



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

---

**POSGRADO EN CIENCIAS  
BIOLÓGICAS**

**INSTITUTO DE ECOLOGÍA**

**EVALUACIÓN DEL ESTATUS POBLACIONAL  
DE *Fouquieria purpusii* ESPECIE ENDÉMICA  
DEL VALLE DE TEHUACÁN**

**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE**

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

**P R E S E N T A**

**Biol. ROCÍO LUGUI SORTIBRÁN MARTÍNEZ**

**DIRECTOR DE TESIS: Dr. ALFONSO VALIENTE BANUET**

México D. F.

Noviembre de 2007



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

## **AGRADECIMIENTOS**

- Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada durante dos años para mis estudios de Maestría (No. de registro 167300).
- A la Dirección General de Estudios de Posgrado (DGEP) de la Universidad Nacional Autónoma de México por la beca complemento otorgada durante dos años.
- Al Posgrado del Instituto de Ecología, UNAM por la beca de incentivos que me otorgó durante tres meses para terminar mi tesis.
- A los miembros del comité tutorial: director Dr. Alfonso Valiente Banuet y a los Doctores Miguel Martínez Ramos y Héctor Octavio Godínez Álvarez, por el seguimiento en mi trabajo de investigación y asesorías que recibí durante mis estudios. Mi reconocimiento también por la revisión y corrección de tesis.
- A los sinodales externos: Dr. Alejandro Casas Hernández, Dra. Ma. Del Coro Arizmendi Arriaga y Dra. Sofía Solórzano Lujano por sus valiosas correcciones en la revisión de mi tesis.
- La presente investigación se llevó a cabo gracias al financiamiento de la DGAPA, por medio del proyecto IN-208301 otorgado al Dr. Alfonso Valiente Banuet.

Quiero agradecer en especial a mi asesor y director de tesis Dr. Alfonso Valiente Banuet por su apoyo, confianza y dedicación en la realización de este trabajo, por sus valiosas aportaciones que me ayudaron a mi formación académica. Gracias Vali por todo, me ayudaste a concluir esta etapa.

Agradezco a los miembros de mi jurado: Dr. Alejandro Casas, Dr. Miguel Martínez, Dra. Ma. Del Coro Arizmendi, Dra. Sofía Solórzano y Dr. Héctor Godínez por sus valiosas aportaciones en la revisión de mi tesis y su comprensión, dadas las circunstancias en las que me encontraba.

A mis compañeros de laboratorio de ecología de comunidades que me apoyaron durante diversas etapas de este trabajo llegando a su fin: Javier, Adolfo, Pedro, Tamara, Juan Pablo, Alfonso, Amelia, Nadia, Arnoldo, Rocío, Jacinto, Lety, Elena y Margarita.

Agradezco a las personas que me ayudaron en el trabajo de campo para el desarrollo de mi tesis, sin ellas no hubiera podido concluir: Javier Medina, Alfonso Valiente, Juan Pablo Castillo, Adolfo Vital, Jacinto Treviño, Aslam y Tania Sortibrán.

A las comunidades de Tepelmeme Villa de Morelos, Oaxaca, Coatepec y San José Axuxco, Puebla por permitirnos llevar a cabo el trabajo de investigación en sus terrenos y por brindarnos su ayuda desinteresada. En particular quiero agradecer a Domingo Fuentes y a su familia por su hospitalidad y apoyo.

A mi madre por su gran apoyo y fortaleza, particularmente porque siempre creyó en mi.

A Tania quien siempre estuvo en los momentos difíciles, por su apoyo en el campo y aquí.

A mis amigas por su tolerancia y comprensión en los momentos difíciles, su alegría y solidaridad, gracias Ane, Fernanda, Ivette, Leo, Sofía y Rocío, las quiero.

A todas las personas que influyeron para concluir la maestría. Siempre recordaré sus palabras de ánimo y presión (¡ay Luguí!, ¡ya titúlate!, ¡la tesis!, ¡ya termina!, ¿qué te falta?, ¿en qué te ayudo?, ¿trabajamos juntos?, ¡entrega lo que tienes!, ¡ánimo!, ¿qué necesitas?, ¡te acompaño!, etc.). A Tania, mi mamá, Fernanda, Ane, Ivette, Sofía, Leo, Omar, Ma. Elena Martínez, Gabriel, Alberto, Gabriela y en especial a Vali y a Javier que hacían hasta lo imposible para ayudarme, gracias a todos.

## ÍNDICE

Contenido	Páginas
RESUMEN.....	1
ABSTRACT.....	2
I. INTRODUCCIÓN GENERAL.....	3
<b>II. CAPÍTULO I</b>	
“¿Es la distribución microambiental de <i>Fouquieria purpusii</i> asociable a la conservación del nicho de regeneración?.....	16
<b>III. CAPÍTULO II</b>	
“Biología reproductiva de <i>Fouquieria purpusii</i> una especie rara del Valle de Tehuacán”.....	44
IV. DISCUSIÓN GENERAL.....	70

## RESUMEN

*Fouquieria purpusii* es una planta endémica del Valle de Tehuacán que presenta atributos de una especie rara por tener un rango de distribución geográfico restringido, poblaciones pequeñas y una alta especificidad del hábitat. Actualmente, es considerada especie en peligro de extinción. Sin embargo, las causas de su rareza se desconocen hasta el momento. El propósito de esta investigación fue entender los patrones de distribución y abundancia de *F. purpusii* en términos de sus requerimientos de regeneración y su biología reproductiva como principales procesos de permanencia de las especies raras.

En el presente trabajo se planteó la hipótesis de que si las condiciones de regeneración de la especie constituyen un rasgo conservado a través del tiempo evolutivo, caracterizado por un alto umbral de humedad germinativo, la humedad almacenada en las grietas de la roca tendría un mayor tiempo de permanencia, haciendo posible bajo tales condiciones el desencadenamiento de la germinación y el establecimiento, y su distribución restringida podría deberse a que sólo bajo estas condiciones rocosas la especie es capaz de establecerse. Así mismo, la baja densidad poblacional, podría tener un efecto Alle, es decir, una baja atracción de los polinizadores por la presencia de pocos recursos, reduciendo el nivel de entrecruzamiento y de producción de semillas que podrían afectar los niveles de diversidad y variabilidad genética, lo cual limitaría el establecimiento llevando a *F. purpusii* a la extinción.

Para probar estas hipótesis se analizaron en el laboratorio los niveles de saturación de humedad en los que ocurre la germinación de *F. purpusii* y analizando en campo la caracterización microambiental donde se desarrollan los individuos, comparando entre grieta y suelo. Se evaluó el éxito reproductivo de esta especie por medio de la caracterización del sistema reproductivo y de polinización, así como la evaluación de la producción y viabilidad de las semillas resultantes de los tratamientos de cruce inter e intrapoblacional.

Los resultados de esta investigación indican que el establecimiento es exitoso únicamente en grietas de roca caliza (-0.5 – 0 MPa) porque ahí se mantienen más altos los potenciales hídricos que en el suelo (-1.13 - -0.1 MPa). Las semillas requieren periodos 56 horas de hidratación para poder germinar en un potencial mínimo de -0.4 MPa, con estos resultados se puede señalar que *F. purpusii* presenta condiciones de germinación métricas que contrastan con las actuales condiciones xéricas de los sitios en los que se distribuye. Esto sugiere que el nicho de regeneración de esta especie mantiene una memoria histórica asociable a su evolución bajo ambientes más húmedos durante el Terciario. Por otro lado, el sistema reproductivo de esta especie es auto-incompatible, polinizada principalmente por abejas y colibríes, siendo estos últimos los más efectivos, sin embargo, se muestra una limitación en la producción de semillas causada por una baja atracción de polinizadores a consecuencia de una baja densidad floral y una posible inviabilidad genética como depresión endogámica y exogámica, que conduce a la especie a un proceso de extinción.

Estos datos pueden ser interpretados como evidencia que prevaleciendo las condiciones actuales, la permanencia de las poblaciones naturales de *F. purpusii* están en riesgo. Su alta especificidad en el hábitat limitado a grietas de roca caliza y restricción en el nicho de regeneración, impide que esta especie colonice nuevos ambientes para expandir su rango de distribución.

## ABSTRACT

*Fouquieria purpusii* is an endemic plant of the Tehuacan Valley considered a rare species because of its restricted geographical range, its small population sizes and high habitat specificity. On the basis of these characteristics, it has been considered an endangered species. However, the causes of its rarity have not been addressed. The purpose of this research was to understand the relationships between the distribution and abundance patterns of *F. purpusii* with its regeneration niche requirements and reproductive biology; under the assumption that these two former processes are the primary determinants of its permanence.

Regarding to regeneration requirements it was hypothesized that if establishment requirements for this species are maintained through evolutionary time, its successful establishment would be restricted to specific sites where environmental conditions recreate those where recruitment has been historically accomplished. Since *F. purpusii* has been found only in limestone rock cracks, these microenvironments seem to be the only suitable places for germination and seedling survivorship.

To test if water resources in rock cracks differ from adjacent soil in terms of moisture we measured water potentials under field conditions and performed field based experiments of seeds germination and seedlings survivorship. Also, germination thresholds were determined under laboratory conditions. Concerning to the reproductive biology, a likely explanation to the low population densities of *F. purpusii* in terms of the “Alle” effect was explored. The hypothesis was tested that low pollinators attraction related to poor floral resources caused a lowering of out-crossing and seed production. An evaluation of the reproductive success for the species was carried out through the characterization of its reproductive system.

The results show that minimum hydric requirements for seeds germination are at least 56 hours of imbibition and water potentials of -0.4 MPa or 0 MPa. Successful establishment in the field can only be achieved in limestone rock cracks, which keep higher water -0.5 MPa than adjacent soil patches (-1.13 MPa). Reproductive system of *F. purpusii* is self-incompatible and depends on bees and hummingbirds for pollination. The most effective pollinator were hummingbirds, but its presence limited by low floral (248.8 flowers / km<sup>2</sup>). It is clear that the abundance and distribution of *F. purpusii* is constrained by multiple factors. First, seeds germination can not take place under the current semi-arid soil conditions, which suggests that the regeneration niche of this species maintains a “historical memory”; linked to its evolution under more humid environments during the Tertiary, when it first appeared according to the fossil record. The limited seeds production can have important genetic inbreeding and outbreeding depression that could eventually lead to a process of extinction.

These data can be interpreted as evidence that under prevailing current conditions, the natural populations of *F. purpusii* are at risk. As there is no evidence of limited dispersion, its high habitat specificity prevents this species from colonize new environments and to expand its distribution range.

## INTRODUCCIÓN GENERAL

La distribución y abundancia de los organismos son los aspectos sobre los que está basada la teoría ecológica (Andrewartha & Birch, 1954; Krebs, 1972). Sus causas están determinadas por aspectos tanto biogeográficos (históricos) como ambientales (ecológicos) (Shmida & Wilson, 1985), este tema constituye una forma de aproximarse al análisis de la historia de los linajes y los procesos ecológicos. A nivel biogeográfico la distribución de las especies ha sido analizada de acuerdo con la historia biogeográfica, la antigüedad de los linajes y los ambientes bajo los cuales evolucionó el taxón en cuestión (Wiens & Donohue, 2004; Valiente-Banuet et al., 2006). En tanto que a una escala ecológica la distribución está relacionada con los límites de tolerancia de las especies, así como con las interacciones ecológicas que determinan su posición a lo largo de gradientes ambientales (Ackerly, 2003). Tradicionalmente, estos dos aspectos se han abordado de manera más o menos independiente, pero en la actualidad existe cada vez más evidencia de que los patrones a escalas ecológicas muestran una memoria histórica que se mantiene hasta nuestros días (Wiens & Donohue, 2004; Valiente-Banuet et al., 2006). Un tema unificador en este análisis lo constituye el concepto de nicho. Aunque existen varias definiciones, éste fue planteado por Hutchinson (1957), quien consideró que el nicho es el conjunto de condiciones abióticas y bióticas en las cuales una especie es capaz de persistir y mantener poblaciones viables. Este autor distinguió el nicho fundamental y el realizado, indicando que el primero describe las condiciones abióticas ideales en las cuales una especie es capaz



de persistir, en tanto que el realizado describe las condiciones reales en las cuales la especie persiste dada la presencia de otras especies (Hutchinson, 1957).

Consecuentemente, muchas características de la biología de las especies tales como su fisiología, su alimentación y su comportamiento reproductivo definen al nicho fundamental (Peterson et al., 1999). En la actualidad, se ha demostrado que muchos aspectos del nicho fundamental se han conservado en escalas de tiempo evolutivo, y la tendencia de las especies de mantener aspectos de su nicho fundamental en el tiempo, llamado conservación del nicho. Tal tendencia constituye uno de los puntos de unión de los aspectos históricos relacionados con la edad y las condiciones ambientales bajo las que evolucionaron los linajes y los patrones ecológicos de las especies actuales (Wiens & Graham, 2005).

El hecho de que los nichos puedan ser conservados tiene consecuencias importantes para la ecología, la evolución y la conservación de taxos. Por ejemplo, las especies raras presentan patrones de distribución muy limitados en la naturaleza, lo cual las hace proclives a la extinción (Gaston, 1994). La rareza de un taxón se define de acuerdo con el rango de distribución (amplio o estrecho), el grado de restricción del hábitat (alto o bajo) y el tamaño de las poblaciones locales (grande o pequeña) (Rabinowitz, 1981). Las causas de la rareza pueden responder a un número de variables relacionadas con la historia geológica y evolutiva del taxón, al éxito reproductivo y a las estrategias de historia de vida, asociadas a los rangos de tolerancia de las especies (Fieldler & Ahouse, 1992). Si una especie rara evolucionó bajo condiciones diferentes a las actuales y su nicho es conservado, su distribución limitada puede ser producto de que las condiciones ambientales de su hábitat también lo son, suponiendo que ésta no está limitada por la dispersión (Ackerly, 2004).

Las especies raras pueden ser de diferentes niveles y tipos de acuerdo al rango geográfico de distribución, al grado de restricción del hábitat y a su abundancia local (Hanski, 1982; Gaston, 1996). En el cuadro 1 se distinguen siete formas de rareza.

Cuadro 1. La tipología de las especies raras propuesta por Rabinowitz (1981). Con la excepción de la primera del cuadro, todas las combinaciones de los dos estados de las tres características están registradas como formas de rareza.

<b>Rango geográfico</b>	Grande		Pequeño	
<b>Especificidad de hábitat</b>	Amplio	Estrecho	Amplio	Estrecho
<b>Tamaño de la población local</b>	Localmente abundante distribución amplias en varios hábitats (común)	Localmente abundante distribución amplia en un hábitat específico (predecible)	Localmente abundante pero restringido geográficamente en varios hábitats	Localmente abundante en un hábitat específico geográficamente restringido (endémica)
Grande				
Pequeña	Escasas distribuidos en rangos amplios en varios hábitats (escasa)	Escasa, distribución amplia sobre un hábitat específico	Escasa y geográficamente restringida en varios hábitats	Escasa geográficamente restringido en un hábitat específico  <i>Fouquieria purpusii</i>

Se ha planteado que la probabilidad de extinción de las especies es mayor que la de las especies comunes, y esta probabilidad aumenta con el grado de rareza (Gilpin & Soulé, 1986; Goodman, 1987; Kuni & Gaston, 1997; Menges, 1990; Shaffer, 1981; 1987; Wissel & Stöcker, 1991; Lamont et al., 1993; Kunin, 1992).

Se ha encontrado que aunque el nivel de rareza puede estar determinado por la conservación del nicho, por su condición las especies raras exhiben una variedad de rasgos que retroalimentan su rareza (Gaston, 1994). Por ejemplo, sus bajas densidades pueden causar una severa reducción en las tasas de visitas efectivas de sus polinizadores (efecto Alle), reduciendo el entrecruzamiento y aumentando la endogamia (Murawski & Hamrik,

1991; Windén, 1993; Kunin & Gaston, 1997). Por ejemplo, se sabe que algunas consecuencias evolutivas más importantes de tener poblaciones pequeñas o aisladas son la acumulación de mutaciones deletéreas, la reducción del número de heterócigos asociados a procesos de endogamia, principalmente cuando aumentan los niveles autocompatibilidad.

La pérdida de diversidad genética debido a deriva génica, se disminuye la adecuación individual debido a la reducción de la fecundidad y viabilidad de una población (Lande & Barrowclough, 1987; Lande, 1988; 1995). Esta baja viabilidad y variabilidad disminuyen la tasa de reclutamiento de plántulas y podría tener repercusiones significativas en el crecimiento poblacional. Más aún, cuando los requerimientos para su establecimiento tienen un margen estrecho, se favorece una reducción en la adecuación de los individuos, y a largo plazo, una reducción en la capacidad de adaptación de las poblaciones a cambios en el ambiente (Lande, 1988; Rossetto et al., 1995), y con ello aumenta la probabilidad de extinción de las poblaciones (Gilpin & Soulé, 1986; Kunin, 1992; Simbeloff, 1988).

