a la que un individuo aún permanece de una cohorte inicial de 1000. La longevidad de *P. pringlei* en este caso resultó ser 1082 años. Sin embargo, esta cifra se debe considerar poco confiable siendo un orden de magnitud mayor al periodo de estudio.

3.3.2. Regresión lineal

A pesar que la función de Weibull representa mejor el proceso demográfico, su curva se comporta casi lineal en el rango de intervalos disponible. Entonces, por fines prácticos (particularmente la comparación de modelos y confección de modelos con factores múltiples), se ajustó un modelo lineal a la supervivencia (1). (Figura 15; $r^2 = 0.45$, $n = 96$, $p < 0.001$).

$$Ns_{aj} = 1000 - 6.13 \text{ Años} \quad (1)$$

3.3.3. Regresión Múltiple

Como procedimiento previo al análisis de regresión múltiple, se procedió al cálculo de la matriz de correlaciones entre las variables, utilizando el coeficiente de correlación de Pearson con el fin de conocer las correlaciones significativas entre todas las variables y de evaluar la presencia de multicolinealidad entre las variables independientes del estudio. Utilizando los datos de la tasa de supervivencia, se obtuvo un modelo general múltiple (Figura 16; $r^2 = 0.54$, $p < 0.001$).

$$\text{Tasa S} = 1.52 - 0.004\text{Años} - 0.17\text{Tasa R} - 0.02\text{Temp. máxima de invierno} \quad (2)$$

Aunque la correlación de Pearson mostró que también existe una relación con la temperatura mínima de invierno ($r = -0.30$, $p < 0.01$), temperatura mínima de verano ($r = -0.30$, $p < 0.01$), temperatura mínima promedio ($r = -0.31$, $p < 0.01$), y latitud ($r = 0.42$, $p < 0.001$), estas fueron no significativas al incluirlas al modelo múltiple.

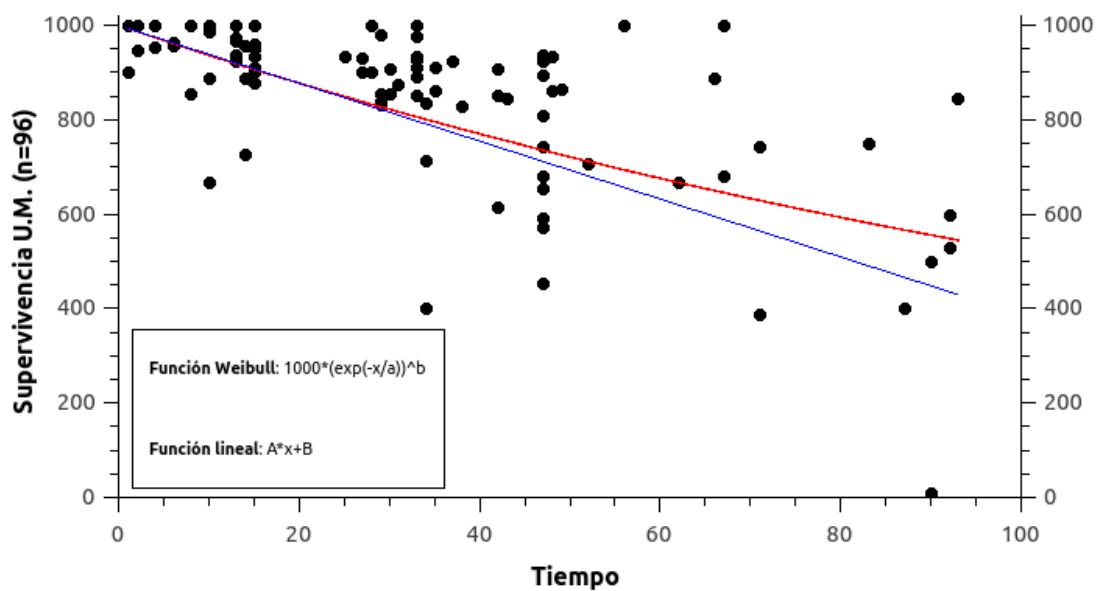


Figura 15. Relación de número de supervivientes ajustados a 1000, por U.M. (n=96) y el intervalo. En Rojo, el ajuste Weibull y en azul, ajuste lineal.

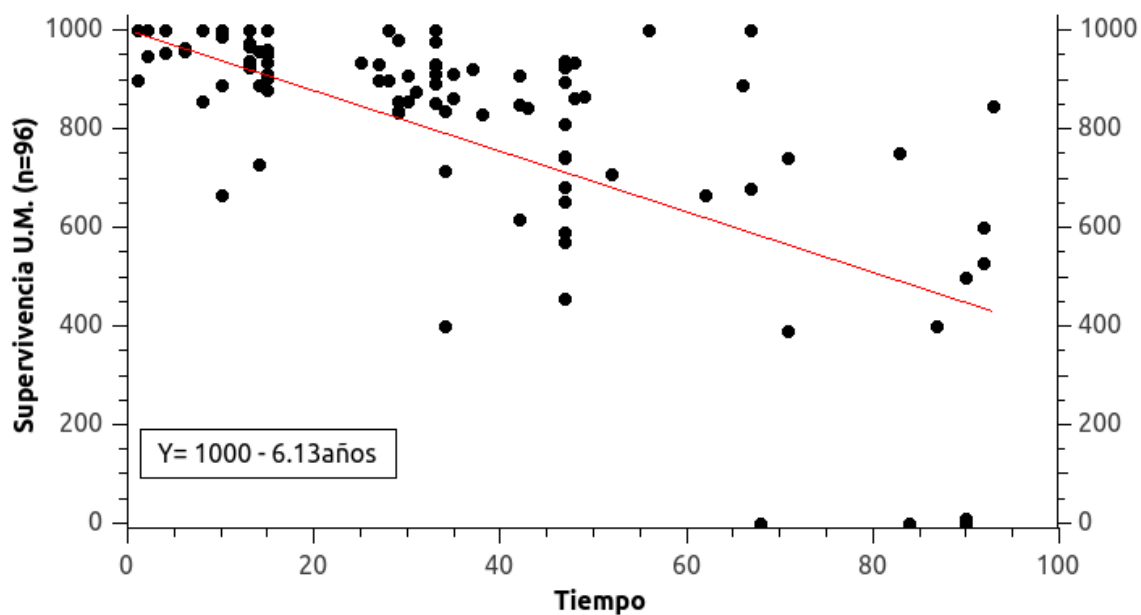


Figura 16. Relación lineal de número de supervivientes ajustados a 1000, por U.M. (n=96) y el intervalo.

A partir de este punto, los análisis restantes se representarán en términos de proporción de tasas y no de número de reclutas o supervivientes ajustados a una población inicial de 1000.

3.3.4. Factores categóricos

La supervivencia fue afectada significativamente por las tres de las siete variables categóricas seleccionadas, condición del tallo ($r^2 = 0.15$, $F = 10$, $p < 0.001$; Figura 17), regiones ($r^2 = 0.18$, $F = 11.6$, $p < 0.001$; Figura 18) y sustrato ($r^2 = 0.07$, $F = 3$, $p = 0.02$; Figura 19). Sin embargo, para los dos primeros casos, la supervivencia de dos de las categorías fue similar mientras difirieron de la tercera, según un análisis de comparación de medias de Tukey (Zar, 1999). En el caso de tallos, los gordos (A) y normales (B) fueron similares ($p = 0.96$), pero fueron distintos de los raquíuticos (C) (respectivamente, $p = 0.001$ y $p < 0.001$). Por otra parte, con relación a las regiones climáticas (Figura 2), aunque pareciera haber una tendencia positiva, la norteña y central no fueron distintos ($p = 0.076$) mientras la sureña difirió de ambas (respectivamente, $p < 0.001$ y $p = 0.01$). Para sustrato, aunque el ANOVA muestra diferencias significativas, la prueba de Tukey no encontró diferencias significativas entre los grupos, lo cual indica que existen diferencias mínimas entre grupos. Por otro lado, en la Figura 20 podemos observar un patrón claramente latitudinal de las categorías de condición de tallo.

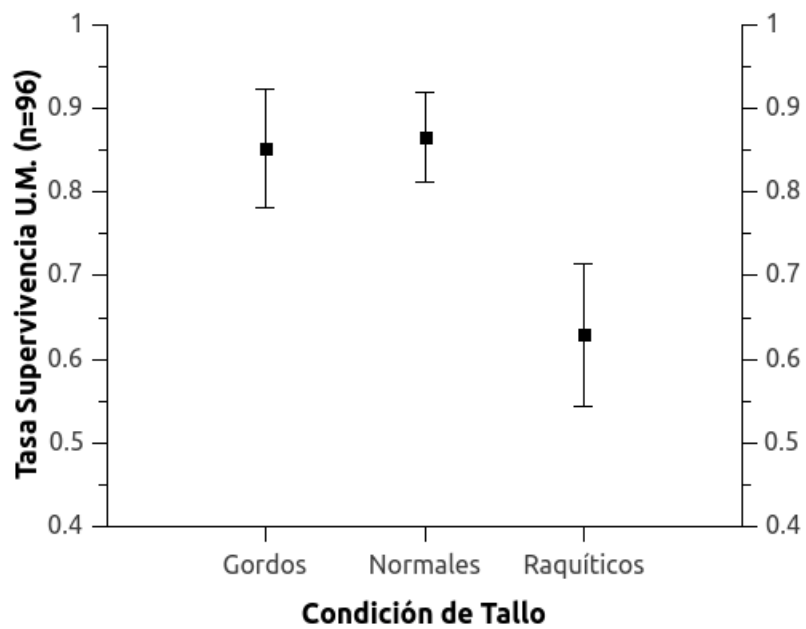


Figura 17. Relación de la tasa de supervivencia ($T_s = N_s/N_i$) con la condición de tallo.

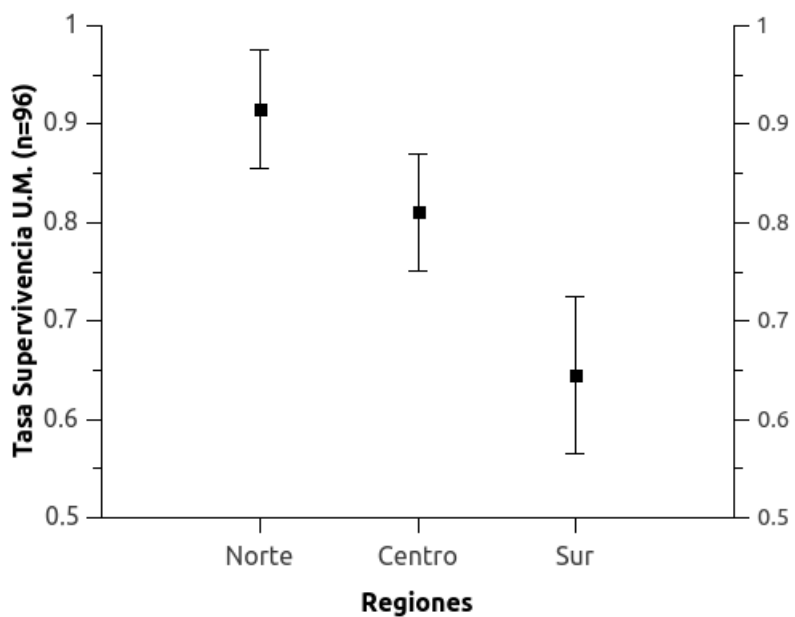


Figura 18. Relación de la tasa de supervivencia ($T_s = N_s/N_i$) con regiones climáticas.

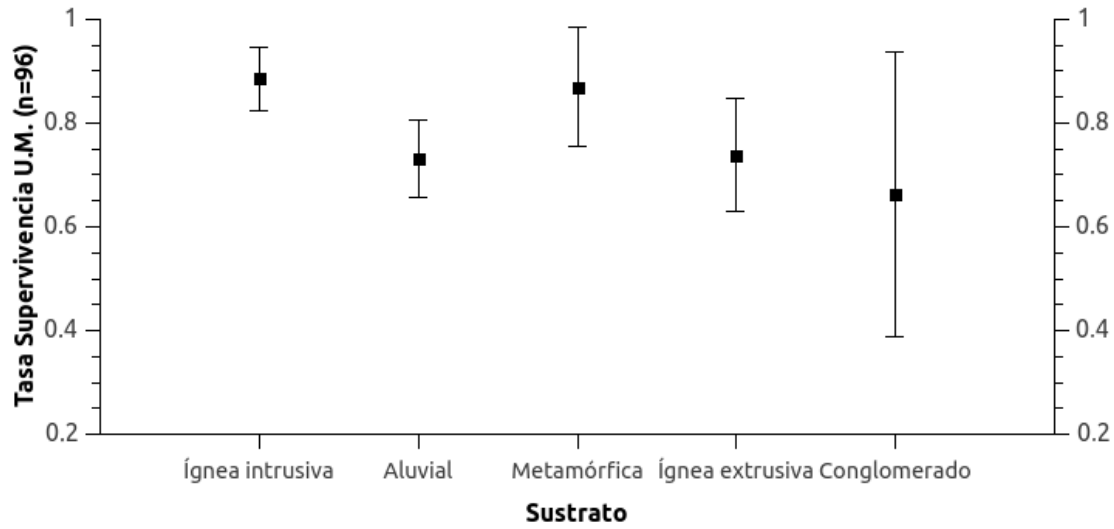


Figura 19. Relación de la tasa de supervivencia ($T_s = N_s/N_i$) con tipos de sustrato.

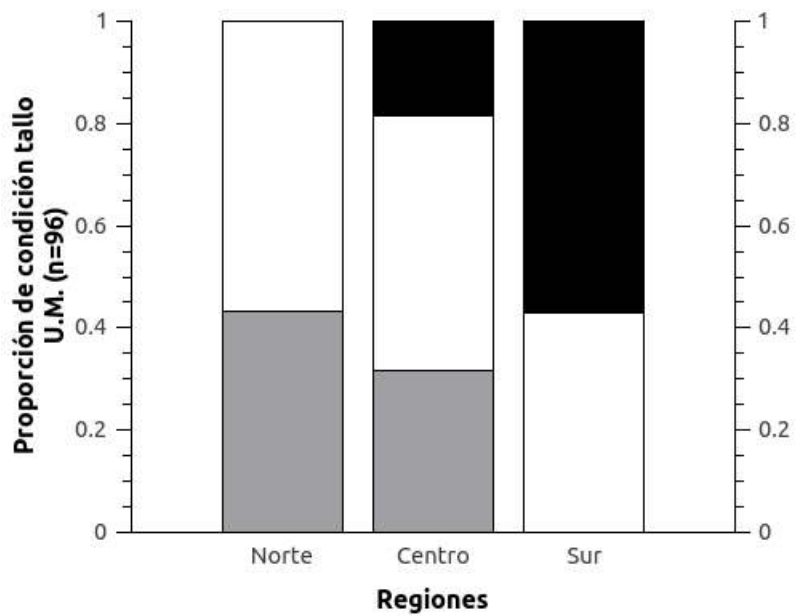


Figura 20. Relación de la proporción de U.M. ($n=96$) con condición de tallo, donde A= gordos (gris), B= normales (blanco), C= raquítics (negro), respecto a regiones climáticas.

3.3.5. Análisis con Residuales

Para buscar una relación estadísticamente significativa entre supervivencia y alguna de las dieciséis variables climáticas se utilizó una matriz de correlación de Pearson, representando supervivencia con los residuales de su relación lineal con solamente el tiempo. Se encontraron cuatro variables físicas con relación estadísticamente significativa: precipitación anual total ($r = -0.34$, $p = 0.001$), temperatura mínima invernal ($r = -0.24$, $p = 0.017$), temperatura mínima promedio ($r = -0.20$, $p = 0.048$) y latitud ($r = 0.30$, $p = 0.003$). Las correlaciones deben ser interpretadas con precaución ya que existe multicolinealidad entre las variables. En el modelo múltiple solamente existió una relación significativa entre precipitación anual total y latitud ($Y = -0.19 - 0.0002$ precipitación anual total + 0.04 latitud, $r^2 = 0.23$, $p < 0.001$; Figuras 21 y 22). También se encontró una relación directa entre los residuales de la supervivencia y la tasa de reclutamiento ($r = -0.75$, $p < 0.001$).

Los ANOVA con residuales para condición de tallo y regiones resultaron ligeramente menos fuertes que los mismos análisis con los datos crudos (respectivamente, $r^2 = 0.12$, $F = 7.42$, $p = 0.001$; Figura 23 y $r^2 = 0.05$, $F = 3.28$, $p = 0.04$; Figura 24) y con los mismos resultados de contrastes *a posteriori*. Por otro lado la variable sustrato, no mostró un efecto estadístico significativo.

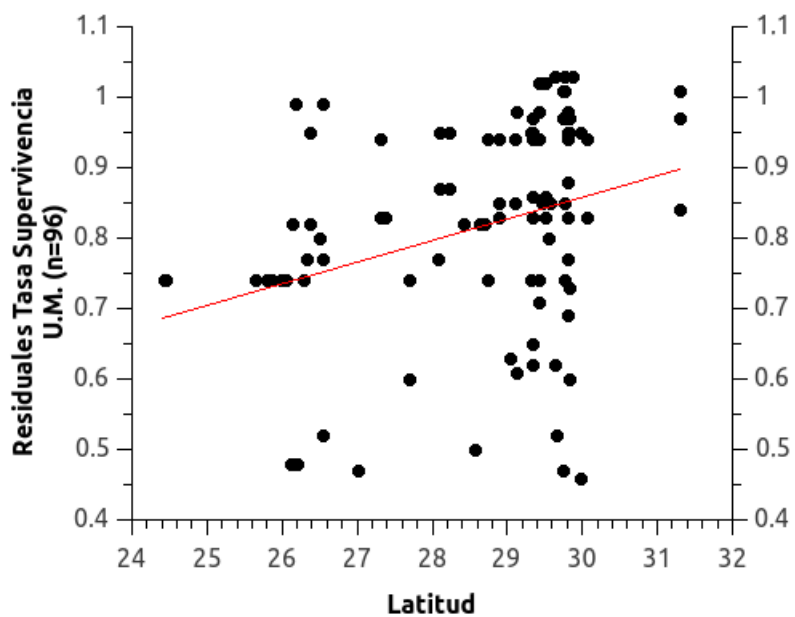


Figura 21. Relación de residuales de tasa supervivencia ($T_s = N_s/N_i$) por U.M. ($n=96$) y latitud.

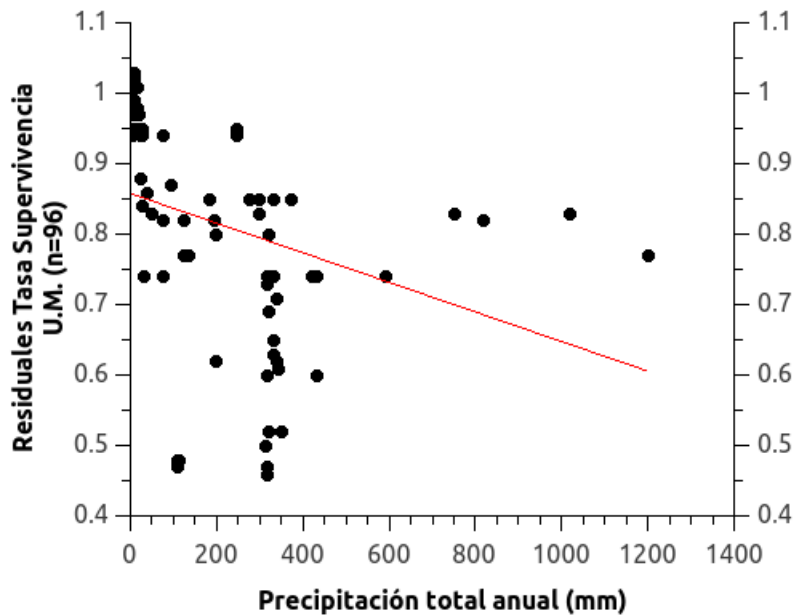


Figura 22. Relación de residuales de tasa supervivencia ($T_s = N_s/N_i$) por U.M. ($n=96$) y precipitación total anual.

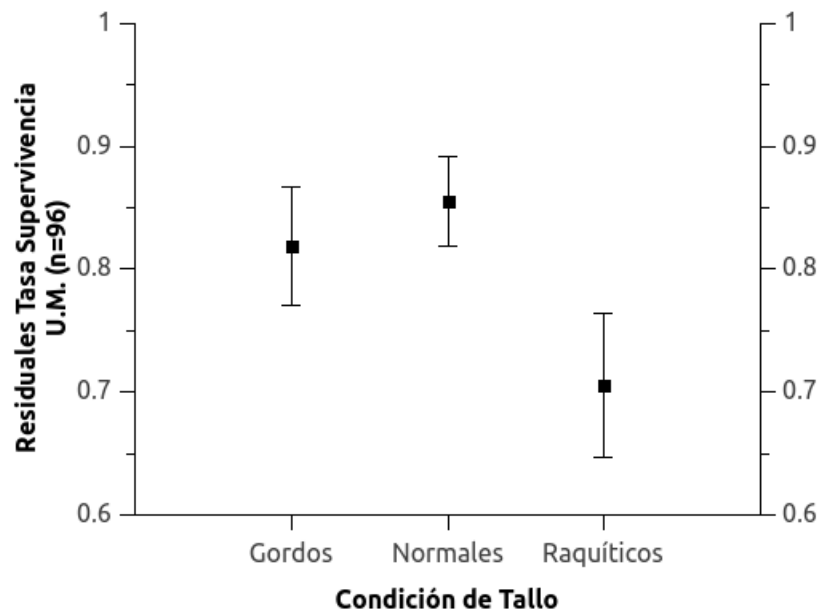


Figura 23. Relación de residuales de tasa de supervivencia ($T_s = N_s/N_i$) con la condición de tallo.

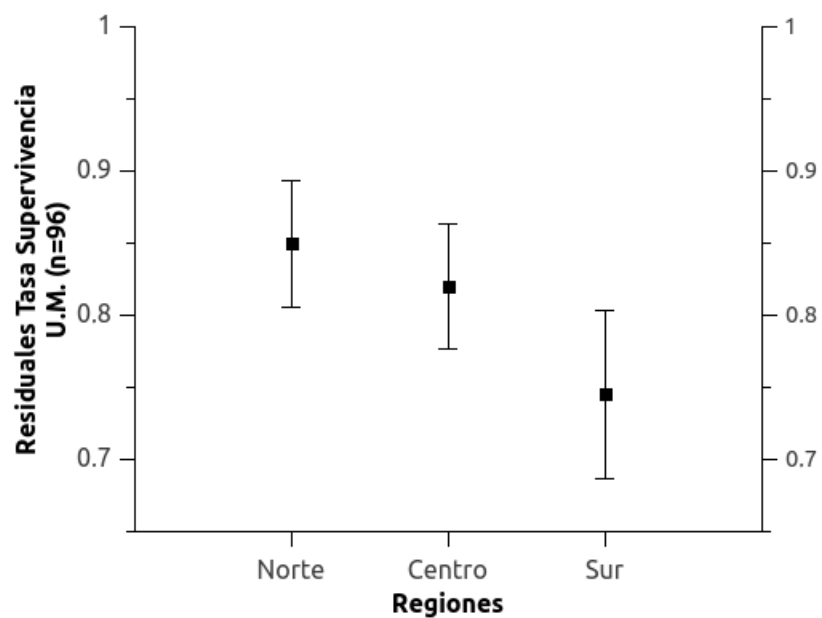


Figura 24. Relación de residuales de tasa de supervivencia ($T_s = N_s/N_i$) con la posición respecto a regiones climáticas.

3.4. Reclutamiento

3.4.1. Regresión lineal

Para calcular el reclutamiento se ajustó un modelo lineal para el intervalo entre las fotografías.

$$TR = 0.009Años \quad (3)$$

(Figura 25; $r^2 = 0.53$, $n = 96$; $p < 0.001$).