La diversidad y la incidencia de especies raras depende tanto de las características del hábitat como de las características propias de cada taxón, incluyendo el nivel de plasticidad, tolerancia a cambios ambientales y formas de dispersión (Cody, 1986, Rabinowitz et al., 1986). De esta manera la distribución espacial de las semillas, plántulas y juveniles en diferentes micrositios depende del nicho de regeneración, el cual se encuentra determinado por múltiples factores bióticos y abióticos que influyen sobre las probabilidades de supervivencia de las especies (Grubb, 1977, Callaway, 1992). Para mantenerse por periodos largos de tiempo este nicho de regeneración se conserva a través de procesos ecológicos tales como las interacciones positivas entre las que se incluye la facilitación. Por ejemplo, se ha mostrado que especies de origen Terciario, requieren de la

facilitación para su establecimiento, esta facilitación está dada por especies de origen Cuaternario, las cuales se desarrollaron en ambientes más áridos debido a los cambios climáticos globales presentados en ese periodo (Valiente-Banuet *et al.*, 2006).

El tema de las especies raras se ha enmarcado principalmente dentro de la biología de la conservación aportando importantes fundamentos teóricos y prácticos para la instrumentación de programas de conservación, ya que la mayoría de las especies amenazadas o en peligro de extinción son también especies raras (Primack, 1993; Gaston, 1994; Schemske *et al.*, 1994). Sin embargo, son aún pocos los estudios que abordan las causas y las consecuencias ecológicas y evolutivas de la rareza enfocados entender los patrones de distribución y abundancia de las especies en la naturaleza (Gastón, 1994).

La familia Fouquieriaceae ofrece la posibilidad de realizar estudios en este enfoque porque se encuentra distribuida a través de los desiertos de México hasta el suroeste de Estados Unidos, presenta 11 especies de las cuales siete son endémicas de México y tres son consideradas raras. Según el registro fósil esta familia endémica de Norte América se originó hacia finales del Cretácico y en el Terciario (Alxelrod, 1979), en ambientes más húmedos y calientes los de su distribución actual (Alxelrod, 1975; 1979). Las especies del clado basal de la familia son *F. columnaris*, *F. purpusii* y *F. fasciculata*, especies suculentas con rangos de distribución muy restringidos (Baja California, Valle de Tehuacán e Hidalgo, respectivamente) y con inflorescencias de color amarillo claro, polinizadas principalmente por abejas, seguidas por colibríes (Henrickson, 1969; 1972). Su distribución altamente localizada, preferentemente en grietas, puede ser un indicador de relictualismo o neoendemismo (Schultheis & Baldwin, 1999).

De entre estas especies el ejemplo de rareza extrema (de acuerdo con Rabinowitz, 1981; 1986) es *Fouquieria purpusii* Brandegees (Fig. 1) especie del Valle de Tehuacán cuyo hábitat se restringe a matorrales altos ubicados entre los 1300 a 1750 m s.n.m., sobre sustrato de rocas calizas, con poblaciones aisladas menores a los 200 individuos, lo que le ha valido ser catalogada como en peligro de extinción (NOM-59-ECOL-2001). Se trata de una especie paquicaule microendémica del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, cuya distribución está restringida a una porción del valle no mayor a los 35 km<sup>2</sup>. De hecho, su distribución está completamente restringida a grietas de aglomerados de roca caliza carentes de un solum continuo (Obs. Pers).



Fig. 1. *Fouquieria purpusii* Brandegees, en el estado de Oaxaca

El propósito de esta investigación fue entender los patrones de distribución y abundancia de *F. purpusii* en términos de sus requerimientos de regeneración y su biología reproductiva como principales procesos de permanencia de las especies raras.

Estudios preliminares indican que *F. purpusii* sólo se establece en grietas de roca caliza y que las semillas requieren de un periodo largo a saturación (potencial hídrico de 0) para iniciar el proceso de germinación (imbibición), considerando lo anterior, se hipotetizó que este rasgo de su nicho fundamental podría ser conservado, por lo que su distribución restringida podría deberse a que solo bajo estas condiciones rocosas en la cima de cerros la especie es capaz de establecerse, impidiéndole colonizar ambientes con suelo continuo. Así mismo, la baja densidad poblacional, podría tener un efecto Alle, es decir, una baja la atracción de los polinizadores por la presencia de poco recurso, reduciendo el nivel de entrecruzamiento y de producción de semillas que podrían afectar los niveles de diversidad y variabilidad genética, lo cual limitaría el establecimiento llevando a *F. purpusii* a la extinción. Para probar estas hipótesis se llevó a cabo un proyecto de investigación cuyos resultados se presentan en dos capítulos escritos como artículos independientes. En el primero titulado “¿Es la distribución microambiental de *Fouquieria purpusii* asociable a la conservación del nicho de regeneración?”, se describe el microambiente y los requerimientos de regeneración de la especie. Se discute la importancia de los aspectos biogeográficos y ecológicos para determinar los patrones de distribución de una especie rara.

En el segundo capítulo, titulado “Biología reproductiva de *Fouquieria purpusii* una especie rara del Valle de Tehuacán-Cuicatlán” se estudió el éxito reproductivo de esta especie por medio de la caracterización de su sistema reproductivo y de polinización, así

como la evaluación de la producción y viabilidad de las semillas resultantes de los tratamientos de cruza inter e intrapoblacional. Los resultados muestran una limitación en la producción de semillas causado por una baja atracción de polinizadores y una posible inviabilidad genética, que conduce a la especie a un proceso de extinción.

## BIBLIOGRAFÍA

- Ackerly, D.D. (2003). Community assembly, niche conservatism, and adaptive evolution in changing environments. *International Journal of Plant Science* 164: S165-S184.
- Ackerly D.D. (2004). Adaptation, niche conservatism, and convergence: comparative studies of leaf evolution in the California chaparral. *Am Nat* 163:654–671
- Andrewartha, H.G., & L.C. Birch. (1954). The distribution and abundance of animals. Univ. of Chicago Press, Chicago, IL.
- Axelrod, D.I. (1975). Evolution and biogeography of Madrean-Tethyan sclerophyll vegetation. *Ann. Missouri. Bot. Gard.* 62: 280-334
- Axelrod, D.I. (1979). Age and origin of Sonoran desert vegetation. *Occas. Pap. Cal. Acad. Sci.* 132: 1–74.
- Callaway, R. M. (1992). Effect of shrubs on recruitment of *Quercus douglasii* and *Quercus lobata* in California. *Ecology* 73: 2118-2128.
- Cody, M. (1986). Diversity, rarity and conservation in Mediterranean-climate regions. In: M. E. Soulé (ed.). *Conservation Biology: The science of scarcity and diversity*. Sinauer Assoc., Sunderland, MA. 122-152 pp.
- Fiedler, P.L., & J.J. Ahouse. (1992). Hierarchies of cause: Toward an understanding of rarity in vascular plant species. in: P.L. Fiedler and S.K. Jain, eds. *Conservation Biology: The Theory and Practice of Nature Conservation, Preservation and Management*. Chapman and Hall. New York, Fiedler y Ahouse, 23-47 pp.
- Gaston, K. (1994). *Rarity*. Population and community biology series 13. Chapman & Hall. England.
- Gaston, K. (1996). *Biodiversity*. Blackwell, London.



- Gilpin, M. & Solé, M. (1986). Minimum viable populations: processes of species extinction. In: (ed) Soulé, M. *Conservation Biology: the science of scarcity and diversity*. Sinauer Associates, Sunderland. 182-204 pp.
- Goodman, D. (1987). How do any species persist?. Lessons for conservation biology: *Conservation Biology*. 1: 59-62
- Grubb, P.J. (1977). The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Review* 52: 107–145.
- Hanski, I. (1982). Dynamics of regional distribution: The core and satellite species hypothesis. *Oikos*, 38: 210-221
- Henrickson, J. (1969). The succulents *Fouquierias*. *Cactus and Succulents Journal*. 61: 178-184
- Henrickson, J. (1972). A taxonomic revision of Fouquieriaceae. *Aliso* 7: 439-537.
- Hutchinson G.E. (1957). Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22: 415-42
- Krebs, C. (1972). *Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance*. Harper y Ron Publisher. 694 pp.
- Kunin, W. E. (1992). Density and reproductive success in wild populations of *Diplotaxis erucoides* (Brassicaceae). *Oecologia* 91: 129-133
- Kunin, W. & Gaston, K. (1997). *The biology of rarity. Causes and consequences of rare – common differences*. Chapman & Hall. London.
- Lande, R. & Schemske, D. (1985). The evolution of self-fertilization and inbreeding depression in plants. I. Genetic models. *Evolution*. 39: 24-40

- Lande, R & Barrowclough, G.F. (1987). Effective population size, genetic, variation, and their use in population management. In Soulé ME ed. *Viable population for conservation*. Cambridge: Cambridge University Press. 87-124 pp.
- Lande, R. (1988). Genetic and demography in biological conservation. *Science*. 241: 1455-1460.
- Lande, R. (1995). Breeding plans for small populations, based on the dynamics of quantitative genetic variance. In: *Population management for survival and recovery*. J.D. Ballou, M. Gilpin y T.J. Foose (Eds.). Columbia University Press. New York
- Lemont, B.B., Klinkhamer, P.G. & Witkowski E.T. (1993). Population fragmentation may reduce fertility to zero en *Banksia goodii*- a demonstration of the Alle effect. *Oecologia* 94:446-450.
- Menges, E.S. (1990). Population viability analysis for an endangered plant. *Conservation Biology* 4: 52-62.
- Murawski, D.A. & Hamrick, J.L. (1991). The effect of the density of flowering individual on the mating systems of nine tropical tree species. *Heredity*. 67: 167-174
- NORMA Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2001, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Diario oficial.
- Peterson, A.T., Soberón, J. & Sánchez-Cordero, V. (1999). Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science* 285: 1265-1267.
- Primack, R.B. (1993). *Essentials of conservatio biology*. Suntherland:. Sinauer, Massachusetts. 564 pp.

- Rabinowitz, D. (1981). Seven forms of rarity. In: (ed) Synge, H. *The biological aspects of rare plant conservation*. John Willey & Sons. Ltd.
- Rabinowitz, D., Cairns, S. & Dillon, T. (1986). Seven forms of rarity and their frequency in the flora of the British Isles. In: (ed) Soulé, M. *Conservation Biology: the science of scarcity and diversity*. Sinauer Associates, Sunderland. pp 182-204.
- Rossetto, M., P. K. Weaver, and K. W. Dixon. (1995). Use of RAPD analysis in devising conservation strategies for the rare and endangered *Grevillea scapigera* (Proteaceae). *Molecular Ecology* 4: 321-329.
- Rzedowski, J. (1978). *Vegetación de México*. Limusa. México. 432pp.
- Schemske, D. Brian, C., Husband, M., Ruckelshaus, H., Goodwillie, C., Parker, I. M. & Bishop, J.G. (1994) Evaluating Approaches to the Conservation of Rare and Endangered Plants *Ecology*, 75: 584-606
- Schultheis, L. & Baldwin, B. (1999). Molecular phylogenetic of *Fouquieriaceae*: Evidence from nuclear rDNA ITS studies. *American Journal of Botany*. 86: 578-589.
- Shaffer, M. L. (1981). Minimum population sizes for species conservation. *Bioscience*, 31:131-134
- Shaffer, M.L 1987. Minimum viable populations: coping with uncertainty. In *Viable populations for conservation*. Soule, M., Ed. School of Natural Resources, University of Michigan. Cambridge University. Press. 16 pp
- Sheridan, P. & Karowe, D.( 2000). Inbreeding, outbreeding, and heterosis in the yellow pitcher plant, *Sarracenia flava* (Sarraceniaceae), in Virginia. *American Journal of Botany* 87: 1628-1633

- Shmida, A. & Wilson, M.V. (1985). Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography* 12: 1-20.
- Simbeloff, D. (1988). The contribution of population and community biology to conservation science. *Annual Review of Ecology and Systematic*. 19: 473-511.
- Valiente-Banuet, A., Vital Rumebe, A., Verdú, M. & Callaway. R.M. (2006) Modern Quaternary plant lineages promote diversity through facilitation of ancient Tertiary lineages. *PNAS* 103: 16812–16817
- Widén, B. (1993). Demographic and effects genetic son reproduction as related to population size in a rare perennial herb. *Senecio integrifolius* (Asteraceae). *Biological Journal of Linnean Society*. 50: 179-195
- Wiens, J.J. & Donahue, M. J. (2004). Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 639-644
- Wiens, J. J. & C. H. Graham. (2005). Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36: 519–539
- Wissel, C., & S. Stöcker. 1991. Extinction of populations by random influences. *Theoretical Population Biology* 39: 315–328.

## **¿ES LA DISTRIBUCIÓN MICROAMBIENTAL DE *FOUQUIERIA PURPUSII* ASOCIABLE A LA CONSERVACIÓN DE SU NICHO DE REGENERACIÓN?**

### **INTRODUCCIÓN**

La distribución y abundancia de los organismos son los aspectos sobre los que se basa la temática central de la ecología (Andrewartha & Birch, 1954; Krebs, 1972). Al estar sus causas determinadas por aspectos tanto biogeográficos (históricos) como ambientales (ecológicos) (Shmida & Wilson, 1985), el tema constituye el punto de unión entre la historia de los linajes y los procesos ecológicos. Así, a nivel biogeográfico, la distribución de las especies ha sido analizada de acuerdo con la historia biogeográfica, la antigüedad de los linajes y los ambientes bajo los cuales evolucionó el taxón en cuestión (Wiens & Donohue, 2004; Valiente-Banuet et al. 2006). En cambio, a una escala ecológica, la distribución está relacionada con los límites de tolerancia de las especies, así como con las interacciones ecológicas que determinan su posición a lo largo de gradientes ambientales (Ackerly, 2003). Tradicionalmente los procesos históricos y los ecológicos han sido estudiados de manera más o menos independiente, pero el concepto de nicho los ha llegado a unificar. Existen varias definiciones de nicho pero el concepto planteado por Hutchinson (1957) es el más ampliamente aceptado. Hutchinson (1957) consideró al nicho como el conjunto de condiciones abióticas y bióticas en las cuales una especie es capaz de persistir y mantener poblaciones viables. Este autor distinguió entre nicho fundamental y nicho realizado. En el primero incluye las condiciones abióticas en las cuales las especies son capaces de persistir, en tanto que en el nicho realizado incluye las condiciones en las cuales una especie persiste debido a la presencia de otras especies (Hutchinson, 1957).

Consecuentemente, muchas características de la biología de las especies tales como su fisiología, su alimentación y su comportamiento reproductivo definen el nicho fundamental (Peterson et al., 1999). En la actualidad se ha demostrado que muchos aspectos del nicho fundamental se han conservado en escalas de tiempo evolutivo, por lo que a la tendencia de las especies de mantener aspectos de su nicho fundamental en el tiempo se le ha llamado conservación del nicho (Grubb, 1977; Wiens & Graham, 2005). El hecho de que los nichos puedan ser conservados tiene importantes consecuencias para la ecología, la evolución y la conservación de taxa. Por ejemplo, las especies raras presentan patrones de distribución muy limitados en la naturaleza, lo cual las hace proclives a la extinción (Gastón, 1994). La rareza de un taxón se caracteriza de acuerdo al rango de distribución (amplio o estrecho), al grado de restricción del hábitat (alto o bajo) y al tamaño (grande o pequeño) de las poblaciones locales (Rabinowitz, 1981), y la rareza puede responder a un número de variables relacionadas con la historia geológica y evolutiva del taxón, al éxito reproductivo y a las estrategias de historia de vida, asociadas a los rangos de tolerancia de las especies (Fieldler & Ahouse, 1992).

Si una especie rara evolucionó bajo condiciones diferentes a las actuales y muestra conservadurismo del nicho, su distribución limitada puede ser producto de que las condiciones ambientales de su hábitat también lo son, asumiendo que tal distribución no está limitada por la dispersión. Éste podría ser el caso de *Fouquieria purpusii* Brandegee, una especie microendémica del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, cuya distribución se restringe a una porción de la región no mayor a 35 km<sup>2</sup>, por lo que ha sido catalogada como especie en peligro de extinción (NOM-059ECO-2001), y cuya distribución no parece estar limitada por la dispersión ya que sus propágulos sexuales son dispersados por viento. Según el

registro fósil, la familia Fouquieriaceae se originó a finales del periodo Cretácico y durante el Terciario (Axelrod, 1975; 1979), bajo condiciones méxicas, aunque actualmente se le encuentra en ambientes semiáridos a altitudes que van de los 1300 a 1700 m y con niveles de precipitación anual entre los 320 y 530 mm, y temperaturas promedio de 20°C. Su distribución está completamente restringida a grietas de aglomerados de roca caliza carentes de un solum continuo.