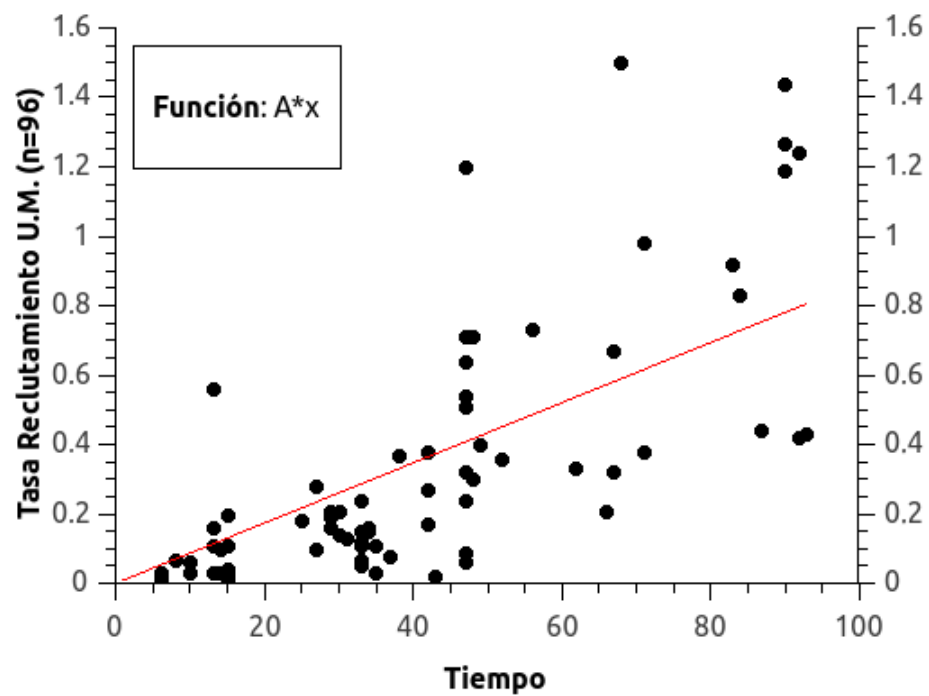


Figura 25. Relación de tasa de reclutamiento ($NR/(Ni+Nf/2)$) y el intervalo de tiempo.

3.4.2. Regresión múltiple

Además del modelo lineal con solamente tiempo transcurrido, se obtuvo una variable más que explica la varianza de los datos utilizando los resultados de la matriz de correlación de Pearson. Se generó un modelo general de regresión múltiple ($r^2 = 0.60$; $n = 96$; $p < 0.001$).

$$TR = 0.29 + 0.01Años - 0.39 Ts \quad (4)$$

Como en el caso de supervivencia, según la matriz de correlación de Pearson se obtuvieron valores estadísticamente significativos para temperatura mínima invernal ($r = 0.21$, $p = 0.038$), precipitación total anual ($r = 0.20$, $p = 0.045$) y latitud ($r = -0.22$, $p = 0.034$) pero no se utilizaron en el modelo de regresión múltiple.

3.4.3. Factores categóricos

Se encontró que el reclutamiento fue afectado por dos variables categóricas, condición del tallo ($r^2 = 0.05$, $F = 3.7$, $p = 0.03$; Figura 26) y sustrato ($r^2 = 0.07$, $F = 2.8$, $p = 0.03$; Figura 27). El análisis *a posteriori* de Tukey no encontró diferencias significativas entre los tallos gordos con los normales y con raquíuticos ($p=0.44$ y $p=0.20$, respectivamente), mientras que si las encontró entre los normales y raquíuticos ($p = 0.01$). No se encontró una tendencia con relación a las zonas latitudinales como se observó en supervivencia, pero cabe destacar que en la matriz de Pearson la latitud si tuvo una relación significativa ($r = -0.22$, $p = 0.034$) con reclutamiento. Para sustrato, aunque la prueba de ANOVA encontró diferencias significativas, la prueba *a posteriori* de Tukey no mostró diferencias significativas entre los grupos, al igual que en supervivencia.

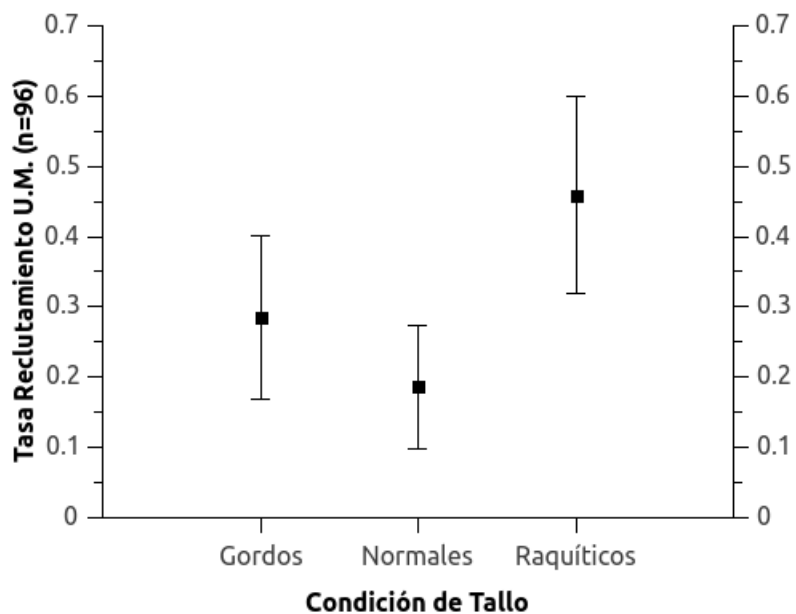


Figura 26. Relación de tasa de reclutamiento con la condición de tallo por U.M. (n=96).

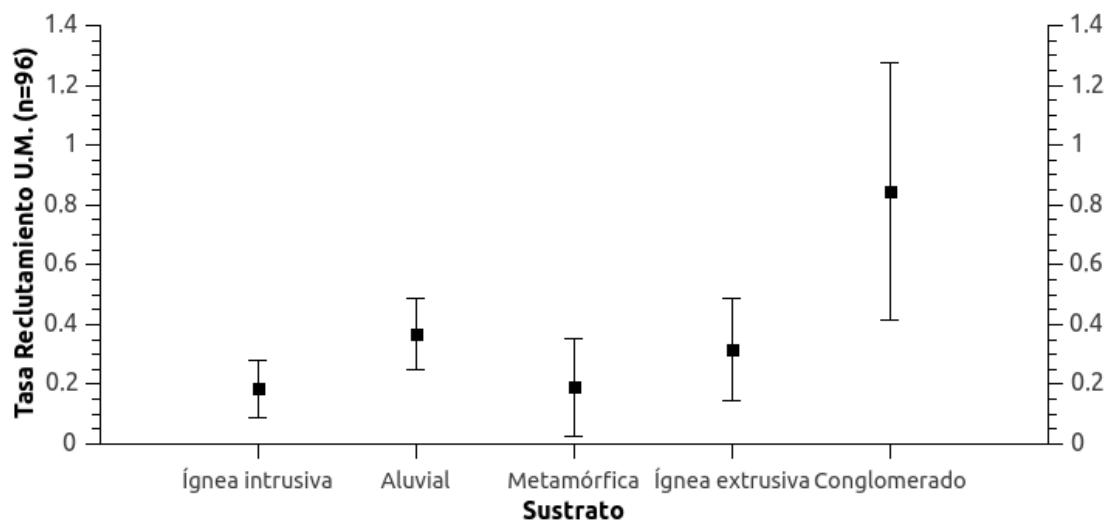


Figura 27. Relación de tasa de reclutamiento ($NR/(Ni+Nf/2)$) con tipos de sustrato.

3.3.5. Análisis de Residuales

De la misma manera que la supervivencia, para probar la dependencia en relación a alguna de las variables bioclimáticas, se analizaron los residuales de la relación lineal con solamente el tiempo. Para este caso no se encontró ninguna relación con alguna de las variables. Igualmente con la técnica de los ANOVA, no se encontró una relación estadísticamente significativa con las variables categóricas.

Capítulo 4

Discusión

4.1. Datos climáticos

El registro del clima con estándares de calidad y continuidad es fundamental para conocer su variabilidad temporal, así como tendencias recientes. Se utilizaron las estaciones que consideramos representan con más confianza el clima en cada sitio de fotografía repetida. Sin embargo, los datos tienen la limitante de su extensión corta, faltas frecuentes y a veces calidad cuestionable. Al revisar los datos también surgen dudas sobre el entrenamiento de observadores y el mantenimiento del equipo. Por ello, cabe mencionar que las observaciones meteorológicas utilizadas en el presente documento, como factores determinantes del desarrollo de *P. pringlei*, presentan una serie de limitaciones y carencias que pudieran estar afectando a este estudio en sus resultados, su verisimilitud, confianza y precisión.

Habría otras maneras de acercarse a ciertas variables climáticas, que tal vez estén al alcance para futuros estudios. Para los últimos 40 años habría la probabilidad de usar datos obtenidos por técnicas de percepción remota. Esto también debería estar sujeto a verificación regional, por más que existen algoritmos bien establecidos para su corrección, debido a la nubosidad como también a la variación espacio-temporal de la vegetación. Al futuro serían de mayor interés pero no resuelven el problema de datos para las décadas previas a los 1970.

Otra categoría de problema con los datos instrumentales es su correspondencia espacial con los sitios de estudio. Se han utilizado por varios autores, algoritmos de interpolación y mapeo de la península a gran escala, sin que sea claro el procedimiento o las variables utilizadas. El uso de una interpolación confiable en

casos como el presente requeriría de un estudio regional muy especializado con verificación en campo de sus predicciones y estimación de grado de confianza. Con métodos justificados y claros, se podría proveer de series históricas mas ajustadas a las localidades de interés, pero siempre con la limitante de la calidad de los datos instrumentales tomados como base.

La Figura 3 (sección 2.3), nos muestra la distancia entre los sitios y las estaciones climatológicas. Es preciso señalar que existen 19 sitios con fotografía repetida, que representan un 29% de la muestra, que están a una distancia mayor a los 30 km de la estación meteorológica e invariablemente su posición geográfica o elevación respecto a ella no serán iguales. Posiblemente estos sitios tienen un mayor problema de representación respecto a las variables bioclimáticas analizadas que le resto. Cabe mencionar que lo anterior es solamente una observación descriptiva, dado que para este estudio no se probó un análisis con exclusión de ellos, pero creemos que su exclusión no cambiaría significativamente los resultados.

Los resultados del Índice de Severidad de Sequía sugieren que no existen diferencias de aridez meteorológica a través de la región para los aproximadamente 50 años de datos meteorológicos analizados. Las zonas de Rancho Alegre y El Rosario, en el norte, y la Purísima, Punta Abrejos y San Javier en el sur fueron las que mostraron los índices con mayor severidad (Tabla 3). El índice de Palmer no reveló una relación significativa con la supervivencia o el reclutamiento de *P. pringlei*. Esto se puede deber a que el índice enmascara la variabilidad entre estaciones o bien que su formulación no tiene relevancia a las variables de población que medimos en *P. pringlei*.

En la Tabla 3 es evidente un patrón con gradiente norte sur, explicable por el efecto de latitud, con temperaturas más elevadas al sur. Respecto a la precipitación, la parte sureña de la península recibe mayor precipitación de los

fenómenos meteorológicos tropicales. A pesar de ello, el carácter árido de la península se manifiesta también en esta región.

Cabe señalar que el análisis climático para este trabajo no mostró un patrón este – oeste, esto debido a la poca representatividad de sitios hacia zonas con influencia predominantemente del Golfo de California, aunque conocemos que las sierras que bisectan la península tienen un efecto en los patrones pluviales (Reyes y Rojo, 1985).

4.2. Método de fotografía repetida

El método de fotografía repetida, en comparación con otras alternativas demográficas convencionales, permite hacer registros rápidos de un gran número de individuos con intervalos de tiempo amplios. Esta técnica hace posible cubrir rangos espaciales y temporales amplios. En comparación con otros estudios que han utilizado la fotografía repetida para demografía basada en individuos, este es el que mayor número de sitios e individuos utiliza, 6521 individuos de *P. pringlei*. Además, este estudio abarca una amplia área geográfica de aproximadamente 900 km de largo, siendo únicamente superado por el trabajo sobre paisajes del desierto de Namibia por Rohde y Hoffman (2012), que analizó un rango de 1200 km pero tan solo 25 sitios y Foden (2007), con 1600 kilómetros aproximadamente, con 53 sitios. Otros como Duncan *et al.* (2006) en Sudafrica y Turner (1990) en Sonora, han sido restringidos a un área aproximadamente de una hectárea. Por su parte Bullock *et al.* (2005), amplió a una escala más regional, en el desierto central del Vizcaíno dentro de un rango 260 km, trabajando con 2246 y 3780 individuos de *P. pringlei* y *F. columnaris*, respectivamente, utilizando 77 sitios para su análisis. Respecto al tiempo en los análisis, los distintos estudios rara vez extienden a más de un siglo.

Las limitantes de este método han sido bien discutidas recientemente (Bullock y Turner, 2010); existen tres asuntos de particular relevancia a este estudio. 1) La estructura de la vegetación es importante para la visibilidad de la especie estudiada, en especial de las plantas pequeñas en vegetación madura. Dado el aumento en la altura y cobertura al sur de San Ignacio, es posible que hubo un sesgo sistemático en contra del reclutamiento en la región sur de la península. Sin rastrear cuadrantes a pie al principio y final de los intervalos, este sesgo no puede ser controlado. 2) Para los intervalos largos, queda mucha incertidumbre sobre el año de las muertes o los reclutamientos. Con estas limitantes conocidas es sorprendente la bondad de ajuste de las regresiones con el tiempo. Bajo estas condiciones o se debería tomar como resultado final los efectos aparentemente bajos de tiempo como una característica de estrés en la supervivencia.

Se hace hincapié en otra característica del estudio, la de juntar sitios cercanos antes del análisis. Con este protocolo se esperaba reducir la varianza en los resultados que podría deberse a efectos estocásticos resultado de basar tasas de variación continua en cohortes muy pequeños que solamente pueden variar por números enteros, y de efectos aleatorios en estos cohortes pequeños (Akçakaya *et al.*, 1999).

4.3. Resumen demográfico

El cálculo del aumento neto (Figura 13) sugiere cierto número de poblaciones en aumento para la península con reclutamiento en exceso de mortalidad en un 61% de la muestra. De igual manera, para un área en el norte de la región, Bullock y Turner (2005) encontraron un 75% de las poblaciones en aumento o estable. Para las poblaciones muestreadas, únicamente dos de los sitios del norte (248N y Cataviña1), mostraron una disminución. A su vez, se observaron disminuciones en un 22% de los sitios al sur de los 28.70°N, desde el área de

Compostela hacia la ciudad de La Paz. Esto puede ser reflejo de ciertos eventos que están documentados para las poblaciones al sur de la península, tales como enfermedades (Bashan *et al.*, 1995 y Dubrovsky y León de la Luz, 1996) o tormentas fuertes y huracanes que son más frecuentes al sur (Court, 1980, Díaz, 2010). Por otro lado, al norte no sólo llueve menos, sino que también se presentan temperaturas menos extremas. Es importante señalar que la poblaciones en Sonora se han encontrado en ligero aumentó con mayor frecuencia que estables o en disminución (Bullock y Turner, 2010).

No se pueden especificar las razones para aumentos o disminuciones en la gran mayoría de los casos, pero hay que destacar que esta perspectiva general sobre poblaciones locales múltiples permite reconocer su grado de desfase así como la tendencia global de la especie en la península. Recientemente tal perspectiva se pudo aplicar a otras 14 especies de perennes leñosas y suculentas del Desierto Sonorense y sus márgenes, pero con calificaciones cualitativas solamente (Bullock y Turner, 2010). En el presente caso el resultado de cada población local fue cuantitativa y se puede aseverar que la mediana de cambio en décadas recientes fue de $0.48\% \text{ año}^{-1}$, con 5% de casos de poblaciones con crecimientos explosivos y 3% de catástrofes.

El reclutamiento en *Pachycereus pringlei* excede a la mortalidad en la mayoría de los sitios, contrastando con *Carnegiea gigantea* (sahuaro), otro cacto columnar del Desierto Sonorense, el cuál parece estar en un disminución generalizada a largo plazo (Turner *et al.*, 2003). Esta disminución, es también el caso de suculentas arborescentes como *Aloes* y *Pachypodium* en el sudoeste de África (Midgley *et al.*, 1997) y *Fouquieria columnaris* en Baja California (Bullock *et al.*, 2005).

Sería útil conocer los efectos sobre las tasas de cambio por herbivorismo, plagas, plantas nodriza y competidores como plantas vecinas, la polinización, dispersión de semillas y la germinación, aunque el estudio de todas estas

variables entre tantos sitios no parece ser factible sin una instrumentación y tiempo apropiados. Típicamente el estudio de una de estas se limita a uno o pocos sitios. Dados los resultados, se propone que mejor conocimiento de otros factores, tales como el papel de la polinización, la germinación y las fases tempranas del establecimiento en reclutamiento sería particularmente útil para entender a mayor detalle las consecuencias que trae consigo el cambio climático sobre la vegetación en la región.

Para la supervivencia y el reclutamiento, a pesar de que se probaron varios posibles factores de forzamiento, el tiempo por si solo sigue siendo la variable dominante, concordando con los resultados de Bullock *et al.* (2005). Hay que enfatizar que es posible que estos análisis sean afectados por no diferenciar entre clases de tamaño o edad, considerando a todos los individuos como pertenecientes a una misma clase y así juntando plantas de diferente edad que quizás sea por decenas o cientos de años (Bullock *et al.*, 2005).

4.4. Supervivencia

La supervivencia se modeló con dos funciones una no lineal, la función de Weibull, que explica 40% de la variación y una lineal, que explica 45%. La primera representa mejor al proceso natural de la mortalidad. Sin embargo, debido a que la función Weibull se comportó casi lineal en el rango de años correspondientes a los datos de campo, se optó por la segunda, facilitando así, analizar de una manera más sencilla las variables independientes y confeccionar, probar e interpretar modelos multivariados. Ambos modelos se ajustan con un tamaño de cohorte inicial de 1000. Aunque el modelo Weibull proporciona una aproximación de la longevidad de *Pachycereus pringlei*, para nuestro caso esta se aproximó a las 1000 años, comparado con más de 700 años estimado por Bullock *et al.* (2005). Las dos cifras consideramos poco

confiables debido a que rebasan el intervalo de estudio por un orden de magnitud. Además, ocurrió una extinción local de gran magnitud en uno de nuestros sitios, suceso factible en cualesquier de ellos en un lapso de 300 a 500 años.

Sin embargo, esto evidencia de nuevo que el *P. pringlei* es una planta longeva, si las diferentes condiciones físicas o bióticas se lo permiten. Otras especies longevas de zonas áridas, como *Aloe pasinni* vive aproximadamente 250 años y sus poblaciones declinan presentando un riesgo para la especie en el contexto de calentamiento global (Duncan *et al.*, 2006). No cabe duda que las variaciones climáticas en ecosistemas áridos han sido importantes para la explicación de cambios en las poblaciones. Por ejemplo, el estudio de Rodhe y Hoffman (2012) demuestran cambios a largo plazo (más de 130 años) de la vegetación del desierto de Namibia, concluyendo que las poblaciones están condicionadas por patrones de cambio en la precipitación media anual. Esto muestra una vez más que las poblaciones de plantas no son estáticas en el tiempo sino que la inestabilidad es típica. Bowers y Turner (2001), concuerdan con lo anterior, particularmente con especies longevas en el desierto Sonorense como *Carnegiea gigantea* (sahuaro), cuyas poblaciones fluctúan en escalas de tiempo largas, en el orden de décadas. Un evento parecido sucede con poblaciones como *Larrea tridentata* y *Cercidium microphyllum*, estas aparentemente presentaban estabilidad y repentinamente y en poco tiempo, mostraron alta mortalidad y poco reclutamiento, mientras otras especies asociadas con estas poblaciones, *Prosopis* sp. y *Encelia farinosa* incrementaron sus poblaciones, demostrándose un gran contraste entre las fluctuaciones poblacionales de distintas especies y ambientes (Turner, 1990).

Encontramos que la influencia de los factores climáticos fue significativa en los modelos exclusivamente para la temperatura máxima de invierno (Supervivencia = $1.52 - 0.004 \text{ años} - 0.02 \text{ temperatura máxima invernal} - 0.17$

tasa reclutamiento). Sin embargo, entre las correlaciones simples se presentaron otros factores de posible interés, que quizá por errores propios del diseño y falta de información climática o de otra índole, no fueron significativos para este estudio. Esto contrasta con los estudios de sahuaro, palo verde y otras especies, en las cuales se sugieren varios efectos climáticos adversos como dominantes en la historia poblacional (Bowers y Turner, 2001). Efectos climáticos a gran escala como mayor precipitación debida a El Niño (ENSO), se ha relacionado con la regeneración de cactáceas columnares en el desierto de Sonora (Bowers, 1997; Drezner y Fall, 2002). En contra parte, la sequía puede generar alta mortalidad en plantas del desierto (Pierson y Turner, 1998) e incluso puede generar una dinámica diferencial en la mortalidad de las especies (Muller *et al.*, 2005). En estos casos la metodología identificó pulsos en las poblaciones que podrían relacionarse a condiciones climáticas relativamente cortas, sin la limitación de trabajar con intervalos a veces multidecadales.

A pesar de la creencia de que la muerte en plantas longevas es un proceso a largo plazo (por ejemplo: McAuliffe, 1984; Turner, 1990). Bowers y Turner (2001) sugieren que la mortalidad en poblaciones de *Cercidum microphyllum*, árbol perenne del Desierto de Sonora, este no era el caso. Los presentes resultados sugieren que a largo plazo, el paso del tiempo es el mejor predictor de la supervivencia, pero no excluyen la posibilidad que la muerte individual sea rápida ni que pulso de mortalidad sean importantes en las poblaciones.

En un caso notable de factores de mortalidad masiva, el paso de huracanes en la península no se analizó de manera cuantitativa por falta de estudios sintéticos previos. La literatura menciona que existe un gradiente en la influencia de los ciclones tropicales, declinando en la península de sur a norte (Court, 1980, Díaz *et al.*, 2008). También, esta documentado (Díaz, 2010) que Baja California Sur, en un estudio de 153 ciclones tropicales en un periodo mayor a 50 años (1944 a 2010) es el estado mexicano con mayor incidencia de

ciclones tropicales. Además, existen menciones de los impactos que estos tuvieron sobre especies suculentas y columnares en un solo evento pero no a gran escala (Bullock *et al.*, 2005; Clark y Ward, 2000) en el Estado norte.

Aunque puede suceder que los huracanes no toquen tierra en muchos años, no cabe duda de su relevancia a las poblaciones de plantas en la escala de uno o varios siglos (Court, 1980; Clark y Ward, 2000; Bullock *et al.*, 2005).

Sin desmerecer los logros de nuestras aproximaciones se puede discutir posibles causas técnicas de la poca influencia climática. Por ejemplo, los modelos requieren la simplificación forzada por la aproximación multilineal. Por otra, la precisa formulación de las variables es necesariamente arbitraria (por ejemplo unidades de meses), aun siendo razonable y entendible. Además, la forma y magnitud de variación suelen ser no uniformes. Podría ser que otros tipos de modelación revelan otros factores significativos.

Como se ha mencionado, otro problema en detectar efectos climáticos en este caso es la incertidumbre sobre el clima de cada sitio, el cual debe variar como también varía la distancia y topografía entre los sitios y las estaciones usadas para representar su clima histórico. Este problema podría ser más severo en casos de condiciones extremas, al no identificar sucesos locales importantes o bien al extender eventos extremos a localidades que no alcanzaron en realidad. Otro efecto de muestreo sería en sumergir condiciones estresantes en condiciones promedio a plazo de los intervalos entre fotografías. Sin embargo, se utilizaron variables de diferente forma para evitar este problema.

Otra dimensión de limitante sobre la detección de efectos climáticos es que podrían manifestarse solamente con otras combinaciones de condiciones ambientales, como pendiente, exposición o textura del suelo. Por ejemplo, la mortalidad en el huracán de 1997 fue mayor en sitios planos con suelos

arcillosos, debido a que los suelos volvieron líquidos con las intensas lluvias, dejando caer a plantas grandes (Bullock *et al.*, 2005).

En el marco actual del cambio climático, las tendencias de alteraciones de temperatura así como en los patrones de precipitación no es tan clara para la región. Puesto que nuestros resultados sugieren que la variaciones históricas en estos factores no han tenido un impacto fuerte en las poblaciones de *P. pringlei*. Sin embargo, la notable tendencia de cambio entre todas las poblaciones sugiere unos factores que pueden manifestarse a nivel regional. La posibilidad que sean ligados a temperatura y precipitación requiere tal vez de otros acercamientos. Una alternativa, podría ser un ambiente mas favorable por el aumento en CO₂ en la atmósfera (Archer *et al.*, 1995; Smith *et al.* 2000), dando carácter de importancia a la inclusión de plantas en los modelos sobre el clima usados para hacer pronósticos sobre la incidencia de cambio climático.