Estudios preliminares indican que *F. purpusii* requiere de 56 horas de humedad para poder germinar, una característica del nicho fundamental que podría ser determinante para entender su rango limitado de distribución actual. En este trabajo analizamos las causas de la distribución de *F. purpusii*, una especie paquicaule dispersada por viento y con una distribución restringida a grietas de la roca. Se hipotetizó que si las condiciones de regeneración de la especie constituyen un rasgo conservado a través del tiempo evolutivo, caracterizado por un alto umbral germinativo, la humedad almacenada en las grietas de la roca tendría un mayor tiempo de permanencia, haciendo posible bajo tales condiciones el desencadenamiento de la germinación y el establecimiento. Consecuentemente la regeneración estaría determinada por niveles altos de saturación de humedad, los umbrales germinativos, los cuales no serían los adecuados en los suelos contiguos a la roca caliza. El objetivo de este estudio fue probar tales hipótesis analizando en el laboratorio los niveles de saturación de humedad en los que ocurre la germinación de la especie estudiada y analizando en campo la caracterización microambiental donde se desarrollan los individuos comparando entre grieta y suelo.

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

### **Área de estudio**

El estudio se realizó en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, situado en la porción centro-sur de México entre los estados de Puebla y Oaxaca. Esta área es considerada como el desierto más meridional de México, debido a que se encuentra situado al sur de los 20° de latitud Norte (Rzedowski, 1978). El clima es cálido a semiárido con dos máximos de precipitación, en junio y en septiembre (Valiente, 1991). Las condiciones áridas del Valle de Tehuacán se deben principalmente al efecto de sombra orográfica que produce la Sierra Madre Oriental. La temperatura media anual es de 21 °C y la precipitación promedio es de 495 mm (Valiente, 1991).

El estudio se llevó a cabo en tres poblaciones de *F. purpusii* ubicadas en los cerros (Castillo, Tepetroja y Pluma) localizados en el sureste del Valle.

### ***Caracterización ambiental***

A escala geográfica se caracterizó el clima basándose en datos de precipitación y temperatura de estaciones climatológicas de los sitios de estudio y de sitios circundantes. Se incluyó información de las estaciones de Tepelmeme de Morelos, Oaxaca, así como Axuxco, San José Miahuatlán, y Caltepec, Puebla.

Se caracterizaron los ambientes de las grietas en donde se establecen las plantas de *F. purpusii* en la localidad de Pluma. Se midió la profundidad y dos diámetros de las grietas y se registró la temperatura tanto en grietas como en el suelo usando psicrómetros (Wescor PST 55-30-SF) y un microvoltímetro (Wescor HR 33T). Los datos se tomaron cada 12 h durante cinco días. En los mismos sitios de muestreo de la temperatura se determinó la pérdida de humedad tanto en grietas como en el suelo. Se colocaron los psicrómetros



(Wescor PST 55-30-SF), en las grietas ( $n = 4$  control y  $n = 10$  con una simulación de lluvia de 12.5 mm), y en el suelo ( $n = 4$  controles y  $n = 8$  con agua simulando una lluvia de 12.5 mm). Después de 24 horas se realizó la primera lectura con la ayuda del microvoltímetro. A partir de ese tiempo, las lecturas se hicieron a intervalos de 12 horas tomando la lectura de cada psicrómetro. Los valores en microvolts ( $\mu\text{V}$ ) de cinco días se transformaron en megapascales (MPa) para trazar las curvas de pérdida de humedad (Medina, 2000).

### ***Determinación del umbral germinativo y establecimiento de plántulas***

Se efectuaron una curva de imbibición para calcular la velocidad y cantidad de absorción de agua requerida para la germinación y se determinaron los umbrales germinativos simulando diferentes potenciales hídricos en ambientes controlados. Para ello se colectaron semillas de 20 individuos. Tomando al azar 10 semillas. Se pesó la ganancia en peso fresco de 10 semillas de cada población sometidas a saturación de humedad, la cual fue medida a intervalos de 5 minutos en la primera hora y posteriormente cada dos horas (Bewley & Black, 1985). El experimento se consideró concluido después de la emergencia de la radícula.

Se realizaron experimentos de germinación a diferentes potenciales hídricos (0.0, -0.15, -0.3, -0.45, -0.6, -0.75, -0.9, -1.2 MPa), simulados con polietileno glicol de peso molecular 8000 (PEG 8000), los cuales se calcularon con base en la fórmula de Michael y Radcliffe (1995). Las semillas ( $n = 40$ ) se colocaron sobre una malla de plástico como sustrato en cajas de Petri previamente esterilizadas y cubiertas con plástico para evitar la pérdida de agua (4 réplicas). En cada tratamiento las semillas se mantuvieron en condiciones de 12 horas de luz y 12 horas de oscuridad a 25° C dentro de la cámara ambiental. Se registró la germinación (emergencia de la radícula) cada 24 horas para

obtener el porcentaje de germinación final, la tasa de germinación (% de germinación al T 50%), los porcentajes al día en que el primer tratamiento alcanzó el 100 % y inicio de la germinación (Gonzalez-Zertuche y Orozco-Segovia, 1999). Se utilizó la transformación Box-Cox para analizar los datos mediante una ANOVA y una prueba de Tukey para distinguir medias diferentes en términos significativos JMP, versión 3.1 (Sall & Lehman, SAS Institute, 1996).

Se realizaron experimentos de establecimiento bajo condiciones de campo con un diseño factorial de 2 X 2 en el que primer factor fue el micrositio (grieta y suelo) y el segundo factor la depredación (exclusión y sin exclusión). Se usaron 30 semillas por tratamiento y cada tratamiento tuvo 6 réplicas. Las variables de respuesta fueron el número de semillas germinadas y su sobrevivencia cada mes hasta su muerte. Estos experimentos se llevaron a cabo en las tres poblaciones estudiadas (Castillo, Tepetroja y Pluma) de *F. purpusii*.

## **RESULTADOS**

### ***Caracterización ambiental***

La temperatura es diferente en los tres sitios, siendo Tepetroja un sitio con rangos de temperaturas de 19 a 26 ° C, Pluma presenta rangos de 11 a 17 ° C y Castillo de 15 a 21° C. En cuanto a la precipitación no hay diferencias marcadas, únicamente en la precipitación anual, en donde llueve más es en el sitio Pluma 530 mm, en los otros sitios se presenta una precipitación anual de 354.2 (Tepetroja) y 319.1 (Castillo). Se presentan dos periodos de mayor precipitación, que corresponden a los meses de junio y septiembre, indicando patrones de lluvia en verano (Fig. 1A y B).

De un total de 211 plantas censadas en las tres todas se encontraron creciendo en grietas de roca caliza. Las grietas varían en forma y tamaño con profundidades de entre 5 y 10 cm, con una capa de suelo no mayor a los 2 cm. Esta forma de las grietas permite mantener mayor humedad por más tiempo que en la condición de suelo, como se muestra en la curva de retención de humedad (Fig. 2). En esta curva se presenta el promedio y el error estándar del potencial hídrico después de haber simulado una lluvia de 12.5 mm y los tratamientos control (sin lluvia). La cinética del agua en el suelo y en las grietas cambia en el tiempo a partir de las 24 horas de haber simulado la lluvia, en donde las grietas mantienen potenciales hídricos superiores a  $-1\text{MPa}$ , una diferencia que se mantiene hasta las 60 horas de haber simulado la lluvia (Fig. 2).

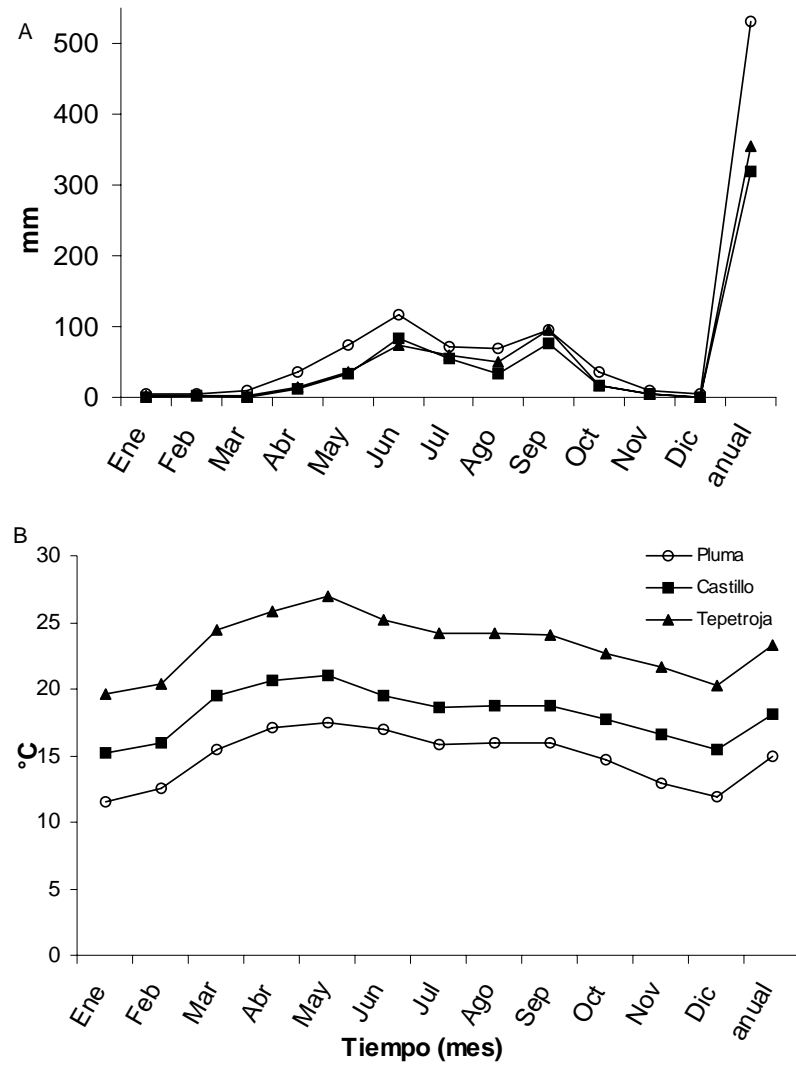


Fig. 1. Precipitación media mensual y anual (A) y Temperatura media mensual y anual (B) de los sitios de estudio.

El potencial más negativo en grietas fue de -0.5 MPa a las 24 h, en cambio en el suelo se alcanzó un potencial de -1.13 MPa a las 48 h de haber simulado la lluvia. En los tratamientos controles se presentaron potenciales hídricos que fueron de -8 hasta -5 MPa. Como se muestra en la gráfica (Fig. 2A), en las grietas la pérdida de humedad es más lenta que en el suelo y esta diferencia es significativa ( $t = -0.75$ ,  $p = 0.0453$ ,  $n = 10$ , grietas y  $n = 8$ , suelo). La temperatura fue similar en el suelo y en las grietas presentandose rangos de 20 a 47 °C. Hubo variación en la temperatura a lo largo del día. En la mañana la temperatura fue menor de 28 °C y en la tarde, después de recibir toda radiación, llegó alcanzar temperaturas de 47 °C (Fig. 2B)

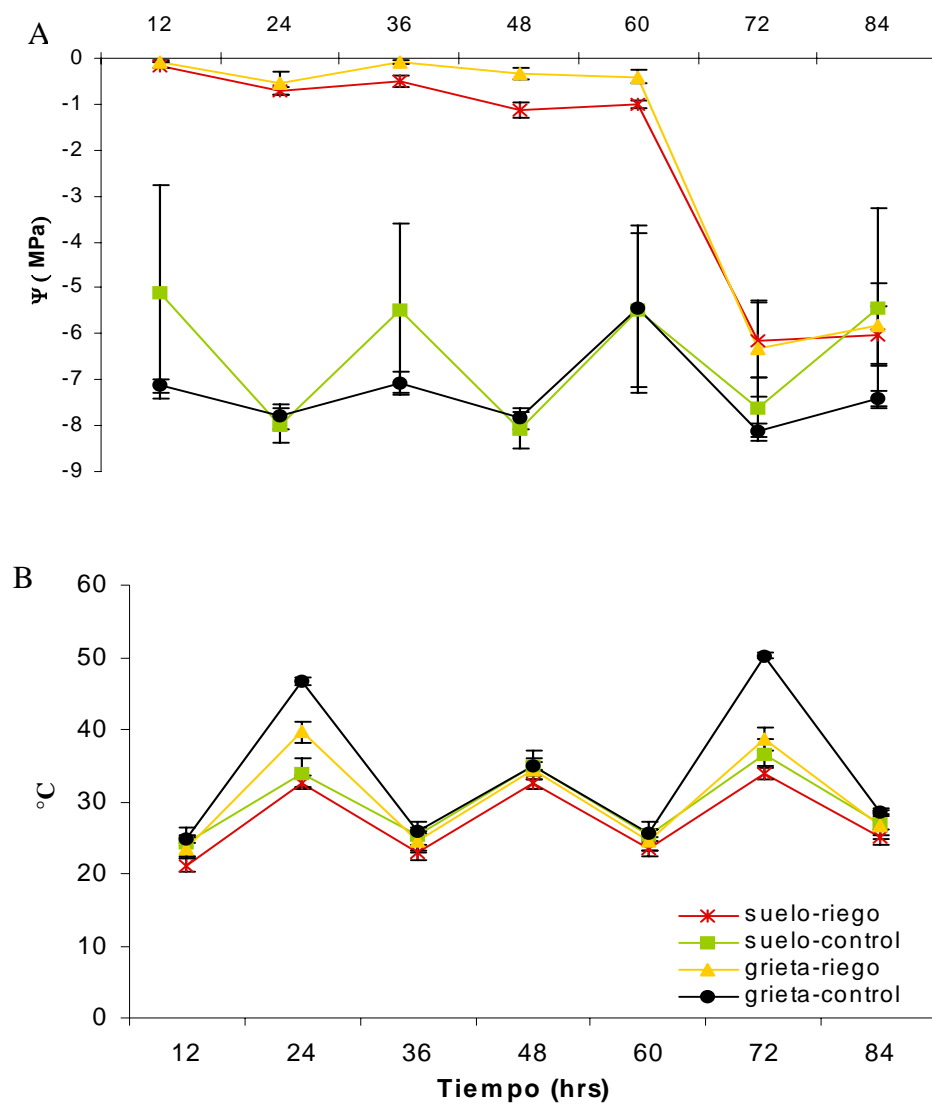


Fig. 2. Curvas de retención de humedad en el suelo y en grietas del sitio “Pluma” después de haber simulado una lluvia de 12.5 mm (riego). A, Potencial hídrico en grietas y suelo. B, Temperatura de grietas y suelo. Grieta-riego n = 10, grieta-control n = 4, suelo-riego n = 8 y suelo-control n = 4.

### Umbrales germinativos y establecimiento de plántulas

En la figura 3 se presenta la curva de imbibición de semillas. No hubo diferencias significativas entre las poblaciones, por tal motivo se presenta una curva promedio. Las semillas absorbieron agua muy rápidamente alcanzando el 100 % de volumen de agua con respecto a su peso a las 15 h, y la germinación (aparición de la radícula) se presentó 56 horas después de que inició la imbibición, siempre bajo condiciones de saturación. Las semillas de *F. purpusii* requieren de 41 horas de imbibición para germinar.

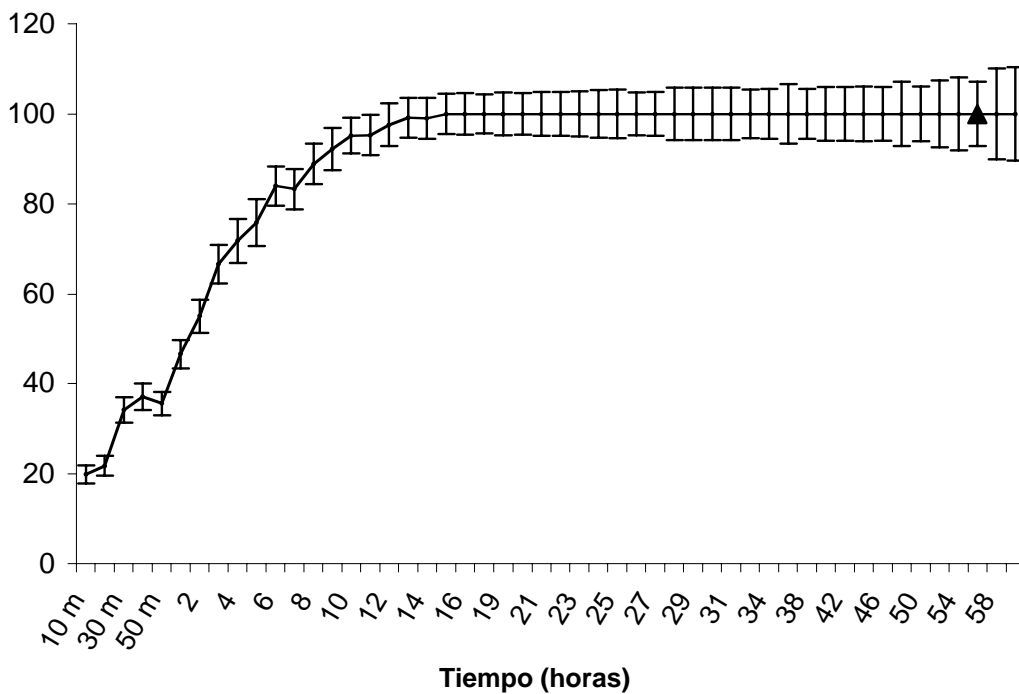


Fig. 3. Curva de imbibición de las semillas (n = 30). En la primera hora se hacen registros cada 5 min, posteriormente cada dos horas. El triángulo indica el momento de la germinación a las 56 horas. A las 14 horas la semilla tiene el 100 % de agua. Se presenta promedio  $\pm$  e.e.