El otro resultado que se destacó en el presente estudio fue la relación recíproca significativa entre la supervivencia y la mortalidad, siendo de mayor importancia que factores del clima. Esto es el primer trabajo entre sus pares en hacer esta conexión. Por supuesto tiene dos interpretaciones no excluyentes, siendo la individualista y la poblacional. En el primer caso, se supone que mayor reclutamiento es resultado de mayor esfuerzo reproductivo por individuo y por ende de menor disposición de recursos para mantenimiento del individuo. La literatura sobre el asunto para árboles es escaso comparado con plantas herbáceas (Crawley, 1997) aunque existen casos detallados (El-Kassaby y Barclay, 1992). Racine y Downhower (1974) probaron que existen diferencias en gasto energético de reproducción (esfuerzo reproductivo) en especies de *Opuntia* dependiente de hábito de crecimiento. La segunda interpretación sería que mayor mortalidad deja más oportunidades para el reclutamiento, la cual corresponde a una correlación, no causa de la mortalidad y requiere otros supuestos. Seguramente el mecanismo sería interesante a comprobar, pero

mientras hay que recordar que los datos de supervivencia como también de reclutamiento son a nivel de sitio, no individuo ni vecindad.

Dado que los factores geográficos y ambientales pueden variar por zonas, aprovechando ciertas particularidades espaciales y demográficas, la supervivencia fue evaluada en tres regiones, lo que confirma un gradiente norte sur, a pesar de que ni latitud ni temperatura promedio anual fueron factores significativos. Además, la condición de tallo también se mostró peor en la zona sur.

El sustrato podría contribuir de manera significativa en la variación de la supervivencia, pero sería necesario desglosar variables que concuerdan con el análisis regional como textura (Bullock *et al.*, 2005) o índices químicos (Franco-Vizcaíno *et al.*, 1993), en contraste a lo sumamente local (McAuliffe, 1991).

Por otra parte, las variaciones residuales son explicadas por la precipitación total y la variación latitudinal, explicando 23% en supervivencia. Esta relación no se encontró para las variaciones en reclutamiento. Referente a los análisis de residuales ANOVA, no arrojaron más información sobre factores que impactan la supervivencia mientras en general concordaron con los análisis directos.

4.5. Reclutamiento

En nuestro caso el reclutamiento no se refiere ni a la aparición de plántulas ni a su supervivencia a plazo de uno o pocos años, sino al establecimiento derivados de periodos más largos. El tiempo transcurrido explicó el 53% de la variación en el reclutamiento. Aunque se modeló de forma lineal, esto no necesariamente afirma que el establecimiento es uniforme temporalmente. En este estudio a diferencia de Bullock *et al.* (2005), no se encontró una relación

favorecida por condiciones de humedad o precipitación, lo que quizás pone en duda un reclutamiento en condiciones favorables principalmente de precipitación, y un reclutamiento en pulsos. Cabe recordar que aunque en el modelo no se evidenció una relación estrecha con precipitación, esta fue una variable bioclimática que mostró una correlación positiva y significativa con reclutamiento (sección 3.4.2). En contraste con *F. columnaris*, *P. pringlei* presentó un aumento en sus poblaciones, tanto en Bullock *et al.* (2005), como en el presente trabajo (Figura 13), con reclutamiento en exceso de mortalidad. Sorprendentemente, la tasa anual promedio de reclutamiento fue casi el doble comparado con Bullock *et al.* (2005), donde reporta un 0.5 % y en este estudio encontramos un 0.9 % (Figura 25). Como ya mencionamos, el reclutamiento en *P. pringlei* excede a la mortalidad en la mayoría de los sitios, contrastando con *Carnegiea gigantea*, el cuál parece estar en un disminución generalizada a largo plazo (Turner *et al.*, 2003), como también en otros casos de suculentas arborescentes como *Aloes* y *Pachypodium* en el sudoeste de África (Midgley *et al.*, 1997) y *Fouquieria columnaris* en Baja California (Bullock *et al.*, 2005).

Para reclutamiento, sorpresivamente y caso contrario a la supervivencia, no se encontró relación con factores climáticos. Con la advertencia sobre el sentido particular de reclutamiento en este tipo de estudio, los resultados indican que las condiciones adecuadas para el reclutamiento han ocurrido con frecuencia, sin necesidad de extremos favorables climáticos y sin aparecer patrones adversos en los regímenes históricos. No obstante, hay mucha variación no explicada que podría tener causas climáticas no reveladas.

La relación reclutamiento y supervivencia se relaciona con las mismas interpretaciones arriba comentadas, 1) mayor reclutamiento es resultado de un mayor esfuerzo reproductivo por individuo y/o 2) mayor mortalidad introduce más oportunidades para el reclutamiento.

Además, el reclutamiento fue afectado significativamente por dos variables categóricas, condición del tallo y sustrato. En este caso no existió tendencia con relación a las zonas latitudinales, como se observó en supervivencia, pero el análisis sugiere que las poblaciones con tallos raquíuticos tienden a tener más reclutamiento. Tal condición del tallo puede indicar mayor probabilidad de morir a corto plazo y afectaría la asignación de recursos a la reproducción. O, pudiera ser que el esfuerzo reproductivo afecte indirectamente a la condición del tallo. También se pone a consideración si la relación se deriva de factores del ambiente físico o biótico que aumentan las poblaciones de polinizadores y la salida reproductiva (Fleming *et al.*, 1998). El caso particular del sustrato sugiere un comportamiento similar que en supervivencia. Parece ser que un suelo favorable a la supervivencia también lo sea para el reclutamiento.

A pesar de la sugerencia de Bullock *et al.* (2005), que el establecimiento de *P. pringlei* puede ser favorecido por condiciones de humedad en verano y otoño, no se encontró relación respecto a esta variable en este estudio. Debido a que la vida promedio de *P. pringlei* es medida en cientos de años, se puede eliminar la necesidad de una tasa de remplazo alta por nuevas generaciones (Bashan, 2000). Al sur de la península, mediante observaciones en campo y fotográficas, se observa una cobertura vegetal más densa y cerrada compuesta principalmente por árboles pequeños y arbustos, en comparación con el norte, donde es más abierta y compuesta mayormente por arbustos. Este patrón puede variar localmente, ya que algunas poblaciones muestran una proporción de nuevas plantas incluso superior a algunas poblaciones más norteñas. Se propone que ello puede ser debido a interacciones positivas (facilitadoras) con otras especies leñosas. Parece, por tanto, que al sur se pueden encontrar escenarios locales donde su potencial de reclutamiento es a una tasa rápida de remplazo en contraste con algunas poblaciones más norteñas, como respuesta a las condiciones de las poblaciones sureñas a morir en menor de tiempo, por distintas y mas causas que en la parte norte. Esto puede ser reflejo de cambios

de estrategias reproductivas de la especie frente a los cambios del medio biótico y abiótico. No obstante, hay que mantener en mente que el tiempo transcurrido a plazo de pocas décadas (en el siglo 20) presentó buena relación con el reclutamiento, sosteniendo el aumento regionalizado. Los casos de aumento explosivo son muy pocos para invertir estudio o especular sobre causas.

Conclusiones

Este estudio es uno de los primeros, en latitudes subtropicales, en documentar la dinámica de poblaciones locales en todo el largo del rango geográfico de una planta, abarcar un siglo y de basarse en individuos identificados. Pone a prueba múltiples factores climáticos como factores forzantes de cambios poblacionales, considerando su variación local-histórica.

En general, pero no en todos los casos, las poblaciones han aumentado en el último siglo. Efectos de la variabilidad climática aparentemente han sido mínimos, según los datos y el marco analítico actual, en contraste con la expectativa de esta investigación. Solamente se vio un efecto de la temperatura máxima invernal sobre la supervivencia. El tiempo en si fue el factor que más influyó en la supervivencia y el reclutamiento, sugiriendo que, a plazo de pocas décadas, se ha experimentado un clima sin frecuentes e impactantes extremos del clima (ya sean benéficos o perjudiciales) y que, en términos de condiciones promedios no diferencia poblaciones en la península. Se reconocieron pocos y aislados desastres poblacionales como también pocos y aislados casos de explosión poblacional, dado que en general faltó evidencia que pulsos fuertes en mortalidad o reclutamiento tuviera papeles importantes en las poblaciones de la península.

Por supuesto la calidad y longitud de los registros de clima son problemas persistentes, con la necesidad de datos locales de alta frecuencia desde antes de 1950. La únicas alternativas a los limitantes y ruido sufrido en el presente caso, podría ser limitarse a sitios meteorológicamente muy cercanos a las mejores estaciones, o hacer observaciones intensivas durante algunos años para verificar o mejorar modelos de interpolación espacial.

El tiempo, reclutamiento y supervivencia mostraron una interacción negativa, efecto no antes mostrado a semejantes escalas en plantas. Se evidenciaron

algunos patrones demográficos en relación con variables biológicas, geomórficas y geográficas. Se destaca la mayor frecuencia de disminución poblacional al sur y la oportunidad para estudios más precisos.

Los resultados refuerzan el conocimiento que individuos de *P. pringlei* pueden vivir cientos de años, pero estimaciones de longevidad por análisis demográfico son dudables, siendo de estudios de un siglo o menos.

No resultó práctico para el presente trabajo perseguir datos locales sobre el manejo, ni de impactos bióticos, sean de herbívoros domésticos, plagas o polinizadores, aunque tienen clara implicaciones y existen bases para considerarlos geográficamente variables. Por otro lado, en este trabajo gran parte del análisis se enfocó en las variables bioclimáticas, omitiendo algunas características como el tamaño y condición de cada individuo o la sexualidad que podrían afectar el destino a mediano plazo. Un tema que por su potencial importancia en los resultados demanda mayor atención, es la relación inversa de reclutamiento y supervivencia. Otro tema sería la tasa de crecimiento individual, la cuál, de ser poco variable, daría confianza a la estimación de edad individual, permitiendo un giro en el marco del estudio.

En relación con evidencia reciente que en el sur hay mayores “cardonales”, el presente estudio de dinámica poblacional demostró mayor aumento poblacional en el norte, por mayor supervivencia. Esto no conlleva implicaciones sobre cambios en el ámbito de distribución, asunto que requiere de otros métodos. Sin embargo, el cambio y sus escalas espaciales y temporales, como se ha mostrado en diferentes sentidos para otras especies, advierte que los programas de manejo no deben considerar que la estructura de los ecosistemas sea estática.

Se recomienda aprovechamiento de la fotografía repetida existente y en programas de seguimiento a largo plazo para determinar la situación y dinámica

de otras especies de diverso estatus, distribución y aprovechamiento, por las bondades de rapidez, amplitud y longitud del método.

Referencias bibliográficas

- Aguirre-Gutiérrez, J. y Duivenvoorden, J.F. 2010. Can we expect to protect threatened species in protected areas? A case study of the genus *Pinus* in Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 81:875-882.
- Archer, S., Schimel, D. S. y Holland, E.A. 1995. Mechanisms of shrubland expansion: land use, climate, or CO₂? *Climatic Change*, 29:91–99
- Akçakaya, H.R., Burgman, M.A. y Ginzburg, L.R. 1999. *Applied Population Ecology*. Second edition. Sinauer Associates, Sunderland.
- Arriaga-Ramirez, S. y Cavazos, T. 2010. Regional trends of daily precipitation indices in northwest Mexico and southwest United States. *Journal of Geophysical Research Atmospheres*, 115:14111-14120.
- Bashan, Y. 2000. A proposal for conservation of exemplary stands of the giant cardón cactus (*Pachycereus pringlei*) in Baja California Sur, México. *Natural Areas Journal*, 20:197-200.
- Bashan, Y., Toledo, G. y Holguín, G. 1995. Flat top decay syndrome of the giant cardón cactus (*Pachycereus pringlei*): description and distribution in Baja California Sur, México. *Canadian Journal of Botany*, 73:683-692.
- Batthey, N.H. 2000. Aspects of seasonality. *Journal of Experimental Botany* 51(352):1769-1780.
- Begon, M., Harper, J.L. y Townsend, C.R. 1996. *Ecology: Individuals, Populations and Communities*, third edition. Blackwell Scientific Publications, London.
- Bowers, J.E. 1997. Demographic patterns of *Ferocactus cylindraceus* in relation to substrate age and grazing history. *Plant Ecology*, 133(1):37-48.
- Bowers, J.E. 2005. New evidence for persistent or transient seed banks in three Sonoran Desert cacti. *The Southwestern Naturalist*, 50(4):482-487.
- Bowers, J.E. y Turner, R.M. 2001. Dieback and episodic mortality of *Cercidium microphyllum* (foothill palo verde), a dominant Sonoran Desert tree. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 128:128-140.
- Bowers, J.E., Webb, R.H., y Rondeau, R.J. 1995. Longevity, recruitment and mortality of desert plants in Grand Canyon, Arizona, U.S.A. *Journal of Vegetation Science*, 6:551–564.

- Bradley, N.L., Leopold, A.C., Ross, J. y Huffaker, W. 1999. Phenological changes reflect climate change in Wisconsin. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 96:9701-9704.
- Bravo-Hollis, H. y Sánchez-Mejorada, H. 1991. *Las Cactáceas de México III*. Universidad Autónoma de México. México, D. F.
- Bullock, S.H. 2003. Seasonality, spatial coherence and history of precipitation in a desert region of the Baja California peninsula. *Journal of Arid Environment*, 53:169–182.
- Bullock, S.H. y Turner, R.M. 2010. Plant population fluxes in the Sonoran Desert shown by repeat photography. En: *Repeat Photography: Methods and applications in the natural sciences* (eds. R.H. Webb, D.E. Boyer y R.M. Turner). Island Press, Washington.
- Bullock, S.H., Martijena, N.E., Webb, R.H. y Turner, R.M. 2005. Twentieth century demographic changes in cirio and cardon in Baja California, Mexico. *Journal of Biogeography*, 32:127-143.
- Cancino, J., León de la Luz, J.L., Coria, R. y Romero, H. 1993. Effect of heat treatment on germination of seeds of cardon [*Pachycereus pringlei* (S. Wats.) Britt. & Rose, Cactaceae]. *Journal of the Arizona-Nevada Academy of Science*, 27:47–54.
- Cazón, A., De Viana, M. y Gianello, J. 2000. Identificación de un compuesto alelopático de *Baccharis boliviensis* (Asteraceae) y su efecto en la germinación de *Trichocereus pasacana* (Cactaceae). *Revista de Biología Tropical*, 48:47-51.
- Clark, W.H. y Ward, D.M. 2000. Hurricane impacts in the Central Desert of Baja California Norte, México. *Haseltonia*, 7:81-85.
- Cody, M.L. 1984. Branching patterns in columnar cacti, En: Margaris, N.S., Arianoustou-Faraggitaki, M. y Oechel, W.C. (eds.), *Being alive on land*. Dr W. Junk Publishers, Hague. pp. 201-236.
- Colwell, R.K., Brehm, G., Cardelus, C.L., Gilman, A.C. y Longino, J.T. 2008. Global warming, elevational range shifts, and lowland biotic attrition in the wet tropics. *Science*, 332:258-261.
- Court, A. 1980. Tropical cyclone effects on California. NOAA Technical Memorandum NWS WR, 159:1–45.

- Crawley, M. J. 1997. *Plant Ecology*, Second edition, Blackwell Publishing, Oxford, UK. 717 p.
- Davis, M. B. y Shaw, R. G. 2001. Range shifts and adaptive responses to Quaternary climate change. *Science*, 292:673-679.
- De Deyn, G.B., Cornelissen, J.H.C. y Bardgett, R.D., 2008. Plant functional traits and soil carbon sequestration in contrasting biomes. *Ecology Letters*, 11:516-531.
- Delgadillo, J. 1998. *Florística y ecología del norte de Baja California*. Universidad Autónoma de Baja California. Mexicali, B.C., México.
- Díaz, S. C. 2010 Variabilidad de los ciclones tropicales que afectan a México. *Interciencia*, 35: 306-310.
- Díaz S, Salinas, C. y Hernandez, S. 2008. Variability of rainfall from tropical cyclones in northwestern México and its relation to SOI and PDO. *Atmósfera* 21:213-223.
- Douglas, M.W., Maddox, R.A., Howard, K. y Reyes, S. 1993. The Mexican monsoon. *Journal of Climate*, 6:1665-1677.
- Drezner, T.D. y Fall, P.L. 2002. Effects of inter-annual precipitation patterns on plant cover according to dispersal mechanisms along a riparian corridor in the Sonoran Desert, U.S.A. *Journal of the Arizona-Nevada Academy of Science*, 34:70–80.
- Drezner, T.D. 2006. Regeneration of *Carnegiea gigantea* (Cactaceae) since 1850 in three populations in the northern Sonoran Desert. *The Southwestern Naturalist*, 50:178-186.
- Drezner, T. D. y Garrity, C. M. 2003. Saguaro distribution under nurse plants in Arizona's Sonoran Desert: directional and microclimate influences. *Professional Geographer*, 55: 505-512.
- Dubrovsky, J. y León de la Luz, J.L. 1996. Gall-like malformations in a columnar cactus *Pachycereus pringlei* in southern Baja California, their morphology and appearance populations. *Journal of Arid Environments*, 33:201-210.
- Duncan, J., Hoffman, T., Rohde, R., Powell, E. y Hendricks, H. 2006. Long-Term Population Changes in the Giant Quiver Tree, *Aloe pillansii* in the Richtersveld, South Africa. *Plant Ecology*, 185:73-84.

- Easterling, M.R., Ellner, S.P. y Dixon, P.M. 2000. Size-specific sensitivity: Applying a new structured population model. *Ecology*, 81:694-708.
- Ebert, T.A. 1999. *Plant and Animal Populations: Methods in demography*. Academic Press, San Diego.
- Escoto-Rodríguez, M. 1999. Variaciones temporales y espaciales en la tasa de crecimiento del cirio (*Fouquieria columnaris*). Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada.
- Esparza-Olguín, L., Valverde, T. y Vilchis-Anaya, E. 2002. Demographic analysis of a rare columnar cactus (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacán Valley, Mexico. *Biological Conservation*, 103:349-359.
- Farfán, L.M. 2005. Development of convective systems over Baja California during tropical cyclone Linda (2003). *Weather and Forecasting*. 20:801-811.
- Felger, R.S. y Moser, M.B. 1985. *People of the desert and sea: ethnobotany of the Seri Indians*. Tucson: University of Arizona Press.
- Fleming, T.H., Maurice, S. y Hamrick, J.L. 1998. Geographic variation in the breeding system and the evolutionary stability of trioecy in *Pachycereus pringlei* (Cactaceae). *Evolutionary Ecology*, 12:279–289.
- Fleming, T.H., Tuttle, M.D. y Horner, M.A. 1996. Pollination biology and the relative importance of nocturnal and diurnal pollinators in three species of Sonoran desert columnar cacti. *Southwestern Naturalist*, 41:257-269.
- Fleming, T.H., Maurice, S., Buchman, S.L. y Tuttle, M.D. 1994. Reproductive biology and relative male and female fitness in a trioecious cactus *Pachycereus pringlei* (Cactaceae). *American Journal of Botany*, 81(7):858-867.
- Fleming, T.H., Maurice, S., Hamrick, J.L. 1998. Geographic variation in the breeding system and the evolutionary stability of trioecy in *Pachycereus pringlei* (Cactaceae). *Evolutionary Ecology*, 12: 279–89.
- Flores-Martínez, A., Ezcurra, E. y Sánchez-Colón, S. 1994. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology*, 77:870-886.
- Foden, W., Midgley, G.F., Hughes, G., Bond, W.J., Thuiller, W. Hoffman, M.T. 2007. A changing climate is eroding the geographical range of the Namib Desert tree *Aloe* through population declines and dispersal lags. *Diversity and Distributions*, 13:645–653.

- Franco, A. C. y Nobel, P. S. 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology*, 77:870-886.
- Franco, M. 1990. *Ecología de Poblaciones*. Ciencias. 4:4-9.
- Franco-Vizcaino, E., Graham, R.C., Alexander, E.B. 1993. Plant species diversity and chemical properties of soils in the central desert of Baja California, Mexico. *Soil Science*, 155:406-416.
- García, E. y Mosiño, P. 1968. Los climas de la Baja California. pp. 29-56 en: Comité Mexicano para el Decenio Hidrológico Internacional. Memoria 1966-67. Instituto de Geofísica UNAM, México.
- Geiger, R., Aron, R.H. y Todhunter, P. 2009. *The climate near the ground*. Seventh edition. Rowman & Littlefield Publishers. 71 p.
- González-Abraham, C. E., Garcillán, P. P. y Ezcurra, E. 2010. Ecorregiones de la Península de Baja California; una síntesis. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 87:69-82.
- Halpin, P. N. 1997. Global climate change and natural-area protection: management responses and research directions. *Ecological Applications* 7:828-843.
- Harper, J.L. 1967. Darwinian approach to plant ecology. *Journal of Ecology*, 55: 247-270.
- Harper, J.L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press, London.
- Hamerlynck, E.P. y McAuliffe, J.R. 2008. Soil-dependent canopy die-back and plant mortality in two Mojave Desert shrubs. *Journal of Arid Environments*, 72:1793-1802.
- Hereford, R., Webb, R. H. y Longpré, C. I. 2006. Precipitation history and ecosystem response to multidecadal precipitation variability in the Mojave desert region, 1893-2001, *Journal of Arid Environments*, 67:13-34.
- Holguin, G., Bowers, R. y Bashan, Y. 1993. The degeneration of cardon populations in Baja California sur, Mexico. *Cactus and Succulent Journal*, 65:64-67.
- Honnay, O., Verheyen, K., Hermy, M. 2002. Permeability of ancient forest edges for weedy plant species invasion. *Forest Ecology and Management* 161:109-122.

- Huntley, B. 1991. How plants respond to climate change: Migration rates, Individualism and the consequences for plant communities. *Annals of Botany*, 67:15-22.
- INEGI 1995, Síntesis de información geográfica del estado de Baja California Sur, Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, Aguascalientes, México.
- INEGI 2001. Síntesis de información geográfica del estado de Baja California. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e informática, Aguascalientes, México.
- INEGI 2004. Conjunto de Datos Vectoriales Geológicos. Continuo Nacional. Escala 1:1'000,000. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, Aguascalientes, México.
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). 2007. Climate change 2007: impacts, adaptation and vulnerability. Contribution of Working Group II to the fourth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge.
- Jaksic, F. y Fuentes, E. 1980. Why are native herbs in the Chilean matorral more abundant beneath bushes: microclimate or grazing? *Journal of Ecology*, 68: 665-669.
- Jones, P.D., Osborn, T.J., Briffa, K.R., Folland, C.K., Horton, E.B., Alexander, L.V., Parker y N.A. Rayner, D.E. 2001. Adjusting for sampling density in grid box land and ocean surface temperature time series. *Journal of Geophysical Research*, 106:3371-3380.
- Jordan, P.W. y Nobel P.S., 1981. Seedling establishment of *Ferocactus acanthodes* in relation to drought. *Ecology*, 62:901-906.
- Jordan, P.W. y Nobel, P.S. 1982. Height distribution of two species of cacti in relation to rainfall, seedling establishment, and growth. *Botanical Gazette*, 143:511-517.
- Krebs, C.J. 1972. *Ecology. The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. Harper and Row, New York.
- León de la Luz, J., Rebman, J.P. y T. Oberbauer. 2003. On the urgency of conservation on Guadalupe Island, Mexico: Is it a lost paradise? *Biodiversity and Conservation*, 12:1073-1082.