En la Figura 4 se aprecia la reducción de germinación a medida que el potencial hídrico es más negativo. A medida que aumenta el estrés el desarrollo de cotiledones se ve afectado y en potenciales hídricos de entre  $-0.6$  y  $-1.2$  el desarrollo de los cotiledones fue nulo. Las semillas germinan arriba del 90% en potenciales menores a  $-0.6$  MPa, a partir del segundo día, después de 41 horas de imbibición.

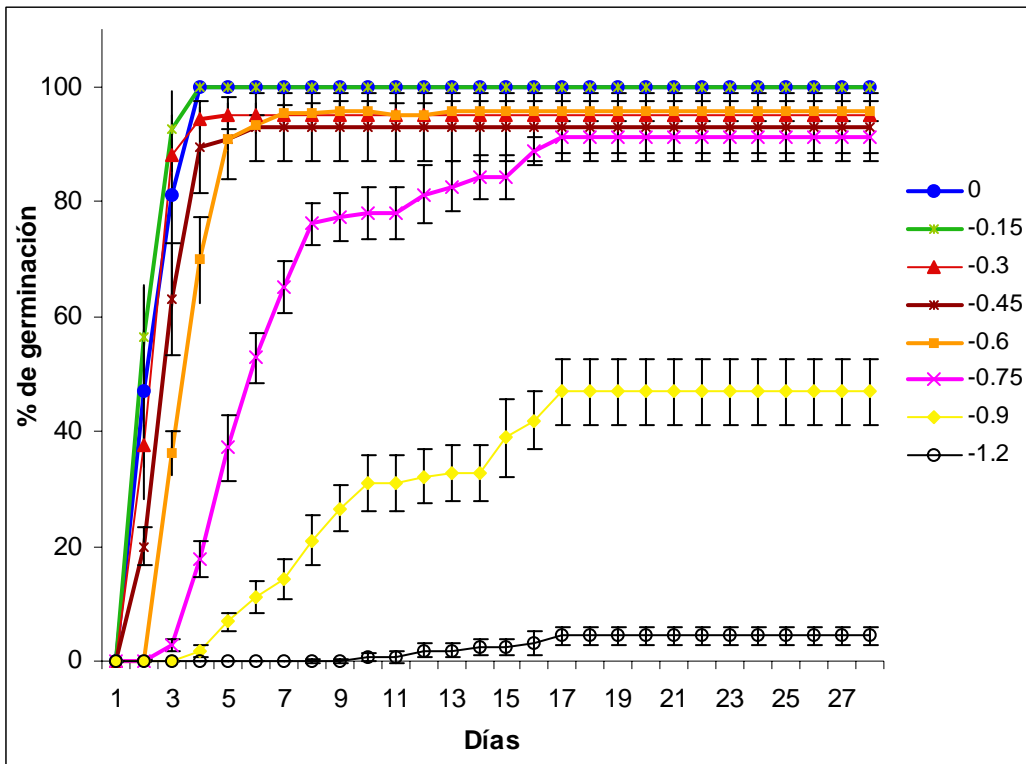


Fig. 4. Curvas de germinación acumulativa en diferentes potenciales hídricos, simulados con Polietileno- glicol (PEG8000).  $n = 40$ , cuatro réplicas. Las semillas germinan pero no desarrollan cotiledones en potenciales de  $-0.6$  a  $-1.2$  MPa.

En la Figura 5 se observan las diferencias significativas en los porcentajes de germinación al cuarto día, donde se obtuvo el 100 % de germinación en el tratamiento de 0



MPa . Hay cinco grupos con diferencias significativas entre estos ( $q = 3.036$ ,  $p = 0.05$ ). El primer grupo es de potencial hídrico 0 y  $-0.15$  MPa, en tanto que el segundo grupo corresponde a los potenciales  $-0.3$ ,  $-0.45$  y  $-0.6$  MPa, el tercer grupo está representado por el potencial de  $-0.75$  MPa, así como los grupos cuarto y quinto con potenciales de  $-0.9$  y  $-1.2$  MPa respectivamente. Las semillas requieren potenciales inferiores a  $-0.6$  para el establecimiento, debido a que a hasta ese potencial pueden desarrollar cotiledones y sobrevivir.

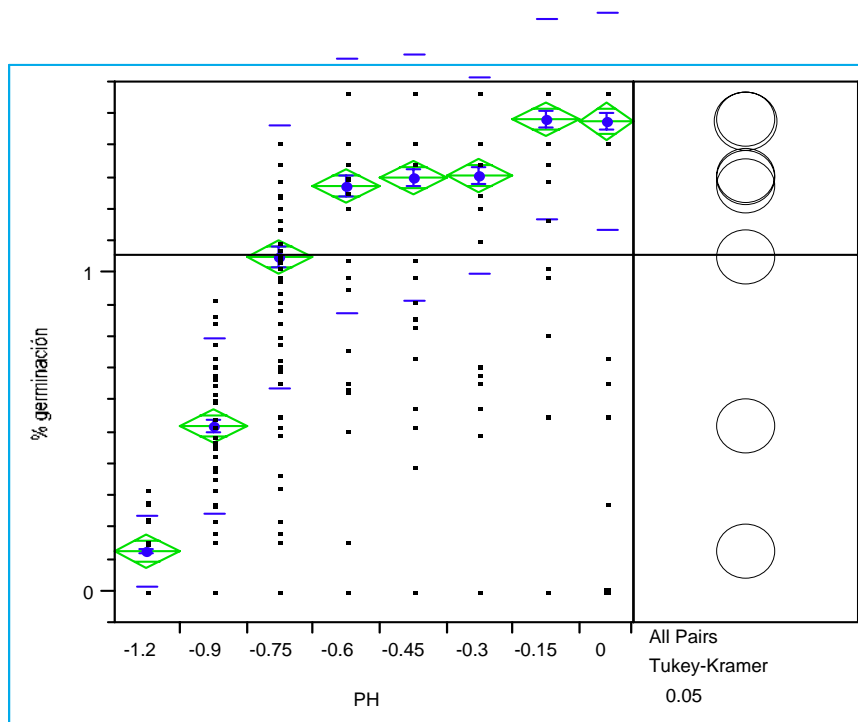


Fig. 5. Análisis de varianza de porcentajes de germinación (transformación) en diferentes potenciales hídricos. Los diamantes representan la media y el error estándar, las líneas la desviación estándar, los puntos los datos y los círculos son las comparaciones entre todos los tratamientos.

Con respecto al tiempo de germinación (día de la primera semilla germinada), y la tasa de germinación sólo se encontraron diferencias significativas en el potencial hídrico – 1.2 ( $q = 3.246$ ,  $p = 0.05$ ).

El promedio de germinación en condiciones naturales fue de  $15 \pm 0.83$  en grieta y  $13 \pm 6.35$  en suelo; sin embargo, los porcentajes de germinación fueron menores al 20% en todos los tratamientos (Tabla 1). No obstante que las semillas germinan tanto en grieta como en suelo, la sobrevivencia de plántulas sólo ocurre en las grietas. Se presentó desarrollo de plántulas en las tres localidades pero sólo en la localidad de Tepetroja sobrevivió una plántula después de seis meses. No se encontraron diferencias entre las tres localidades, en cuanto a la germinación (Fig. 6).

Tabla 1. Total de semillas germinadas desde el mes de julio a diciembre en las condiciones de grieta y suelo, y con y sin exclusión de depredadores, en los tres sitios de estudio. Se presenta el número total de semillas y el porcentaje (%), n = 180 en cada tratamiento.

n=180	Pluma		Castillo		Tepetroja	
	Sin exclusión	Con exclusión	Sin exclusión	Con exclusión	Sin exclusión	Con exclusión
Grieta	14 (7.77)	13 (7.22)	15 (8.33)	18 (10)	15 (8.33)	0 (0)
Suelo	0 (0)	5 (2.77)	1 (0.55)	23 (12.77)	3 (1.66)	33 (18.33)

La prueba de  $\chi^2$  indica que la germinación fue significativamente menor en los tratamientos de exclusión y grieta, y suelo sin exclusión ( $\chi^2 = 6.15$ ,  $p = 0.013$ ) en tanto que fueron significativamente mayores en la condición de grieta bajo exclusión de depredadores ( $\chi^2 = 4.53$ ,  $p = 0.03$ ) (Fig. 7).

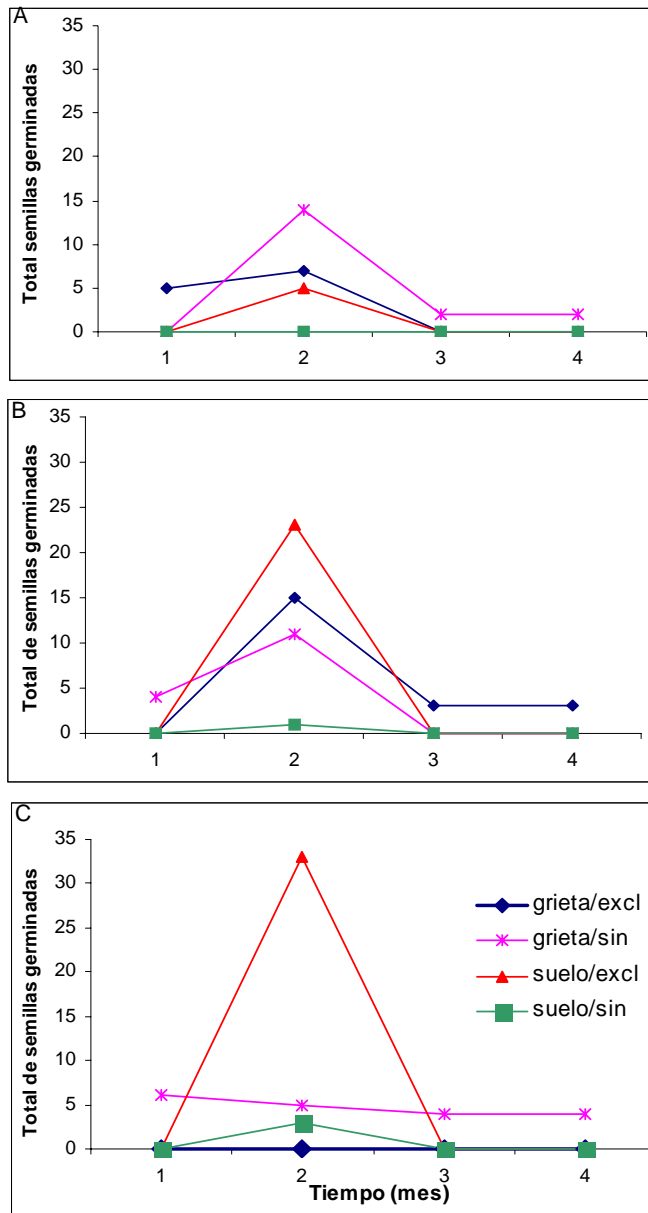


Fig. 6. Total de semillas germinadas en condiciones de grieta y suelo, y Con y sin exclusión de depredadores en los sitios de estudio. A) sitio Pluma. B) sitio Castillo. Y C) sitio Tepetroja. n =180 por cada tratamiento.

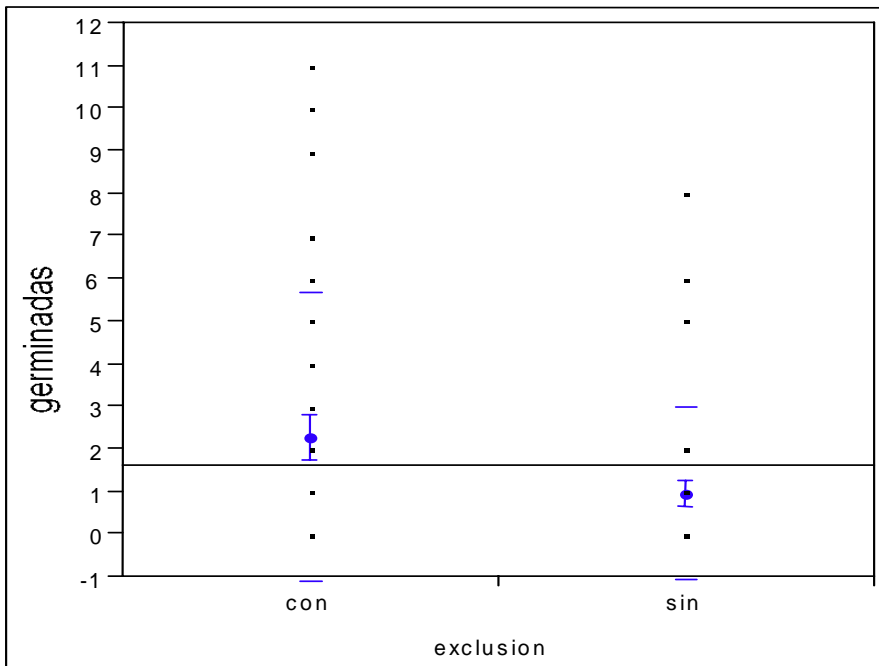


Fig. 7. Número de semillas germinadas en el campo con y sin exclusión de depredadores.

Se presenta promedio y error estándar. Se consideran los datos de las tres localidades.

## DISCUSIÓN

*F. purpusii* presenta un patrón de distribución y abundancia de una especie de extrema rareza (Rabinowitz, 1981) las causas de la cual están principalmente asociadas con los límites de tolerancia determinados por su nicho de regeneración (Ackerly, 2004; Wiens & Donohue, 2004; Valiente-Banuet et al. 2006). Los resultados obtenidos muestran que las poblaciones de *F. purpusii* se distribuyen en parches de roca caliza en un área de no más de 35 km<sup>2</sup> del Valle de Tehuacán. Estos parches presentan grietas que generan un microambiente que facilita el establecimiento de plántulas. La humedad desempeña un papel relevante en su regeneración, determinándose que las semillas requieren de 41 horas de imbibición para germinar a potenciales hídricos no menores a -0.6 Mpa para desarrollar cotiledones. Estos umbrales germinativos se presentan en las grietas, donde se encontró una retención de humedad mayor que -0.6 MPa, por el tiempo necesario para la germinación. En cambio, bajo condiciones de suelo continuo los potenciales llegaron a -1.13 MPa. Los experimentos en condiciones naturales, comprobaron que la germinación se puede presentar en las diferentes condiciones (grieta y suelo), siempre y cuando se presenten precipitaciones suficientemente altas para mantener potenciales por arriba de -1 MPa. Sin embargo, estos microambientes difieren en cuanto a la capacidad de retención de humedad, ya que después de 24 horas la pérdida de humedad se incrementa en el suelo, dejando de ser un microambiente adecuado para el establecimiento de plántulas.

Las plántulas requieren potenciales hídricos superiores a los -0.45 MPa hasta el momento en que son capaces de almacenar agua, pues *F. purpusii* es una especie suculenta, característica que le confiere capacidad para mantenerse bajo condiciones semiáridas. Con base en estos resultados se puede señalar que *F. purpusii* presenta condiciones de

germinación méxicas que contrastan con las actuales condiciones xéricas de los sitios en los que se distribuye. Esto sugiere que el nicho de regeneración de esta especie mantiene una memoria histórica asociable a su evolución bajo ambientes más húmedos durante el Terciario (Axelrod, 1975). Estos resultados son consistentes con lo reportado con Valiente-Banuet et al, (2006) con otras especies de origen Terciario, que sólo se establecen por medio de facilitación de especies de origen Cuaternario las cuales les proporcionan un microambiente adecuado. El hecho de que los nichos puedan ser conservados tiene importantes consecuencias para la ecología, la evolución y la conservación de taxa (Arckerly, 2003; Herrera, 1992; Valiente-Banuet, et al., 2006). Otras especies de la misma familia Fouquieriaceae, tales como *F. columnaris* y *F. fasciculata* que ocupan clados basales también presentan limitación en su distribución geográfica (Baja California e Hidalgo, respectivamente) y local (conglomerados de roca) (Humphrey & Marx, 1980; Henrickson, 1969; 1972), lo que sugiere que hay un nicho ancestral determinado por condiciones de mayor humedad en la familia (Wiens & Donoghe, 2004; Valiente-Banuet, et al., 2006). Todas estas especies regeneran a la sombra de arbustos (Humphrey, 1935; Humphrey & Marx, 1980; Henrickson, 1972), por lo que existe una concordancia entre la antigüedad del linaje y su patrón de regeneración.

La conservación del nicho podría explicar otros patrones de riqueza de especies, como la baja riqueza de especies de varios clados en regiones áridas, a diferencia de lo que ocurre en regiones templadas (Axelrod, 1975). Este es el caso de la familia Fouquieriaceae, que está constituida sólo por 11 especies, distribuidas en los desiertos de Norte América (Schultheis & Balwin, 1999; Wiens & Graham, 2005).