- Lloyd, D.G. 1980. Demographic factors and mating patterns in angiosperms. En: Solbrig, O.T. (ed.), *Demography and Evolution in Plant Populations*. Blackwell, Oxford. 107-129 p.
- Lugo, A. E. y Scatena, F.N. 1996. Background and catastrophic tree mortality in tropical moist, wet, and rain forests. *Biotropica*, 28:585-599.
- Lynch, M. y Lande, R. 1993. Evolution and extinction in response to environmental change, En: Kareiva, P.M., Kingsolver, J.G. y Huey, R.B. (eds.), *Biotic Interactions and Global Change*. Sinauer, Sunderland. 234–250 p.
- Maestre, F.T., Valladares, F. y Reynolds, J.F. 2005. Is the change of plant-plant interactions with abiotic stress predictable? A meta-analysis of field results in arid environments. *Journal of Ecology*, 93:748-757.
- Malo, J.E., Acebes, P., Giannoni, S.M. y Traba, J. 2011. Feral livestock threatens landscape dominated by columnar cacti. *Acta Oecologica*, 37:249-255.
- Maschinski, J., Baggs, J.E., Quintana-Ascencio, P.E. y Menges, E.S. 2006. Using population viability analysis to predict the effects of climate change on the extinction risk of an endangered limestone endemic shrub, Arizona cliffrose. *Conservation Biology*, 20(1):218–228.
- McAuliffe, J. 1984. Sahuaro nurse tree associations in the Sonoran Desert: competitive effects of Sahuaros. *Oecologia*, 64:319-321.
- McAuliffe J.R. 1991. Demographic shifts and plant succession along late Holocene soil chronosequence in the Sonoran Desert of Baja California. *Journal of Arid Environments*, 20:165-178.
- Medel-Narvaez, A., León de la Luz, J.L., Freaner-Martínez, F. y Molina-Freaner, F. 2006. Patterns of abundance and population structure of *Pachycereus pringlei* (Cactaceae), a columnar cactus of the Sonoran Desert. *Plant Ecology*, 187:1-14.
- Midgley, J.J., Cowling, R.M., Hendricks, H., Desmet, P.G., Esler, K. y Rundel, P. 1997. Population ecology of tree succulents (*Aloe* and *Pachypodium*) in the arid western Cape: decline of keystone species. *Biodiversity and Conservation*, 6:869–876.
- Miller, J.A., y Hanham, R.Q. 2011. Spatial nonstationarity and the scale of species-environment relationships in the Mojave Desert, California, USA. *International Journal of Geographical Information Science* 25:423-438.

- Miller-Rushing, A.J., Inouye, D.W. y Primack, R.B. 2008. How well do first flowering dates measure plant responses to climate change? The effects of population size and sampling frequency. *Journal of Ecology*, 96:1289-1296.
- Miriti, M.N., Rodriguez-Buritica, S., Wright, S.J. y Howe, H.F. 2007. Episodic death across species of desert shrubs. *Ecology*, 88:32-6.
- Molina-Freaner, F., Cervantes-Salas, M., Morales-Romero, D., Buchmann, S. y Fleming, T. H. 2003. Does the pollinator abundance hypothesis explain geographic variation in the breeding system of *Pachycereus pringlei*? *International Journal of Plant Sciences*, 164:383-393.
- Moran, R. 1962. Visitors to the flowers of *Pachycereus pringlei*. *National Cactus and Succulent Journal*, 17: 21.
- Moran, R. 1968. Cardon. *Pacific Discovery*. 21:2-9.
- Mueller, R.C., Scudder, C.M., Porter, M.E., Talbot-Trotter, R., Gehring, C. A., y Whitham, T.G. 2005. Differential tree mortality in response to severe drought: evidence for long-term vegetation shifts. *Journal of Ecology*, 93(6):1085-1093.
- Nelson, E.W. 1922. Lower California and its natural resources. *Memoirs of the National Academy of Sciences*, 16:1-194.
- Niklas, K.J., Molina-Freaner, F. y Tinoco-Ojanguren, C. 1999. Biomechanics of the columnar cactus *Pachycereus pringlei*. *American Journal of Botany*, 86: 767-775.
- Niklas, K.J., Molina-Freaner, F., Tinoco-Ojanguren, C. y Paolillo, D.J. 2002. The biomechanics of *Pachycereus pringlei* root systems. *American Journal of Botany*, 89:12-21.
- Nobel, P. S. 1989. Temperature, water availability, and nutrient levels at various soil depths: Consequences for shallow-rooted desert succulents, including nurse plant effects. *American Journal of Botany*, 76:1486-1489.
- Okin, G.S. 2008. A new model of wind erosion in the presence of vegetation. *Journal of Geophysical Research - Earth Surface*, 113(F2):F02S10.
- Palmer, W.C. 1965. Meteorological drought. Research paper, 45:58 U.S. Weather Bureau, Washington, D.C.
- Parker, K. C. 1993. Climatic effects on regeneration trends for two columnar cacti in the northern Sonoran Desert. *Annals of the Association of American Geographers*, 83:452-474.

- Parmesan, C. y Yohe, G. A. 2003. Globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421:37–42.
- Pavía, E.G., Graef, F. y Reyes, J. 2008. Annual and seasonal surface air temperature trends in Mexico. *International Journal of Climatology* DOI: 10.1002/joc.1787.
- PEACC-BC 2010. <http://peac-bc.cicese.mx/>
- Pierson, E. A. y Turner, R. M., 1998. An 85-year study of saguaro (*Carnegiea gigantea*) demography. *Ecology*, 79:2676-2693.
- Pitman, A. J., Narisma, G. T., Pielke, Sr., R. A. y Holbrook, N. J., 2004. Impact of land cover change on the climate of southwest Western Australia. *Journal of Geophysical Research*, 109:D18109.
- Racine, C. H. y Downhower, J. F. 1967. Vegetative and reproductive strategies of *Opuntia* (Cactaceae) in the Galapagos Islands. *Biotropica*, 6:175-186.
- Reyes, S. y Rojo P. 1985. Variabilidad de la precipitación en la Península de Baja California. *Revista Geofísica*, 22/23:111-128.
- Rohde, R.F. y Hoffman, M.T. 2012. The historical ecology of Namibian rangelands: vegetation change since 1876 in response to local and global drivers. *Science of the Total Environment*, 416: 276-288.
- Rogers, G.F., Malde, H.E. y Turner, R.M. 1984. *Bibliography of repeat photography for evaluating landscape change*. University of Utah Press, Salt Lake City.
- Root T.L., Price, J.T., Hall, K.R., Schneider, S.H., Rosenzweig, C., Pounds, J.A. 2003. Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*, 421:57–60
- Salak, M. 2000. In search of the tallest cactus. *Cactus and Succulent Journal*, 3:72.
- Salinas-Zavala, C.A., Leyva-Contreras, A., Lluch-Belda, D. y Díaz-Rivera, E. 1990. Distribución geográfica y variabilidad climática de los regímenes pluviométricos en Baja California Sur, México. *Atmósfera*, 3:217–237.
- Shreve, F. 1964. *Vegetation of the Sonoran Desert*. En: F. Shreve y I.L. Wiggins, *Vegetation and Flora of the Sonoran Desert*. Stanford University Press, Stanford. pp. 9–186.

- Shreve, F. y Wiggins, I. L. 1964. Vegetation and Flora of the Sonoran Desert. Vol. I. Stanford University Press, Stanford.
- Shugart, H.H., Smith, T.M. y Post, W.M. 1992. The potential for application of individual-based simulation models for assessing the effects of global change. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 23:15-38.
- Silvertown, J.W. y Charlesthworth, D. 2001. Introduction to Plant Population Biology. Fourth edition. Blackwell Science.
- Smith, S.D., Huxman, T.E., Zitzer, S.F., Charlet, T.N., Housman, D.C., Coleman J.S., Fenstermaker, L.K., Seemann, J. R. y Nowak, R.S. 2000. Elevated CO₂ increases productivity and invasive species success in an arid ecosystem. *Nature*, 408:79–82.
- Thorntwaite, C.W. 1948. An approach toward a rational classification of climate. *Geographical Review*, 38:55–94.
- Tinoco-Ojanguren, C. y Molina-Freaner, F. 2000. Flower orientation in *Pachycereus pringlei*. *Canadian Journal of Botany*, 78:1489-1494.
- Tschirley, F.H. y Wagle, R.F. 1964. Growth rate and population dynamics of jumping cholla (*Opuntia fulgida* Engelm). *Journal of the Arizona Academy of Science*, 3:67–71.
- Turner, R.M. 1990. Long-term vegetation change at a fully protected Sonoran desert site. *Ecology*, 71:464-477.
- Turner, R.M., Bowers, J.E. y Burgess, T.L. 1995. Sonoran Desert Plants, An Ecological Atlas. University Arizona Press, Tucson.
- Turner, R., Alcorn, S., Olin, G. y Booth, J. 1966. The influence of shade, soil and water on Saguaro seedling establishment. *Botanical Gazette*, 127:95-102.
- Turner, R.M., Webb, R.H., Bowers, J.E. y Hastings, J.R. 2003. The Changing Mile Revisited. University of Arizona Press, Tucson.
- Valiente-Banuet A. y Ezcurra E. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisanam* the Tehuacán Valley, Mexico. *Journal of Ecology*, 79:61-71.
- Vandermeer, J.H. 1980. Saguaros and Nurse Trees: a new hypothesis to account for population fluctuations. *Southwestern Naturalist*, 25:357-360.

- Van Mantgem, P. J. y Stephenson, N. L. 2007. Apparent climatically induced increase of tree mortality rates in a temperate forest. *Ecology Letters*, 10:909-916.
- Walkovszky, A. 1998. Changes in phenology of the locust tree (*Robinia pseudoacacia* L.) en Hungary. *International Journal of Biometeorology*, 41(4): 155-160.
- Walther, G.R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J.C. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416: 389-395.
- Warren, R., Price, J., Fischlin, A., de la Nava Santos, S. y Midgley, G. 2010. Increasing impacts of climate change upon ecosystems with increasing global mean temperature rise. *Climatic Change*, DOI 10.1007/s10584-010- 9923-5
- Webb, R.H., Steiger, J.W. y Turner, R.M. 1987. Dynamics of Mojave desert shrub assemblages in the Panamint Mountains, California. *Ecology*, 68:478-490.
- Webb, R.H., Murov, M.B., Esque, T.C., Boyer, D.E., DeFalco, L.A., Haines, D.F., Oldershaw, D., Scoles, S.J., Thomas, K.A., Blainey, J.B., Medica, P.A. 2003. Perennial vegetation data from permanent plots on the Nevada Test Site, Nye County, Nevada, US Geological Survey, Open File Report, 03-336.
- Webb, R.H., Boyer, D.E. y Turner, R.M. 2010. Repeat Photography: Methods and applications in the natural sciences. Island Press, Washington, D.C.
- Wiggins, I. L. 1980. Flora of Baja California. Stanford University Press. Stanford, California.
- Zúñiga, B., Malda, G. y Suzán, H. 2005. Interacciones Planta-Nodriza en *Lophophora difusa* (Cactaceae) en un Desierto Subtropical de México. *Biotropica*, 37: 351-356
- Zar, J. H. 1999. Biostatistical Analysis. Prentice Hall, Upper Saddle River.

Anexos

Anexo 1. Sitios con Fotografía Repetida para la península Baja California (Continua)

Sitio	Latitud	Longitud	Fecha de Fotografías				Autor			
			1ra	2da	3ra	4ta	1ra	2da	3ra	4ta
0025N	29.4958	-114.4916	1963	1996	1998		Hastings	Bullock	Escoto	
0119E	29.3320	-114.3121	1935	1963	1996	2011	Mallery	Hastings	Martijena	Bullock
0119N	29.3320	-114.3121	1963	1996	2011		Hastings	Martijena	Bullock	
0122W	29.1107	-114.1660	1963	1996	2011		Hastings	Martijena	Bullock	
0123SE	29.1099	-114.1609	1963	1996	2011		Hastings	Martijena	Bullock	
0125NW	29.0915	-114.1661	1963	1992	1996	2011	Turner	Turner	Martijena	Bullock
0126E	29.0915	-114.1607	1963	1992	1996	2011	Turner	Turner	Martijena	Bullock
0127NE	29.0916	-114.1659	1963	1996	1998	2011	Hastings	Martijena	Bullock	Bullock
0153NW	29.4156	-114.1971	1949	1996	2001	2011	Aschmann	Turner	Bullock	Bullock
0168N	29.0919	-114.1636	1967	1996	2011		Hastings	Turner	Bullock	
0169NE	29.0914	-114.1635	1967	1996	2011		Hastings	Turner	Bullock	
0170SE	29.0910	-114.1633	1967	1996	2011		Hastings	Turner	Bullock	
0171NE	29.0919	-114.1637	1967	1996	2011		Hastings	Turner	Bullock	
0226NW	29.3300	-114.3040	1935	1997	2011		Shreve	Bullock	Bullock	
0227N	29.3148	-114.2669	1950	1997	2011		Arnold	Turner	Bullock	
0227NE	29.3148	-114.2669	1950	1997	2011		Arnold	Turner	Bullock	
0027NW	29.4967	-114.4934	1935	1963	1996		Shreve	Hastings	Bullock	
0395N	29.3308	-114.3042	1934	2001	2011		Shreve	Bullock	Bullock	
0414S	29.4198	-114.1976	1949	2001	2003	2011	Aschmann	Bullock	Bullock	Bullock
0474NE	29.1104	-114.1609	1935	2003	2011		Shreve	Turner	Bullock	
0063S	29.4250	-114.1988	1949	1996	2011		Aschmann	Bullock	Bullock	
0063SE	29.4250	-114.1988	1949	1996	2011		Aschmann	Bullock	Bullock	
0082S	29.0347	-114.0574	1930	1996			Huey	Bullock		
0347N	28.1030	-113.5487	1971	1998	2011		Crosby	Bullock	López	
0349N	28.2226	-113.1734	1971	1998	2011		Hastings	Bullock	López	
0564SW	28.0801	-113.1381	1967	2010			Crosby	Bullock		
0287NW	27.7001	-113.1449	1949	1997			McDonald	Bullock		
0289N	27.7013	-113.1449	1926	1997			Harrington	Bullock		
0608NE	26.2817	-111.5126	1964	2011			Hastings	Bullock		
0301SE	29.8074	-115.5654	1956	1998	2011		Bravo	Martijena	Bullock	