Las cactáceas son otro linaje Terciario, que para su establecimiento requiere de la facilitación de plantas nodrizas, (Valiente-Banuet & Ezcurra, 1991). Sin embargo, su distribución en el Valle de Tehuacán es más amplia que la de *F. purpusii*, y esto está asociado a rangos de tolerancia más amplios. Estudios muestran que los umbrales germinativos pueden ser a potenciales de -0.9 MPa donde el rango de germinación es del 20 al 80 % incluso pueden germinar a un potencial de -1.2 MPa (10 %) (Medina, 2004), contrario a *F. purpusii* (potenciales superiores a -0.45), confirmando que la restricción para colonizar nuevos ambientes depende de los límites de tolerancia de *F. purpusii* determinados por su nicho de regeneración

El reclutamiento de las especies y en este caso de *F. purpusii*, depende de la disponibilidad de semillas y su viabilidad para la germinación influenciadas por diferentes factores ambientales (Harpe, 1977; Zasada et al., 1992). Al ser una especie rara presentan bajas densidades poblacionales expuestas a severos declinamientos en sus tasas de visita efectivas por una baja atracción de los polinizadores (efecto Alle), reduciendo el entrecruzamiento y aumentando la autofecundación (Murawski & Hamrik, 1991; Windén, 1993; Kunin & Gaston, 1997). De esta manera la tasa de reclutamiento de las plántulas disminuye y podría tener repercusiones significativas en el crecimiento poblacional (Lande, 1988; Rossetto et al., 1995), lo que explicaría los porcentajes tan bajos de germinación (20 %) y establecimiento (0.046 %) en condiciones naturales de esta especie. Tal vez *F. purpusii* experimenta depresión endogámica. Se ha demostrado que este proceso produce una baja producción de semillas, una menor masa individual de las semillas, bajo porcentaje de germinación, y/o de sobrevivencia y crecimiento de plántulas (Stephenson &



Bertin, 1983; Lande & Shemske, 1985; Richards, 1986; Frankel & Soule, 1987; Widén, 1983; Bosh & Waser, 1999; Sheridan & Karowe, 2000).

La dispersión es otro proceso determinante en la distribución de las especies, considerando este proceso como la diseminación de semillas a sitios potenciales para el reclutamiento, dependiendo de la disponibilidad de las semillas, el vector y el microambiente (Schupp et al., 2002; Godinez-Álvarez & Valiente-Banuet, 2000). Las semillas de *F. purpusii* son dispersadas por viento, aunque este es considerado un vector no limitante, la dispersión depende de la dirección del viento, de la forma de la semilla, la forma de la planta madre y las características del paisaje para determinar donde será depositada (Sharpe & Field, 1982; Bullock & Clarke, 2000; Saura-Mas & Lloret, 2005). En este sentido *F. purpusii*, podría tener dispersión limitada porque su distribución espacial se reduce a grietas y la probabilidad que las semillas sean depositadas en una grieta que le proporcione los requerimientos necesarios para su establecimiento es baja.

De esta manera se concluye que el patrón de distribución de *F. purpusii* está determinado por su nicho de regeneración asociado a su historia biogeográfica y a su condición de rareza, lo que podría incrementar la probabilidad de extinción de sus poblaciones (Gilpin & Soulé, 1986; Kunin, 1992; Simbeloff, 1988).

## BIBLIOGRAFIA

- Ackerly, D.D. (2003). Community assembly, niche conservatism, and adaptive evolution in changing environments. *International Journal of Plant Science* 164: S165-S184.
- Ackerly D.D. (2004). Adaptation, niche conservatism, and convergence: comparative studies of leaf evolution in the California chaparral. *Am Nat* 163:654–671
- Andrewartha, H.G., & Birch, L.C. (1954). *The distribution and abundance of animals*. Univ. of Chicago Press, Chicago, IL.
- Axelrod, D.I. (1979). Age and origin of Sonoran desert vegetation. *Occas. Pap. Cal. Acad. Sci.* 132
- Axelrod, D.I. (1975). Evolution and biogeography of Madrean-Tethyan sclerophyll vegetation. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 62: 280-334
- Bewley, J.D., & Black, M. (1995). *Seeds. Physiology of Development and Germination*. Plenum Press, New York.
- Bosch, M. & Waser, N. M. (1999). Effects of local density on pollination and reproduction in *Delphinium nuttallianum* and *Aconitum columbianum* (Ranunculaceae). *American Journal of Botany* 86: 871-879
- Bullock, J.M. & Clarke, R.T. (2000). Long distance seed dispersal by wind: measuring and modelling the tail of the curve. *Oecologia* 124: 506-521

- Fiedler, P.L., & Ahouse, J.J. (1992). Hierarchies of cause: Toward an understanding of rarity in vascular plant species. in: Fiedler, P.L. & Jain, S.K. (eds). *Conservation Biology: The Theory and Practice of Nature Conservation, Preservation and Management*. Chapman and Hall. New York, 23-47 pp.
- Frankel, O.H., & Soulé, M.E. (1987). *Conservation and evolution*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Gaston, K. 1994. *Rarity*. Population and community biology series 13. Chapman & Hall. England.
- Gilpin, M. & Solé, M. (1986). Minimum viable populations: processes of species extinction. In: (ed) Soulé, M. *Conservation Biology: the science of scarcity and diversity*. Sinauer Associates, Sunderland. pp 182-204.
- Godínez-Alvarez, H. & Valiente-Banuet, A. (2000). Fruit-feeding behavior of *Leptonycteris curasoae* and *Choeronycteris mexicana* in flight cage experiments: consequences for dispersal of columnar cactus seeds. *Biotropica* 32: 552-556.
- González-Zertuche, A.M. & Orozco-Segovia, A. (1999) “Revisión de métodos de análisis de datos de la germinación de semillas, un ejemplo: *Manfreda brachystachya*”, *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 58:37-52.
- Grubb, P.J. (1977). The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Review* 52: 107–145.

- Harper, J.L. (1977). *Population Biology of Plants*. Academic Press, New York, N.Y.
- Henrickson, J. (1969). *The succulents Fouquierias*. *Cactus and Succulents Journal* 61: 178-184
- Henrickson, J. (1972). A taxonomic revision of Fouquieriaceae. *Aliso* 7:439-537.
- Humphrey, R. R. (1935). A study of *Idria columnaris* and *Fouquieria splendens*. *American Journal of Botany* 22: 184–206.
- Herrera, C.M. (1992) Historical effects and sorting processes as explanations for contemporary ecological patterns: character syndromes in mediterranean woody plants. *American Naturalist* 140: 421-446.
- Humphrey, R. R & D. B. Marx. (1980) Distribution of the boojum tree (*Idria columnaris*) on the coast of Sonora, Mexico as influenced by climate. *Desert Plants* 2: 183–187.
- Hutchinson GE. (1957). Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22: 415-42
- Krebs, C. (1972). *Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance*. Harper y Ron Publisher. 694 pp.
- Kunin, W. E. (1992). Density and reproductive success in wild populations of *Diplotaxis eruroides* (Brassicaceae). *Oecologia* 91: 129-133

- Kunin, W. & Gaston, K. 1997. *The biology of rarity. Causes and consequences of rare – common differences*. Chapman & Hall. London.
- Lande, R. & Schemske, D. (1985). The evolution of self-fertilization and inbreeding depression in plants. I. Genetic models. *Evolution* 39: 24-40.
- Medina Sánchez, Javier. (2004). *Recursos hidricos del suelo y requerimientos para la germinación de cinco cactus columnares gigantes con poblaciones segregadas en el Valle de Tehuacán*. Maestría, Posgrado en Ciencias Biológicas. Instituto de Ecología, UNAM. México.
- Michel, B. E. & Radcliffe. D. (1995). A computer program relating solute potential to solution composition for five solutes. *Agronomy Journal* 87: 126–130.
- Murawski, D.A. & Hamrick, J.L. (1991). The effect of the density of flowering individual on the mating systems of nine tropical tree species. *Heredity* 67:167-174
- NORMA Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2001, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo.
- Peterson, A.T., Soberón, J. & Sánchez-Cordero, V. (1999). Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science* 285: 1265-1267
- Rabinowitz, D. (1981). Seven forms of rarity. In: (ed) Synge, H. *The biological aspects of rare plant conservation*. John Willey & Sons. Ltd.

- Rabinowitz, D., Cairns, S. & Dillon, T. (1986). Seven forms of rarity and their frequency in the flora of the British Isles. In: (ed) Soulé, M. *Conservation Biology: the science of scarcity and diversity*. Sinauer Associates, Sunderland. pp 182-204
- Richards, A.J. (1986). *Plant breeding systems*, Allen and Unwin, London.
- Rossetto, M., P. K. Weaver, and K. W. Dixon. (1995). Use of RAPD analysis in devising conservation strategies for the rare and endangered *Grevillea scapigera* (Proteaceae). *Molecular Ecology* 4: 321-329.
- Rzedowski, J. (1978). *Vegetación de México*. Limusa. México. 432pp.
- SALL, J., & A. LEHMAN, SAS Institute. (1996). *JMP start statistics. A guide to statistical and data analysis using JMP and JMP IN software*. Duxbury Press, Belmont, California, USA.
- Schultheis, L. & Baldwin, B. (1999). Molecular phylogenetic of *Fouquieriaceae*: Evidence from nuclear rDNA ITS studies. *American Journal of Botany* 86: 578-589.
- Schupp, EW., Milleron, T., & Russ, S.E. (2002). Dissemination limitation and the origin and maintenance of species-rich tropical forest. In: Levey, DJ., Silva, WR. & Galetti, M. *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*. CABI UK. 19-34

- Sharpe, DM. & Fields D. E. (1982). Integrating the effects of climate and seed fall velocities on seed dispersal by wind: A model and application. *Ecological Modelling* 17: 297-310
- Sheridan, P. & Karowe, D. (2000). Inbreeding, outbreeding, and heterosis in the yellow pitcher plant, *Sarracenia flava* (Sarraceniaceae), in Virginia. *American Journal of Botany* 87: 1628-1633
- Shmida, A. & Wilson, M.V. (1985). Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography* 12: 1-20.
- Saura-Mas, S. and Llore. F. (2005) Wind effects on dispersal patterns of the invasive alien *Cortaderia selloana* in Mediterranean wetlands *Acta Oecologica* 27: 129-133
- Simbeloff, D. (1988). The contribution of population and community biology to conservation science. *Annual Review of Ecology and Systematic* 19: 473-511.
- Stephenson, A.G., & Bertin, R.I. (1983). *Male competition, fame, choice, and sexual selection in plants*. Ney York: Academia Press. pp 109-149.
- Valiente-Banuet, A.,& Ezcurra, E. (1991). Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacán Valley, Mexico. *Journal of Ecology* 79: 961-971

- Valiente-Banuet, A., Vital Rumebe, A., Verdú, M. & Callaway, R.M. (2006) Modern Quaternary plant lineages promote diversity through facilitation of ancient Tertiary lineages. *PNAS* 103: 16812–16817
- Valiente, L. (1991). *Patrones de precipitación en el valle semiárido de Tehuacan, Puebla, México*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. 61pp.
- Widén, B. (1993). Demographic and effects genetic on reproduction as related to population size in a rare perennial herb. *Senecio integrifolius* (Asteraceae). *Biological Journal of Linnean Society* 50: 179-195
- Wiens, J.J. & Donahue, M. J. (2004). Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 639-644.
- Wiens, J. J. and C. H. Graham. 2005. Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36: 519–539
- Zasada J.C., Sharik T.L., Nygren M., (1992). The re-productive process in boreal foresttrees. In: Shugart H.H., Leemans R., Bonan G.B. (eds.), *System analysis of the global boreal forest*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 85-125.



# **BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DE *FOUQUIERIA PURPUSII* UNA ESPECIE RARA DEL VALLE DE TEHUACÁN-CUICATLÁN**

## **INTRODUCCIÓN**

Las especies raras a menudo se presentan en poblaciones aisladas con bajas densidades (Gaston, 1994; Rabinowitz, 1981; 1986), lo que incrementa su riesgo de extinción (Gilpin & Soulé, 1986; Goodman, 1987; Kuni & Gaston, 1997; Menges, 1990; Shaffer, 1981; 1987; Wissel & Stöcker, 1991; Lamont et al., 1993; Kunin, 1992). Bajo tales condiciones pueden experimentar la reducción del éxito reproductivo debido a la dificultad para atraer a los polinizadores efectivos (efecto Allee), lo que reduce el entrecruzamiento y aumenta la endogamia (Murawski & Hamrik, 1991; Windén, 1993; Kunin & Gaston, 1997), y reduce la producción de semillas (seed set). La densidad floral influye en el hábito de forrajeo de los polinizadores (Kunin & Iwasa, 1996; Kearns & Inouye, 1997; Schulke & Waser, 2001; Kunin & Gaston, 1997) principalmente en aquellos que presentan un forrajeo generalista como es el caso de las abejas. En especies con polinizadores especialistas, la dispersión del polen es aleatoria; lo que disminuye la probabilidad de depositarlo en una flor de la misma especie (Kunin, 1993; Kunin y Iwasa, 1996). Por otro lado, los polinizadores especialistas como los colibríes son atraídos por altas densidades de flores, siendo eficientes vectores de polen y promoviendo una alta tasa de entrecruzamiento (Windén, 1993; Kuni & Gaston, 1997).

El aislamiento geográfico y la baja densidad de las poblaciones también puede limitar el flujo génico y favorecer el grado de endogamia (Souto et al., 2002; Charlesworth

& Charlesworth, 1987; Forsyth, 2003). A altos niveles de endogamia se reduce la diversidad genética, aumentando la probabilidad de la producción de homocigotos de alelos deletéreos recesivos, lo que conduce a la depresión endogámica (Widén, 1993); es decir, a la pérdida de la adecuación individual debido a la reducción de la fecundidad y viabilidad de la población (Lande & Barrowclogh, 1987). Cuando las poblaciones están casi aisladas y las poblaciones son poco densas si hay cruza entre individuos muy diferentes genéticamente puede ocurrir depresión exogámica que también reduce la adecuación por producir trastornos de la adaptación local y trastornos de coadaptación alélica (Shield, 1983; Sobrevila, 1988; Waser & Price, 1983; 1989; 1994; 2000). Se ha demostrado que estos procesos producen una baja producción de semillas, una menor masa individual de las semillas, bajo porcentaje de germinación, y/o de sobrevivencia y crecimiento de plántulas (Stephenson & Bertin, 1983; Lande & Shemske, 1985; Richards, 1986; Frankel & Soule, 1987; Widén, 1983; Bosh & Waser, 1999; Sheridan & Karowe, 2000).

Una especie rara que podría presentar con las características anteriores es *Fouquieria purpusii* (Brandege), una especie endémica del Valle de Tehuacán-Cuicatlán que presenta poblaciones aisladas y de baja densidad, con una alta especificidad en el hábitat; condición que la ha llevado a ser catalogada como especie en peligro de extinción (CITES, 2002; NOM-059-ECOL-2001). Sin embargo, su biología de la polinización y la contribución reproductiva a su condición de rareza no han sido estudiadas.

*F. purpusii* presenta inflorescencias con  $65.8 \pm 17.5$  flores de  $1.10 \pm 0.03$  mm de largo,  $0.63 \pm 0.025$  mm de diámetro externo de la corola ( $n = 25$ ), de color amarillo claro, tubulares, con fragancia característica de flores que producen muy poco néctar, con características típicas para ser polinizadas por abejas. Si la polinización se diera

principalmente por éstas, entonces esto podría estar limitando el flujo génico a las diferentes poblaciones; las abejas forrajea alrededor de su nido, en un radio de 50 a 631 m (Delaplane y Mayer, 2000) y si es necesario hasta 12 km dependiendo de la disponibilidad del recurso (Gojmerac, 1980). Las poblaciones de *F. purpusii* se encuentran aisladas por barrancas y ríos a una distancia de aproximadamente 8 km en línea recta; lo que podría determinar una depresión por exogamia, si es que se presentara un flujo de polen. Por otro lado, la baja densidad poblacional de esta especie ( $0.024 \pm 0.009$  ind/m<sup>2</sup>) podría provocar depresión endogámica, considerando que el forrajeo de las especies polinizadoras y las posibilidades de establecer flujo génico entre poblaciones depende de la disponibilidad de recursos. A consecuencia de esto, se esperaría una baja producción de semillas que podría tener consecuencias en el reclutamiento y establecimiento de plántulas lo que explicaría parcialmente su condición de rareza. En este estudio se evaluó el éxito reproductivo de esta especie por medio de la caracterización del sistema reproductivo y de polinización, así como la evaluación de la producción y viabilidad de las semillas resultantes de los tratamientos de cruce inter e intrapoblacional.

## **MATERIAL Y MÉTODOS**

**Área de estudio**— El estudio se realizó en tres poblaciones aisladas (El Castillo, Pluma y Tepetroje) localizadas en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, situado en la porción árida centro-sur de México, entre los estados de Puebla y Oaxaca. Esta área es considerada como la zona semiárida más meridional de Norte América, debido a que se encuentra situada al sur de los 20° de latitud Norte (Rzedowski, 1978). El clima es cálido - semiárido con lluvias en verano dos máximos de precipitación, en Junio y en Septiembre. (Valiente,

1991). Las condiciones áridas del Valle de Tehuacan se deben principalmente al efecto de sombra orográfica que produce la Sierra Madre Oriental. La temperatura media anual es de 21°C y la precipitación promedio es de 495 mm (Valiente, 1991).