0052N	30.0675	-115.3698	1963	1996			Hastings	Martijena		
0052NE	30.0678	-115.3709	1963	1996	2011		Hastings	Martijena	Félix	
0036N	28.8918	-113.8001	1967	1996			Hastings	Bullock		
0036NE	28.8918	-113.8001	1967	1996			Hastings	Bullock		
0036NW	28.8918	-113.8001	1967	1996			Hastings	Bullock		
0432SE	28.6957	-113.7390	1967	2002			Crosby	Bullock		
0435NW	28.6367	-113.7256	1967	2002			Crosby	Bullock		
0418E	28.4056	-113.5246	1967	2001			Crosby	Bullock		
0549NW	28.5648	-113.7902	1921	2008			Darton	Bullock		
0304NW	29.9650	-115.2664	1905	1998	2011		Goldman	Bullock	Bullock	
0453SW	29.8131	-114.7732	1947	2003	2011		Gentry	Bullock	Bullock	
0383N	29.8160	-115.0880	1930	2001	2011		Huey	Bullock	Bullock	
0323NE	29.8762	-114.8268	1905	1997	1998		Goldman	Bullock	Bullock	
0337S	29.8258	-114.7985	1949	1998	2011		Aschmann	Bullock	Bullock	
0088W	29.7548	-114.7486	1963	1992	1996		Turner	Turner	Bullock	
0087E	29.7550	-114.7488	1963	1992	1996		Turner	Turner	Bullock	
0443SW	29.6597	-114.7538	1919	2002			Cochran	Bullock		
0338NE	29.8270	-114.8005	1949	1998	2011		Aschmann	Escoto	Bullock	
0322N	29.7450	-114.7422	1905	1997	2001	2011	Goldman	Bullock	Bullock	Bullock
0213SE	29.7536	-114.7388	1949	1997	1998		Arnold	Bullock	Bullock	
0106SE	29.7557	-114.7498	1967	1996			Hastings	Martijena		
0107N	29.7560	-114.7494	1967	1996			Hastings	Martijena		
0108SW	29.7537	-114.7490	1967	1996			Hastings	Martijena		
0109W	29.7537	-114.7490	1967	1996			Hastings	Martijena		
0110NW	29.7549	-114.7492	1967	1996			Hastings	Martijena		
0105N	29.8072	-114.7684	1963	1996	2011		Hastings	Martijena	Bullock	
0105E	29.8072	-114.7684	1938	1963	1996	2011	Ross	Hastings	Martijena	Bullock
0074NE	28.7418	-113.7580	1949	1996	2011		Aschmann	Bullock	Bullock	
0210E	29.4650	-114.7306	1966	1996			Hastings	Webb		
0182W	29.5477	-114.7680	1960	1997			Gulick	Martijena		
0179N	29.6273	-114.6029	1930	1997	1998		Huey	Bullock	Bullock	
0010NE	29.5647	-114.7790	1966	1996			Hastings	Bullock		
0381N	29.8152	-115.0881	1930	2001	2011		Huey	Bullock	Bullock	
0248N	31.3023	-115.4337	1966	1997	2007	2011	Hastings	Turner	Bullock	Bullock
0485NE	26.5287	-111.6414	1963	2005	2011		Hastings	Bullock	Bullock	
0486NW	26.3246	-111.7769	1963	2005			Hastings	Webb		
0311NW	26.3585	-111.7336	1963	1997	2011		Hastings	Turner	Bullock	

0491NW	26.1804	-112.1175	1915	2005	2011	Heim	Webb	Bullock
0495W	26.1091	-111.9015	1915	2005		Heim	Bullock	
0598S	26.2045	-112.0611	1921	2011		Beal	Bullock	
0313NE	26.1335	-111.7929	1963	1997		Hastings	Turner	
0600E	24.4173	-111.0861	1964	2011		Hastings	Bullock	
0599NW	24.4461	-111.0266	1964	2011		Hastings	Bullock	
0281NW	27.0173	-113.6225	1905	1997		Goldman	Webb	
0159W	27.3149	-112.8399	1963	1996	2011	Hastings	Turner	Bullock
0359NE	27.3626	-112.7462	1967	2000		Crosby	Bullock	
0604N	25.8508	-111.5533	1964	2011		Hastings	Bullock	
0602SW	25.7935	-111.5510	1964	2011		Hastings	Bullock	
0607W	26.0460	-111.3438	1964	2011		Hastings	Bullock	
0606SE	25.9767	-111.4662	1964	2011		Hastings	Bullock	
0601NE	25.6374	-111.6182	1964	2011		Hastings	Bullock	
0501SW	26.5323	-112.7385	1921	2005		Darton	Bullock	
0499SW	26.4906	-112.7106	1967	2005		Hastings	Webb	

Anexo 2. Relación de sitios para análisis juntos.

Renombre	Sitio	Año 1	Año 2	Intervalo
LC1	106SE	1967	1996	29
	107N	1967	1996	29
	110NW	1967	1996	29
	108SW	1967	1996	29
	109W	1967	1996	29
Cataviña1	87E	1963	1992	29
		1992	1996	4
	88W	1963	1992	29
		1992	1996	4
Cataviña2	337S	1949	1998	49
	338NE	1949	1998	49
		1998	2011	13
Cataviña3	105E	1963	1996	33
		1996	2011	15
	105N	1963	1996	33
		1996	2011	15
LC2	122W	1963	1996	33
		1996	2011	15
	123SE	1963	1996	33
		1996	2011	15
	125NW	1963	1996	33
		1996	2011	15
	126E	1963	1996	33
		1996	2011	15
	127NE	1963	1996	33
		1996	2011	15
LC4	168N	1967	1996	29
		1996	2011	15
	169NE	1967	1996	29
		1996	2011	15
	170SE	1967	1996	29
		1996	2011	15
	171NE	1967	1996	29
		1996	2011	15
227 N,NE	227N	1950	1997	47
		1997	2011	14
	227NE	1950	1997	47
		1997	2011	14
119E,N	119E	1963	1996	33
		1996	2011	15
	119N	1963	1996	33
		1996	2011	15
Calamajue	63S	1949	1996	47
		1996	2011	15
	63SE	1949	1996	47
		1996	2011	15
	153NW	1949	1996	47
		1996	2011	15
36N,NE,NW	36N	1967	1996	29
	36NE	1967	1996	29
	36NW	1967	1996	29
La Ramona	381N	1930	2001	71
		2001	2011	10
	383N	1930	2001	71
		2001	2011	10
52N,NE	52N	1963	1996	33
	52NE	1963	1996	33

Anexo 3. Sitios de estudio y resultados de análisis demográfico (Continua).

Nombre Estación	Estación	Sitio	Intervalo	Periodo en Años (Intervalo)	Supervivencia	Mortalidad	Reclutamiento
Chapala	2006	25N	1963-1996	33	933	67	267
			1996-1998	2	947	53	0
		119E	1935-1963	28	900	100	0
			119E,N	1963-1996	33	853	147
		LC2	1996-2011	15	879	121	28
			1963-1996	33	929	71	159
		Calamajue	1996-2011	15	961	39	111
			1949-1996	47	742	258	814
		LC4	1996-2011	15	910	90	35
			1967-1996	29	981	19	170
		226NW	1996-2011	15	952	48	40
			1935-1997	62	667	333	333
		227N,NE	1997-2011	14	727	273	91
			1950-1997	47	938	63	723
		395N	1997-2011	14	888	112	27
			1934-2001	67	680	320	320
		414S	2001-2011	10	889	111	56
			1949-2001	52	708	292	375
		474NE	2001-2003	2	1000	0	0
			2003-2011	8	857	143	71
27NW	1935-2003	68	0	1000	3000		
	2003-2011	8	1000	0	0		
82S	1935-1963	28	1000	0	0		
	1963-1996	33	1000	0	0		
82S	1930-1996	66	889	111	222		
El Arco	2015	347N	1971-1998	27	932	68	318
			1998-2011	13	968	32	32
		349N	1971-1998	27	900	100	100
			1998-2011	13	925	75	25
		564SW	1967-2010	43	844	156	22
		287NW	1949-1997	48	935	65	1065
289N	1926-1997	71	389	611	1333		
El Rosario	2022	301SE	1956-1998	42	908	92	299
			1998-2011	13	973	27	775
		52NE,N	1963-1996	33	912	88	118
		52NE	1996-2011	15	1000	0	222

Continua

Nombre Estación	Estación	Sitio	Intervalo	Periodo en Años (Intervalo)	Supervivencia	Mortalidad	Reclutamiento
Punta Prieta	2039	36N,NE,NW	1967-1996	29	857	143	214
		432SE	1967-2002	35	862	138	103
		435NW	1967-2002	35	913	87	29
Rancho Alegre	2040	418E	1967-2001	34	400	600	0
		549NW	1921-2008	87	400	600	400
San Agustin	2043	304NW	1905-1998	93	846	154	513
			1998-2011	13	937	63	111
		453SW	1947-2003	56	1000	0	1143
			2003-2011	8	1000	0	0
		La Ramona	1930-2001	71	742	258	403
			2001-2011	10	1000	0	30
		323NE	1997-1998	1	1000	0	0
		Cataviña2	1949-1998	49	867	133	467
		338NE	1998-2011	13	1000	0	176
		Cataviña1	1963-1992	29	833	167	0
			1992-1996	4	955	45	0
		443SE	1919-2002	83	750	250	1500
		322N	1905-1997	92	600	400	2600
			1997-2001	4	1000	0	0
			2001-2011	10	986	14	0
213SE	1949-1997	48	863	137	333		
	1997-1998	1	1000	0	0		
LC1	1967-1996	29	838	162	189		
105E	1938-1963	25	935	65	194		
Cataviña3	1963-1996	33	978	22	67		
	1996-2011	15	935	65	32		
San Borja	2044	74NE	1949-1996	47	895	105	2842
			1996-2011	15	911	89	36

Nombre Estación	Estación	Sitio	Intervalo	Periodo en Años (Intervalo)	Supervivencia	Mortalidad	Reclutamiento
San Luis B.C.	2051	210E	1966-1996	30	909	91	227
		182W	1960-1997	37	923	77	77
		179N	1930-1997	67	1000	0	1000
			1997-1998	1	900	100	0
		10NE	1966-1996	30	857	143	143
Santa Clara	2059	248N	1966-1997	31	875	125	125
			1997-2007	10	667	333	0
			2007-2011	4	1000	0	0
El Rosarito	3016	485NE	1963-2005	42	851	149	168
			2005-2011	6	959	41	31
		486NW	1963-2005	42	615	385	385
		311NW	1963-1997	34	837	163	163
			1997-2011	14	957	43	0
La Purisma	3029	608NE	1964-2011	47	455	545	0
		491NW	1915-2005	90	11	989	1500
			2005-2011	6	963	37	7
		495SE	1915-2005	90	500	500	2625
Penjamo	3042	598S	1921-2011	90	0	1000	2586
		313NE	1963-1997	34	714	286	143
		600E	1964-2011	47	745	255	78
Punta Abreojos	3047	599NW	1964-2011	47	654	346	231
		281NW	1905-1997	92	529	471	412
San Ignacio	3052	159W	1963-1996	33	892	108	149
		359NE	1967-2000	33	891	109	47
San Javier	3054		1996-2011	15	901	99	14
		604N	1964-2011	47	682	318	318
		602SW	1964-2011	47	926	74	667
		607W	1964-2011	47	571	429	857
		606SE	1964-2011	47	810	190	619
San Jose de Gracia	3055	601NE	1964-2011	47	591	409	45
		501E	1921-2005	84	0	1000	714
		499SW	1967-2005	38	829	171	415