En este estudio se trabajó con tres poblaciones aisladas geográficamente y de pocos individuos (El Castillo, n = 69, Tepetroja n = 93, y Pluma n = 139). La distancia entre éstas es de 8 km aproximadamente en línea recta. Estas poblaciones se encuentran en un área de 35 km<sup>2</sup> y están separadas por barrancas y cerros. En la población de Pluma se llevaron a cabo los tratamientos de cruce entre poblaciones, se importaron inflorescencias de las poblaciones de El Castillo y Tepetroja a la población de Pluma. La densidad de individuos es baja (El Castillo es de 0.006 ind/ m<sup>2</sup>, en Tepetroja de 0.027 ind/ m<sup>2</sup>, y Pluma de 0.04 ind/ m<sup>2</sup>).

Especie estudiada— *Fouquieria purpusii* pertenece a la familia Fouquieriaceae, que consta de 11 especies, seis de las cuales son endémicas de México (Schultheis & Baldwin, 1999). *F. purpusii* presenta una forma de crecimiento arbórea, alcanzando una altura de hasta 6 m y de 20 a 60 cm de diámetro basal. Su tallo es alargadamente cónico, verde y con ramas horizontales con espinas, inflorescencias terminales con  $65.8 \pm 17.5$  flores de  $1.10 \pm 0.03$  mm de largo,  $0.63 \pm 0.025$  mm de diámetro externo de la corola (n = 25) tubulares blancas o de color amarillo claro; los estambre sobresalen de la corona, semillas de color pardo rojizo, aladas de  $4.45 \pm 1.0$  de largo y  $2.3 \pm 0.7$  mm de ancho, dispersada por viento. Por cada flor en promedio se producen  $3.4 \pm 1.2$  semillas; los frutos son cápsulas dehiscentes  $1.2 \pm 0.5$  cm de largo,  $0.3 \pm 0.3$  cm de ancho (Henrickson, 1969). La floración se presenta de septiembre a diciembre y la fructificación de junio a octubre (Henrickson, 1969, Obs. Pers).

*Densidad reproductiva*—. La densidad poblacional intraespecífica y la densidad reproductiva fue determinada por el total de individuos reproductivos en cuatro cuadrantes de 25 X 25 m, se realizó el conteo de todas las inflorescencias individuales por día durante 5 días (Zapata & Arroyo, 1978; Dafni, 1992).

*F. purpusii* crece en los peñascos asociada a un matorral xerófilo con especies como *Beaucarnea gracilis*, *Yucca periculosa*, *Dasyllirion serratifolium.*, *Echinocactus platyacanthus*, *Ferocactus latispinus*, *Mammillaria* sp., *Agave* sp., *Neubuxbaumia tetetzo*, *Jatropha dioica*, *Cnidosculus tehuacanensis* *Cephalocereus columna trajani*, *Bursera morelensis*, *Fouquieria formosa*, *Hechtia podantha*, *Cercidium praecox* (Valiente-Banuet et al., 2000).

*Sistema de cruzamiento*—. Para conocer el sistema de cruzamiento se cubrieron los botones florales (70 a 150) con bolsas de organza antes de la antéesis. Se realizaron cuatro tratamientos de polinización (Valiente-Banuet et al., 1996): 1) **Auto polinización manual**, las flores se embolsaron después de ser manualmente polinizadas con polen de otra flor del mismo individuo (Flores n = 9 en 4 individuos). 2) **Auto polinización no manipulada**, se embolsaron botones que nunca fueron manipulados (Flores n = 16 en 12 individuos) Se empleó el índice de auto-incompatibilidad (ISI) de Zapata & Arroyo (1978), dividiendo el promedio del “seed set” del tratamiento de auto – polinización manual por el promedio del “seed set” del tratamiento de cruza. Los valores de ISI reflejan lo siguiente: > 1 = autocompatible, > 0.2 < 1 = parcialmente autocompatible, < 0.2 = en su mayoría auto-incompatible, 0 = incompatible (Dafni,1992). También se tomó en cuenta el índice de la tasa de “fruit set” de autopolinización de Kenrick, (1986), el cual considera el porcentaje de los resultados de fruit set del tratamiento de auto – polinización manual: clase 0, si fue 0

- 3% = auto-incompatible; clase 1 si 3 - 30 % = parcialmente auto - compatible, y clase 3 si > 30 % = altamente auto - compatible.

3) **Polinización cruzada dentro y entre poblaciones**, las flores se polinizaron manualmente con polen colectado de otros individuos de la misma población (Flores n = 9 en 9 individuos). Para los experimentos de cruza entre las poblaciones de las tres localidades, se colocó polen de flores de Castillo (n = 8) y Tepetroja (n = 9) en flores de individuos de Pluma, posteriormente se embolsaron. Para estos experimentos se realizaron las colectas de polen antes de las 09:00 horas para evitar las altas temperaturas. Las inflorescencias se colectaron completas y se colocaron en frascos dentro de una hielera para su transportación al sitio de Pluma. Esta colecta se realizó en dos días, uno para cada localidad a la misma hora. Se utilizó un pincel para depositar el polen en las flores receptoras.

Se colectaron los frutos resultantes de los tratamientos y se evaluó la proporción de flores / frutos (fruit set) y la producción de semillas como la proporción del número total de óvulos y producción de semillas por flor (seed set) en cada tratamiento (Valiente-Banuet, et al., 1997a; 1997b; Torres, 2003), las semillas resultantes se colocaron en cajas petri con agar al 1% para la evaluación de la viabilidad, se registró cada día la germinación hasta el momento de la emergencia de la radícula (Dafni, 1992; Waser & Price, 1991).

4) **Polinización nocturna**, las flores fueron expuestas a visitantes nocturnos quitando las bolsas desde la puesta del sol (18:00 horas) hasta antes del amanecer, es decir, a las 05:00 horas (n = 10). 5) **Polinizadores diurnos**, las flores fueron expuestas a los visitantes desde el amanecer 05:00 horas hasta el atardecer, 18:00 horas (n = 10). 6) **Exclusión de vertebrados**. Se colocaron mallas de gallinero para excluir vertebrados (principalmente

colibríes) en cada inflorescencia ( $n = 10$ ). 7) **Control**, las flores fueron expuestas a visitantes diurnos y nocturnos y posteriormente se cubrieron ( $n = 20$ ).

En abril de 2003 se colectaron los frutos obtenidos de los tratamientos para evaluar la efectividad y abundancia de los polinizadores, tomando en cuenta la producción de frutos y de semillas por tratamiento. En cada bolsa se contó el número de flores, frutos y semillas. Se utilizó el “seed set” por infrutescencia (la cual fue cubierta por completo por la bolsa) como variable de respuesta, se utilizó la transformación Box-Cox JMP, version 3.1 (Sall & Lehman, SAS Institute, 1996) para analizar los datos con una ANOVA, y al tener diferencias significativas se aplicó un análisis de comparaciones múltiples con pruebas de Tukey- Kramer (Zar, 1996; Valiente-Banuet et al., 1997a; 1997b).

Observaciones de visitantes florales—. Se utilizaron 4 redes de niebla (2.5 m de alto y 6 m de largo) para capturar a los visitantes florales, las cuales permanecieron abiertas durante 7 días para los visitantes nocturnos y diurnos (periodo de muestreo 168 horas con 600 m<sup>2</sup>). Las especies capturadas fueron registradas, identificadas utilizando una guías de campo (Howell & Webb, 1995) y a cada una se le tomó muestra de polen con gel de fucsina (Beatlle, 1971), la cual fue montada en un portaobjetos para revisarse en microscopio electrónico óptico (Olympus) e identificar el polen por medio de su comparación con muestras de polen de referencia tomadas de flores previamente embolsadas y a las que se les impidió la visita. Se llevaron a cabo observaciones de los visitantes florales (total de 500 minutos en 5 días). Las observaciones se realizaron en 3 individuos en periodos de una hora a las 6:00, 12:00 y a las 18:00 horas. Se registró la especie de visitante y el tiempo transcurrido durante cada visita, en cada inflorescencia de cada individuo. Se colectaron los insectos con mallas entomológicas para su posterior identificación.

Se probó la hipótesis nula de que no existen diferencias en el “seed set” y el porcentaje de germinación entre las tres poblaciones. Se efectuó un análisis de varianza para cada variable de respuesta, usando una transformación Box-Cox JMP, version 3.1 (Sall & Lehman, SAS Institute, 1996 ) y la prueba de Tukey-Kramer para comparar entre los tratamientos.

*Prueba de viabilidad de semillas*— Se probó la viabilidad de las semillas resultantes de todos los tratamientos para tratar de relacionarlo con depresión endogámica. Diurno (30 semillas –3 réplicas), Nocturno (25 - 2), Exclusión de Vertebrado (30 - 2), Cruza (30 - 3), Control (30 - 3) Castillo (15), Tepetroja (25), Auto – polinización manual (25), y Auto – polinización no manipulada (30). Las semillas se colocaron en agar al 1% en cajas petri previamente esterilizadas y cubiertas con plástico para evitar la pérdida de agua. Se registró la germinación cada 24 horas. Los datos obtenidos fueron: % de germinación final. Se analizaron con análisis de varianza transformando los porcentajes con la fórmula Box-Cox JMP, version 3.1 (Sall & Lehman, SAS Institute, 1996). Se probó la hipótesis nula de que el porcentaje final de germinación es igual para todos los tratamientos.

## **RESULTADOS**

*Sistema de cruzamiento*-. Los resultados de los tratamientos de auto – polinización manual y auto – polinización no manipulada mostraron valores bajos de producción de frutos y de semillas  $0.2 \pm 0.1$  % y  $0.3 \pm 0.1$  % respectivamente (Fig. 1). Para el tratamiento de cruza, los valores de fruit y seed set fueron  $21.2 \pm 5\%$  y  $5.6 \pm 1.2\%$  respectivamente (Fig.1). El ISI tuvo un valor de 0.014, valor muy cercano a 0, lo que se considera especie auto-incompatible. El otro índice de auto-compatibilidad resultó clase 0, donde el porcentaje de



producción de frutos en el tratamiento de auto – polinización manipulada fue del 1.4 % lo que corresponde a un sistema de entrecruzamiento auto - incompatible.

*Observaciones de visitas* - Las especies que visitan las flores son: aves *Cyananthus sordidus*, insectos *Apis mellifera*, *Vespe* sp, *Bombus fervidus*, *Xilocopa violacea*, y la mariposa *Urbunanus esmerablus* (Tabla 1). En los muestreos de redes las especies capturadas se muestran en la tabla 1, *Melanerpes hypopolius*, *Dendroica virens* presentaron únicamente cinco granos de polen en las muestras, la especie con mayor frecuencia de capturas fue *Cyananthus sordidus* y la muestra de polen fue abundante. Se capturaron murciélagos sin carga de polen.

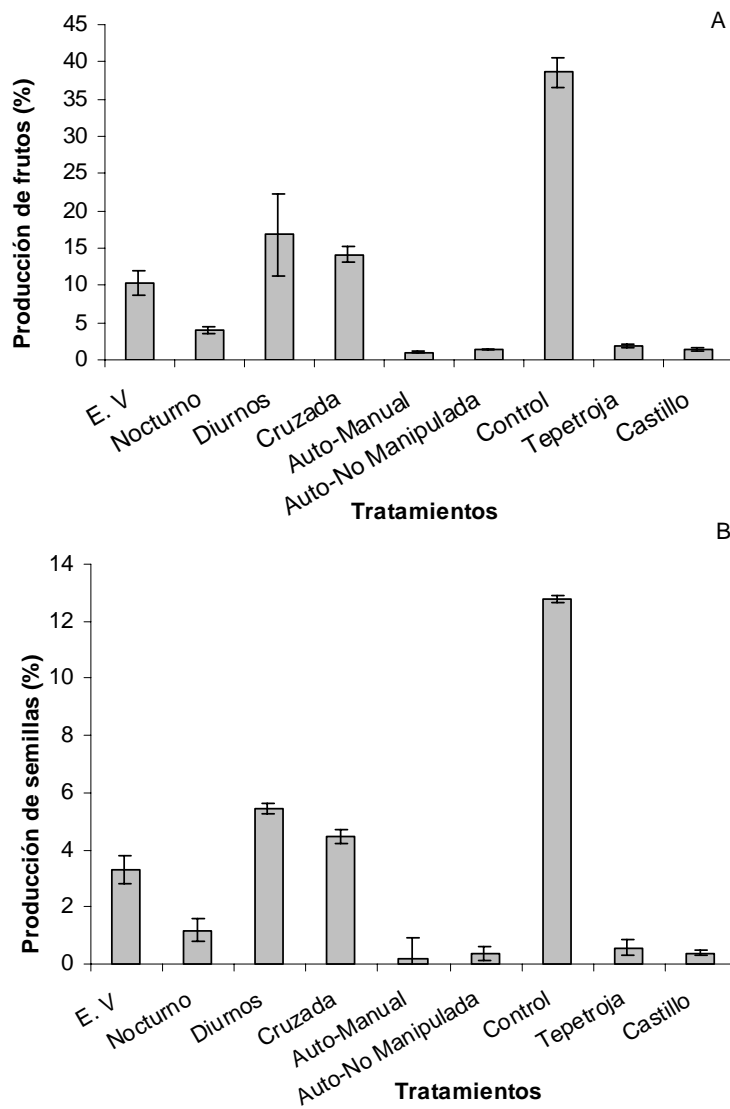


Fig. 1 A) Producción de frutos (fruit set) de todos los tratamientos de polinización, Las barras correspondientes a Tepetroja y Castillo indican los resultados de las cruza entre las poblaciones. B) Producción de semillas (seed set) de los mismos tratamientos. E.V = Exclusión de vertebrados.

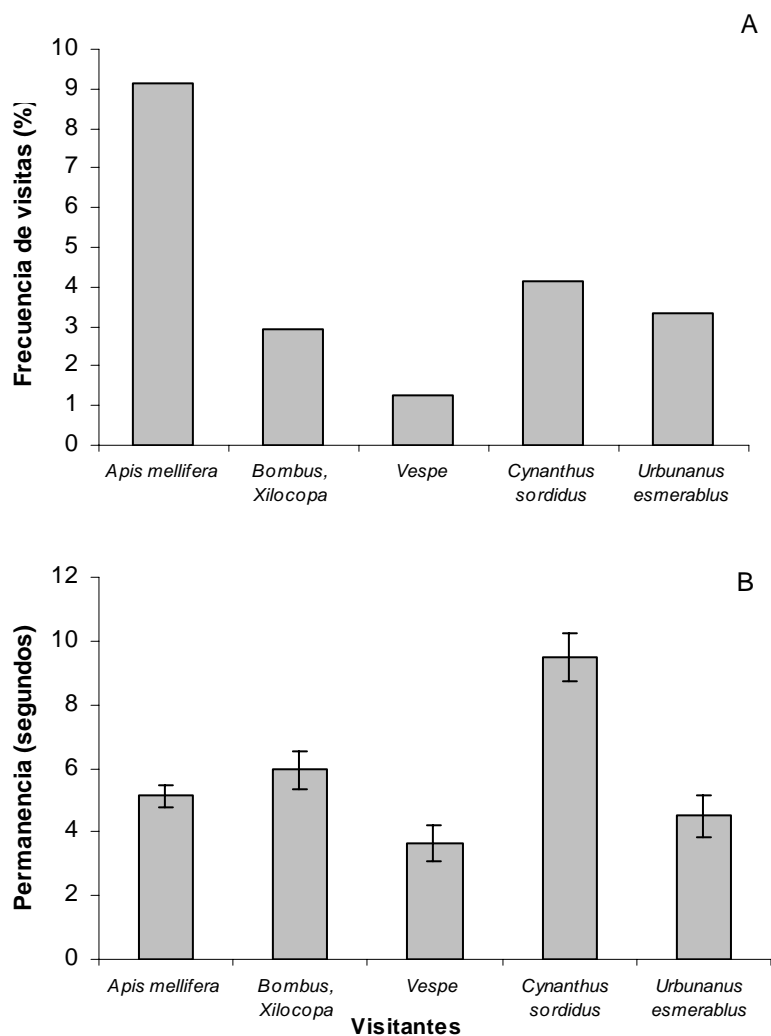


Fig. 2. A) Frecuencia de visitas de las especies observadas en las inflorescencias de *F. purpusii*. B) Tiempo promedio  $\pm$  e.e. de permanencia en una inflorescencia de los visitantes.

En un total de 400 minutos, se observó que las abejas del género *Apis* visitan las flores un 9.16 % y su forrajeo fue muy local, a nivel de la planta. El tiempo promedio de permanencia en una inflorescencia fue de  $5.14 \pm 0.3$  segundos, para los abejorros (*Bombus* y *Xilocopa*) la tasa de visita fue 3% con un tiempo de permanencia de  $6 \pm 0.6$  s, en tanto

que para los colibríes (*C. sordidus*) la frecuencia de visitas fue 4.16 % con un tiempo de permanencia de  $9.5 \pm 0.7$  segundos, su hábito de forrajeo era a nivel de varias plantas. Entrando la noche se observó la visita de las mariposas nocturnas *Urbunanus esmerablus* teniendo un 3.33 % de frecuencias  $4.5 \pm 0.6$ seg de permanencia en las flores (Fig. 2). Según el índice de eficiencia las aves, en este caso *Cynanthus* resultó el más eficiente 1.35 (Tabla 2).

Tabla 1 Especies capturadas con las redes de niebla. Periodo de muestreo 168 horas y 600 m<sup>2</sup> El (\*) indica carga polínica de *F. purpusii*

Grupo	Especie	Hábito
Insecto	<i>Bombus fervidus</i>	Diurno
Insecto	<i>Xilocopa violacea</i> *	Diurno
Insecto	<i>Vespe</i> *	Diurno
Insecto	<i>Apis mellifera</i> *	Diurno
Insecto	<i>Urbunanus esmerablus</i> *	Diurno
Ave	<i>Cynanthus sordidus</i> *	Diurno
Ave	<i>Icterus wagleri</i>	Diurno
Ave	<i>Empidonax affinis</i>	Diurno
Ave	<i>Carduelis psaltria</i>	Diurno
Ave	<i>Calothorax lucifer</i> *	Diurno
Ave	<i>Amazilia violiceps</i>	Diurno
Ave	<i>Myiarchus cinerascens</i>	Diurno
Ave	<i>Toxostoma curvirostre</i>	Diurno
Ave	<i>Camptostoma imberbe</i>	Diurno
Ave	<i>Dendroica virens</i>	Diurno
Murciélago	<i>Leptonycteris nivalis</i>	Nocturno
Murciélago	<i>Choeronycteris mexicana</i>	Nocturno
Murciélago	<i>Leptonycteris curasoae</i>	Nocturno
Murciélago	<i>Centurio senex</i>	Nocturno

Tabla 2 Eficiencia de los diferentes gremios de polinizadores de *F. purpusii*. Seed set = proporción de polen por óvulo por fruto. Eficiencia = seed set\*frecuencia

Gremio	Seed set	Frecuencia de Visitas (visitas/horas)	Eficiencia
Insectos	0.033	8.5	0.255
Aves	0.054	2.5	1.35
Murciélagos	0.012	0	0

**Experimentos de exclusión de polinizadores-** Hubo producción de frutos en todos los tratamientos, principalmente para el control ( $40.5 \pm 6.3$  %), le siguió el tratamiento diurno ( $19.0 \pm 4.4$  %) (Fig. 1A). Los porcentajes de producción de semillas fueron  $12.7 \pm 1.2$  % para el control y  $5.4 \pm 1.3$  % para los tratamientos diurnos (Fig. 1B). La máxima producción de semillas fue del  $12.7 \pm 2.0$  % (control) y el de menor producción fue de  $1.2 \pm 0.3$  % (nocturno). Para el tratamiento de exclusión de vertebrados hubo una producción de  $3.33 \pm 1.7$  %. La prueba de Tukey-Kramer indica que únicamente hay diferencias significativas entre los tratamientos nocturno y control ( $q= 2.69$ ,  $df=3$ ,  $p = 0.05$ ).

**Densidad reproductiva-** La intensidad de la floración fue de 248.8 inflorescencias  $\text{km}^2$  Las flores de esta especie duran abiertas varios días, además la duración también varía entre cada flor. La presencia de polen en las anteras es de 2 a 3 días, y el estigma sigue turgente. La curva de producción de néctar fue imposible de hacer ya que la producción de néctar es bajo y difícil de obtener con una jeringa hipodérmica. El promedio de óvulos en cada flor fue de  $9.16 \pm 0.42$ . Los individuos reproductivos producen un promedio máximo de  $250 \pm 27$  inflorescencias y el promedio de producción de semillas por flor es de  $3 \pm 1$ .

*Polinización cruzada entre y dentro poblaciones* - Los experimentos de cruza entre poblaciones muestran “seed set” con rangos de  $0.4 \pm 0.2$  % a  $0.6 \pm 0.2$ %, indicando una producción de semillas casi nula (Fig. 1). Sólo se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos de Castillo – control, Castillo - cruza y Tepetroja - control ( $q = 2.72$ ,  $df = 3$ ,  $p = 0.05$ ). El tratamiento de cruza que son flores entre la misma población tuvo 21.2 % de producción de frutos. La producción de semillas entre los tratamientos de Castillo y Tepetroja fue aún más bajo menos del 2%.

*Prueba de viabilidad de semillas*— Las semillas de los tratamientos presentaron el  $85.98 \pm 6.50$  % de germinación (Fig. 3). La viabilidad de las semillas de los experimentos de sistema de cruzamiento, de polinización y de entrecruza no difieren significativamente ( $F = 2.135$ ,  $df = 8$ ,  $p = 0.152$ ). Sin embargo, el vigor de las plántulas es muy bajo, del total de semillas (550), sólo sobrevivieron dos plántulas de los tratamientos de cruza.

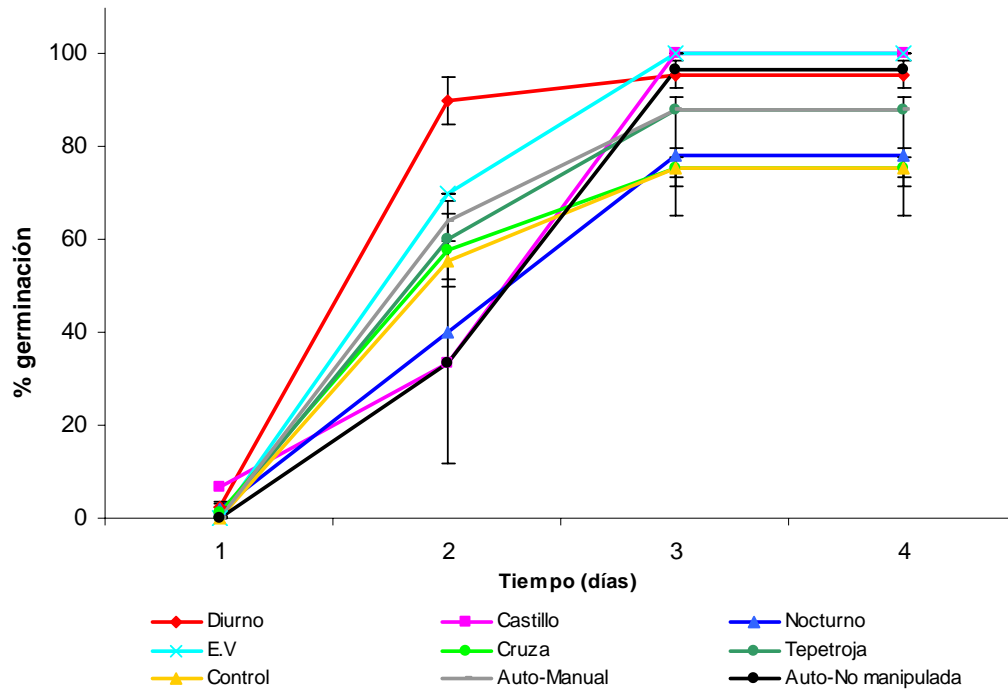


Fig. 3. Curva de germinación de las semillas producidas en los todos los tratamientos para evaluar la viabilidad y relacionarlo con la depresión endogámica. No se encontraron diferencias entre los tratamientos ( $F = 2.49$ ,  $df = 8$ ,  $p = 0.109$ ). E.V. = Exclusión de vertebrados.

## DISCUSIÓN

*Fouquieria purpusii* es una especie rara con un rango de distribución restringido y con poblaciones aisladas y de baja densidad ( $0.024 \pm 0.009$  individuos/m<sup>2</sup>) las cuales experimentan baja producción de semillas (12 %). Es polinizada por colibríes especies con hábitos de forrajeo especialista, también abejas, y mariposas crisálidas, especies generalistas. Se encontró que *F. purpusii* presenta un sistema de apareamiento autoincompatible según los índices de Dafni (1992) y Kenrick (1986). Las especies totalmente autoincompatibles y autocompatibles, son extremos de un continuo y hay pocas especies con estos extremos (Lande & Schemske, 1985; Borba et al., 2001). Estudios muestran que el grado de autocompatibilidad se presenta dependiendo del grado de densidad y de aislamiento de las poblaciones (Maurawski & Hanrik, 1992; Gribel et al, 1999; Fuchs et al., 2003). En poblaciones de baja densidad, la presencia de polinizadores disminuye y un sistema autocompatible podría ser ventajoso asegurando la producción de semillas (Beker, 1955; Schoen et al., 1996; Stephenso et al., 2000). Las poblaciones pequeñas de *F. purpusii* podrían estar experimentando esta transición para asegurar la producción de semillas, ya que a pesar de que el índice indicó que el sistema es autoincompatible, sí lograron producirse semillas en los tratamientos de autopolinización, con un 75 % de viabilidad. Se ha reportado en otra especie de la misma familia, *Fouquieria macdougalii* la autoincompatibilidad de las flores (Maldonado, 2003).

Los registros de las visitas indica que las abejas y abejorros (*Apis mellifera*, *Bombus fervidus* y *Xilocopa violacea*), y los colibríes *Cynanthus sordidus* son los principales polinizadores. Las abejas tuvieron una mayor frecuencia de visitas, sin embargo, su forrajeo fue siempre a nivel de la misma planta promoviendo la geitonogamia (Borba et al., 2001) y



este comportamiento es más frecuente cuando las especies visitadas presentan inflorescencias (Richards, 1986), como sucede en este caso. Por otro lado, el forrajeo de los colibríes fue entre flores de varias plantas, estos polinizadores pueden tener desplazamientos para alimentarse de distancias mayores de 2.5 km (Arizmendi, 2001) y en ocasiones hasta 12.5 km (Gojmerac, 1980), mostrando la alta efectividad para dispersar el polen. Las mariposas crisálidas (*Urbunanus esmerablus*) contribuyen poco en la producción de semillas. Se observó su forrajeo, el cual fue muy local en un periodo de dos horas poco antes del atardecer y después se alejaban.

La calidad de las visitas de los polinizadores pueden tener eventos dinámicos complejos (Kunin & Gaston, 1997). Estos están determinados por varios factores, incluyendo las especies mixtas de polinizadores, morfología, comportamiento cuando visitan una flor, es decir la probabilidad de contacto de anteras o superficie del estigma, y su patrón de movimiento entre flores. Este factor es particularmente sensitivo a la densidad y arreglo espacial de la población floral, además juega un papel crucial en determinar el éxito reproductivo de las plantas raras. Los polinizadores de *F. purpusii* exhiben un comportamiento de forrajeo dependiente de la densidad prefiriendo grandes floraciones que flores aisladas (efecto Allee) (Ann & William, 1997). La densidad poblacional de *F. purpusii* es de  $0.024 \pm 0.009$  individuo/m<sup>2</sup> y la densidad floral fue de 248.8 inflorescencias por km<sup>2</sup>. El efecto de la baja densidad se ve reflejado en la producción de semillas de los tratamientos, el mayor seed set fue para el tratamiento control (12.7 %) seguido de los tratamientos diurnos (5.8 %) en otras especies del género *Fouquieria* el seed set tiene valores de 40 a 90 %, reportando densidades poblacionales más altas (1 individuo / m<sup>2</sup>) (Maldonado, 2003; Waser, 1979). En términos de eficiencia los colibríes son mejores

polinizadores porque contribuyen al flujo de polen entre poblaciones. Sin embargo, se desconoce si los colibríes promueven el flujo de polen entre las poblaciones de *F. purpusii*. Lo que se pudo observar en este estudio es que hay una baja producción de semillas cuando se cruzan flores de diferentes poblaciones lo que podría sugerir una depresión por exogamia. También se presenta una baja producción de semillas en los tratamientos de cruza dentro de la población indicando una posible depresión endogámica. Ambas situaciones se pueden presentar por la baja densidad floral y por el aislamiento geográfico donde no se promueve el flujo génico. Sin embargo, la viabilidad de las semillas de los tratamientos fue alta ( $85.96 \pm 6.50 \%$ ); la depresión endogámica en varias angiospermas se puede expresar en subsecuentes estadios de vida de la planta, fundamentalmente en el crecimiento y reproducción (Culley et al., 1999; Daehler, 1999). La sobrevivencia de plántulas fue una planta lo que indica que la adecuación ha sido afectada por la depresión endogámica a pesar de que la viabilidad de las semillas fue alta. Además en el hábitat no se encontraron plántulas de esta especie. La condición de rareza de *Fouquieria purpusii* está determinando la baja densidad y por lo tanto el bajo establecimiento lo que conlleva a una posible extinción de la especie.

## BIBLIOGRAFÍA

- Ann & William, (1997.) Pollinators, Flowering Plants, and Conservation Biology. *Bioscience* 47:297-307
- Arizmendi, M. del C. (2001). Multiple ecological interactions: nectar robbers and hummingbirds in a highland forest in Mexico *Can. J. Zool.* 79: 997–1006
- Baker, H.G. (1955). Self- compatibility and establishment after ‘long distance’ dispersal. *Evolution* 9:347-349.
- Beattie, A.J. (1971). A technique for the study of insect-borne pollen. *Pan Pacific Entomologist* 47:82.
- Borba, EL., J. Samir & Shepherd, GJ (2001). Self-incompatibility, inbreeding depression potential in five Brazilian Pleurothallis (Orchidaceae) species. *Annals of Botany* 88: 89-99
- Bosch, M. & Waser. N. M. (1999). Effects of local density on pollination and reproduction in *Delphinium nuttallianum* and *Aconitum columbianum* (Ranunculaceae). *American Journal of Botany* 86: 871-879
- CITES 2002. Conservation and Environment Guideline. *Royal Horticultural Society*.
- Charlesworth, DR. & Charlesworth, B. (1987). Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*18: 237-268.
- Culley, T. M., Weller, S.G., Sakai, A.K & Rankin. A.E (1999). Inbreeding depression and selfing rates in a self-compatible, hermaphroditic species, *Schiedea membranacea* (Caryophyllaceae). *American Journal of Botany* 86: 980-987.
- Dafni, A. (1992). *Pollination ecology*. A practical approach. Oxford University Press.

- Delaplane, K. & Mayer, D. (2000). *Crop pollination by bees*. CABI Publishing University Press. Cambridge.
- Forsyth, S.A. (2003). Density-dependent seed set in the Haleakala silversword: evidence for an Allee effect. *Oecologia* 136: 551-557.
- Frankel, O.H., & Soulé, M.E. (1987). *Conservation and evolution*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Fuchs, E.J., Lobo, J.A. & Quesada, M. (2003). Effects of forest fragmentation and flowering, phenology on the reproductive success and mating patterns the tropical dry forest tree *Pachira quinata*. *Conservation Biology* 17: 149-157.
- Gaston, K. (1994). *Rarity*. Population and community biology series 13. Chapman & Hall. England.
- Gilpin, M. & Solé, M. (1986). Minimum viable populations: processes of species extinction. In: (ed) Soulé, M. *Conservation Biology: the science of scarcity and diversity*. Sinauer Associates, Sunderland. pp 182-204.
- Gojmerac, W. 1980. *Bees, beekeeping, honey and pollination*. AVI. Publishing Company INC. USA
- Hardegree, S. & Emmerich, W. (1990). Effect of polyethylene glycol exclusion on the water potential of solution-saturated filter paper. *Plant Physiology* 92: 462-466.
- Gribel, R. Gibbs, P.E. & Queiroz. A.L (1999). Flowering phenology and pollination biology of *Ceiba pentandra* (Bombacaceae) in central Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* 15: 247-263.

- Kearns, C.A. & Inouye, D.W. (1997). Pollinators, flowering plants, and conservation biology. Much remains to be learned about pollinators and plants. *BioScience* 47: 297-307.
- Kenrick, J. (1986). Plant cell biology. In *Pollination* 86. (ed.) Williams, Knoy, Irvine. Research center, School of Botany University of Melbourne. Parkville
- Kunin, W.E. (1992). Density and reproductive success in wild populations of *Diploaxiu erucoides* (Brassicaceae). *Oecologia* 91: 129-133.
- Kunin, W.E. (1993). Sex and the single mustard: population density and pollinator behavior effects on seed-set. *Ecology* 74: 2145-2160.
- Kunin, W.E. & Y. Iwasa. (1996). Pollination foraging strategies in mixed floral arrays: density effects and floral constancy. *Theoretical Population Biology* 49: 232-263.
- Kunin, W. & Gaston, K. (1997). *The biology of rarity. Causes and consequences of rare – common differences*. Chapman & Hall. London.
- Lande, R. & Schemske, D. (1985). The evolution of self-fertilization and inbreeding depression in plants. I. Genetic models. *Evolution* 39: 24-40.
- Lande, R y Barrowclough, GF. (1987). Effective population size, genetic, variation, and their use in population management. In Soulé ME (ed.) *Viable population for conservation*. Cambridge: Cambridge University Press. pp 87-124.
- Lemont, BB., Klinkhamer, PG. & Witkowski ET. (1993). Population fragmentation may reduce fertility to zero en *Banksia goodii*- a demonstration of the Alle effect. *Oecologia* 94: 446-450.
- Menges, E.S. (1990). Seed germination percentage increases with population size in a fragmented prairie species. *Conservation Biology* 5: 158-164.

- Maldonado, B.G. (2003). Biología reproductiva de *Fouquieria macdougalii* en el Desierto Sonorense. Tesis de Licenciatura. CESUES. México, Sonora.
- Murawski, D.D. & Hamrick, J.L. (1991). The effect of density flowering individuals on the mating system of nine tropical tree species. *Heredity* 67: 167-174
- Nabhan, G., Donovan, J. Buchmann, S. & Búrquz, A. (1999). Riqueza y estabilidad de los polinizadores de los cirios (*Fouquieria columnaris*) del desierto Sonorense: un análisis comparativo. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. pp 39-50
- NORMA Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2001, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo.
- Rabinowitz, D. (1981). Seven forms of rarity. In: (ed) Synge, H. *The biological aspects of rare plant conservation*. John Willey & Sons. Ltd.
- Rabinowitz, D., Cairns, S. & Dillon, T. (1986). Seven forms of rarity and their frequency in the flora of the British Isles. In: (ed) Soulé, M. *Conservation Biology: the science of scarcity and diversity*. Sinauer Associates, Sunderland. pp 182-204.
- Richards, A.J. (1986). *Plant breeding systems*, Allen and Unwin, London.
- Rzedowski, J. (1978). *Vegetación de México*. Limusa. México. 432 pp.
- SALL, J., & A. LEHMAN, SAS Institute. (1996). JMP start statistics. A guide to statistical and data analysis using JMP and JMP IN software. Duxbury Press, Belmont, California, USA.
- Shaffer, M.L. (1981). Minimum population sizes for species conservation. *Bioscience* 31: 131-134

- Shaffer, M.L. (1987). Minimum viable population: coping with uncertainty. In Soulé, M.L., (ed.) *Viable populations for conservation*. Cambridge. Cambridge University Press, pp 69-86
- Schoen, DJ., Morgan, MT & Baillon. T. (1996). How does self-pollination evolve? Inferences from floral ecology and molecular genetic variation. *Philosophical Transactions of the Royal Society. London* 35: 1281-1290
- Schulke, B. & Waser, N. M. (2001). Long-distance pollinator flights and pollen dispersal between populations of *Delphinium nuttallianum*. *Oecologia* 127: 239-245
- Schultheis, L. & Baldwin, B. (1999). Molecular phylogenetic of *Fouquieriaceae*: Evidence from nuclear rDNA ITS studies. *American Journal of Botany* 86: 578-589
- Sheridan, P. & Karowe, D.( 2000). Inbreeding, outbreeding, and heterosis in the yellow pitcher plant, *Sarracenia flava* (Sarraceniaceae), in Virginia. *American Journal of Botany* 87: 1628-1633
- Shields, W.M. (1983). *Phylopatry, inbreeding, and evolution of sex*. State University of New York. USA.
- Sobrevila, C. (1988). Effects of distance between pollination and pollen recipient of fitness components in *Espeletia schultzii*. *American Journal of Botany* 75:701-724
- Souto, C., Aizen, A., & Premoli, A. (2002). Effects of crossing distance and genetic relatedness on pollen performance in *Alstroemeria aurea* (Alstroemeriaceae). *American Journal of Botany* 89: 427-432

- Stephenson, A.G., & Bertin, R.I. (1983). *Male competition, fame, choice, and sexual selection in plants*. Ney York: Academia Press. pp 109-149
- Stephenson, AG., Good. SV. & Vogler, DW. (2000). Interrelationships among inbreeding depression, plasticity in the self-incompatibility system, and the breeding system of Campanula rapunculoides L. (Campanulaceae). *Annals of Botany*. 85: 211-219
- Torres, A. (2003). *Biología de la polinización de Stenocereus dumortieri (Cactaceae: Pachycereae) en el Valle de Tehuacán y el límite sur del desierto Chihuahuense*. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas. Instituto de Ecología, UNAM. 96 pp.
- Valiente-Banuet, A., Arizmendi, M. del C., Rojas-Martínez, A. & Domínguez, C.L. (1996). Ecological relationships between columnar cacti and néctar-feeding bats in México. *Journal of Tropical Ecology* 12: 1-17
- Valiente-Banuet, A., Rojas-Martínez, A., Arizmendi, M. del C., & Dávila, P. (1997a.) Pollination biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalaensis* and *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacán Valley, central Mexico. *American Journal of Botany* 84: 452-455
- Valiente-Banuet, A.,. Rojas-Martínez, A., Casa, A., Arizmendi, M. del C., & Dávila, P. (1997b). Pollination biology of two winter-blooming giant columnar in the Tehuacán Valley, central Mexico. *Journal Arid Enviromental* 37: 331-341
- Valiente-Banuet, A, Casas., A. Alcantara, A., Dávila, P., Flores-Hernández, N., Arizmendi, M. del C., Villaseñor. J.L. & Ortega Ramírez. J (.2000). *La vegetación del Valle de Teahuacán-Cuicatlán*. Boletín de la Sociedad Botánica de México 67: 24-74



- Valiente-Banuet L. (1991). *Patrones de precipitación en el valle semiárido de Tehuacan, Puebla. México*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. 61 pp.
- Waser, N. M. (1979). Pollinator availability as a determinant of flowering time in ocotillo (*Fouquieria splendens*). *Oecologia* 39: 107-121
- Waser, N.M. & Price, M.V. (1983). Optimal and actual outcrossing in plants, and the nature of plants-pollination interaction. In *Handbook of experimental pollination biology*. (ed) Jones, C.E., Little, R.J. & Van Nosdtrand Reinhold, NY. USA pp 341-359
- Waser, N.M. & Price, M.V. (1989). Optimal autcrossing in *Ipomopsis aggregata*: seed and offspring fitness. *Evolution* 43: 1097-1109
- Waser, N. & Price, M. (1991). Outcrossing distance effects in *Delphinium Nelsonii*: pollen loads, pollen tubes, and seed set. *Ecology* 72: 171-179
- Waser, N. & Price, M. (1994). Crossing-distance effects in *Delphinium nelsonii*: outbreeding and inbreeding depression in progeny fitness. *Evolution*. 48: 824-825.
- Waser, N.M., Price, M.V Shaw. RG. (2000). Outbreeding depression varies among cohorts of *Ipomopsis aggregata* planted in nature. *Evolution* 54: 485-491
- Widén, B. (1993). Demographic and effects genetic son reproduction as related to population size in a rare perennial herb. *Senecio integrifolius* (Asteraceae). *Biological Journal of Linnean Society* 50: 179-195
- Wissel, C & Stöcker, S. (1991). Extinction of populations by random influences. *Theoretical Population Biology* 39: 315-328

Zapata, T.R., & Arrollo. M.T.K. (1978). Plant reproductive ecology of a secondary deciduos tropical forest in Venezuela. *Biotropica* 10: 221-230

Zar, J. (1996). *Biostatistical Análisis*. Prentice may, Englewood Cliff. NLJ

## DISCUSIÓN GENERAL

*F. purpusii* presenta patrones de distribución y abundancia de una especie de extrema rareza: rango de distribución restringido, alta especificidad del hábitat y poblaciones de baja densidad (Rabinowitz, 1981). Los resultados de este trabajo muestran que *F. purpusii* se distribuye en parches de roca caliza en una porción no más de 35 km<sup>2</sup> del Valle de Tehuacán. Estos parches presentan grietas que generan un microambiente para facilitar el establecimiento de plántulas. Las posibles causas de esta rareza están asociadas principalmente con sus límites de tolerancia determinados por su nicho de regeneración (Ackerly, 2004; Wiens & Donohue, 2004; Valiente-Banuet et al., 2006) y por las condiciones en las cuales evolucionó. Así, la humedad juega un papel relevante en su regeneración, determinándose que las semillas requieren de 41 horas de imbibición para germinar a potenciales hídricos no menores de -0.6 MPa para desarrollar plántulas. Las grietas son los único sitios que pueden proporcionar tales condiciones para que se alcancen los umbrales germinativos de *F. purpusii*. En cambio, en el suelo continuo los potenciales pueden llegar a -1.13 MPa, condición a la cual las semillas no germinan, si el potencial hídrico aumenta germinan pero la sobrevivencia es nula.

La sobrevivencia de plántulas es la fase más crítica para el éxito de esta especie, requiere de potenciales mayores a -0.45 MPa por periodos largos, hasta alcanzar la capacidad de almacenamiento. Estos periodos puede variar de acuerdo a los patrones de lluvias. Estos datos permiten apoyar la hipótesis de que *F. purpusii* presenta condiciones de germinación de condiciones méxicas que contrastan con las actuales lo cual sugiere que su nicho de regeneración mantiene una memoria histórica asociable a su evolución bajo un ambiente húmedo durante el Terciario (Axelrod, 1979). Estos resultados son consistentes

con lo reportado con Valiente-Banuet et al., (2006) con especies de origen Terciario, que sólo se establecen por medio de facilitación de especies de origen Cuaternario, las cuales les proporcionan un microambiente adecuado.

Otras especies de la misma familia como *F. columnaris* y *F. fasciculata* de clados basales presentan una limitada distribución geográfica (Baja California e Hidalgo, respectivamente) y local (conglomerados de roca) (Humphrey & Marx, 1980; Henrickson, 1972), sugiriendo un nicho ancestral determinado por condiciones de mayor humedad en la familia (Wiens & Donoghe, 2004; Valiente-Banuet, et al., 2006). Todas estas especies se regeneran a la sombra de arbustos (Humphrey, 1935; Humphrey y Marx, 1980; Henrickson, 1972), por lo que existe una concordancia entre la antigüedad del linaje y su patrón de regeneración. Con lo anterior se muestra que la conservación del nicho de regeneración repercute a nivel ecológico (Arckerly, 2003; Herrera, 1992, Valiente-Banuet et al., 2006).

*F. purpusii* es una especie auto-incompatible polinizada principalmente por abejas (*Apis mellifera*) y colibríes (*Cynanthus sordidus*) siendo estos últimos los más efectivos por sus hábitos de forrajeo. A pesar de la eficiencia de los colibríes, éstos parecen no ser atraídos por las bajas densidades poblacionales de *F. purpusii*, experimentando efecto Alle, el que se establece debido a la baja densidad poblacional de *F. purpusii* (0.06 ind / m<sup>2</sup>) y la densidad floral (248.8 inflorescencias por km<sup>2</sup>). El efecto de la baja densidad se ve reflejado en la producción de semillas de los tratamientos, el mayor seed set fue para el tratamiento control (12.7 %) seguido de los tratamientos diurnos (5.8 %). En otras especies del género *Fouquieria* el seed set tiene rangos de 40 – 90 %, reportando densidades poblacionales más altas (1 individuo / m<sup>2</sup>) (Maldonado,2003; Waser, 1979). Se presentó una baja producción de semillas en los tratamientos de cruza entre flores de diferentes

poblaciones, sugiriendo una depresión por exogamia. También, se presenta una baja producción de semillas en los tratamientos de cruza dentro de la población indicando una posible depresión endogámica. Ambas situaciones se pueden presentar por la baja densidad floral y por el aislamiento geográfico donde no se promueve el flujo génico. Sin embargo, la viabilidad de las semillas de los tratamientos fue alta ( $85.96 \pm 6.50 \%$ ). Estudios sobre la depresión endogámica en varias angiospermas indican que las consecuencias se pueden ver reflejadas en estadíos de vida subsecuentes, fundamentalmente en el crecimiento de plántulas y en la polinización (Culley et al., 1999; Daehler, 1999). La sobrevivencia de plántulas fue nula lo que indica que la adecuación ha sido afectada por la depresión endogámica a pesar de que la viabilidad de las semillas fue alta. Para comprobar estos resultados será necesario hacer en un futuro estudios genéticos de las poblaciones.

La dispersión es otro proceso determinante en la distribución de las especies, considerando este proceso como la diseminación de semillas a sitios potenciales para el reclutamiento (Schupp et al., 2002; Godinez-Álvarez & Valiente-Banuet, 2000). Las semillas de *F. purpusii* son dispersadas por viento, y aunque éste es considerado un vector no limitante, la dispersión depende de varias condiciones (Sharpe y Field, 1982, Bullock & Clarke, 2000, Saura-Mas & Lloret, 2005). En este sentido *F. purpusii*, podría tener dispersión limitada porque su distribución espacial se reduce a grietas y la probabilidad que una semilla sea depositada en una grieta adecuada para su establecimiento es baja.

Todo indica que la distribución restringida de *Fouquieria purpusii* está determinada por su nicho de regeneración y por su condición de rareza, que repercute en el éxito reproductivo y dispersión, limitando el reclutamiento de nuevos individuos e incrementando la probabilidad de extinción de sus poblaciones.

En términos generales, el presente trabajo aporta evidencia de una condición crítica de la especie microendémica del Valle de Tehuacan-Cuicatlán, que la hace altamente vulnerable a la extinción. A partir de conocer sus rangos de tolerancia determinados por su nicho de regeneración, es necesario la búsqueda de sitios para su establecimiento. Además es necesario obtener información acerca de su diversidad genética para determinar la existencia de depresión endogámica y buscar estrategias que promuevan el flujo génico, sin olvidar la conservación de las áreas de distribución de esta especie.

## BIBLIOGRAFÍA

- Ackerly, D.D. (2003). Community assembly, niche conservatism, and adaptive evolution in changing environments. *International Journal of Plant Science* 164: S165-S184.
- Ackerly, D.D. (2004). Adaptation, niche conservatism, and convergence: comparative studies of leaf evolution in the California chaparral. *Am Nat* .163: 654-671
- Axelrod, D.I. (1979). Age and origin of Sonoran desert vegetation. *Occas. Pap. Cal. Acad. Sci.* 132
- Bullock, J.M. & Clarke, R.T. (2000). Long distance seed dispersal by wind: measuring and modelling the tail of the curve. *Oecologia*. 124: 506-521
- Culley, T.M., Weller, S.G., Sakai, A.K & Rankin A.E. (1999). Inbreeding depression and selfing rates in a self-compatible, hermaphroditic species, *Schiedea membranacea* (Caryophyllaceae). *American Journal of Botany*. 86: 980-987.
- Daehler C.C. (1999). Inbreeding depression in smooth cordgrass *Spartina alterniflora* (Poaceae) invading San Francisco Bay. *American Journal of Botany*. 86: 131-13
- Godínez-Alvarez, H. & Valiente-Banuet, A. (2000). Fruit-feeding behavior of *Leptonycteris curasoae* and *Choeronycteris mexicana* in flight cage experiments: consequences for dispersal of columnar cactus seeds. *Biotropica*. 32: 552-556.
- Henrickson, J. (1972). A taxonomic revision of Fouquieriaceae. *Aliso*. 7: 439-537
- Herrera, C.M. (1992) Historical effects and sorting processes as explanations for contemporary ecological patterns: character syndromes in mediterranean woody plants. *American Naturalist* 140: 421-446
- Humphrey, R.R. (1935). A study of *Idria columnaris* and *Fouquieria splendens*. *American Journal of Botany*. 22: 184-206.

- Humphrey R.R. & Marx, D.B. (1980). Distribution of the boojum tree (*Idria columnaris*) on the coast of Sonora, Mexico as influenced by climate. *Desert Plants* 2: 183–187
- Maldonado, B.G. (2003). Biología reproductiva de *Fouquieria macdougalii* en el Desierto Sonorense. Tesis de Licenciatura. CESUES. México, Sonora
- Rabinowitz, D. (1981). Seven forms of rarity. In: Synge, H. (ed) *The biological aspects of rare plant conservation*. John Willey & Sons. Ltd.
- Saura-Mas, S. & Llore, F. (2005). Wind effects on dispersal patterns of the invasive alien *Cortaderia selloana* in Mediterranean wetlands *Acta Oecologica*. 27: 129-133
- Sharpe, D.M. & Fields D.E. (1982). Integrating the effects of climate and seed fall velocities on seed dispersal by wind: A model and application. *Ecological Modelling* 17: 297-310
- Schupp, E.W., Milleron, T., & Russ, S.E. (2002). Dissemination limitation and the origin and maintenance of species-rich tropical forest. In: Levey, D.J., Silva, W.R. & Galetti, M. *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*. UK, pp19-34
- Valiente-Banuet, A., Vital Rumebe, A., Verdú, M. & Callaway. R.M. (2006). Modern Quaternary plant lineages promote diversity through facilitation of ancient Tertiary lineages. *PNAS*. 103: 16812–16817
- Waser, N. M. (1979). Pollinator availability as a determinant of flowering time in ocotillo (*Fouquieria splendens*). *Oecologia*. 39: 107-121
- Wiens, J.J. & Donahue, M.J. 2004. Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 639-644