



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

**POSGRADO EN CIENCIAS  
BIOLÓGICAS**

**INSTITUTO DE ECOLOGÍA**

**CONSECUENCIAS DEMOGRÁFICAS Y  
EVOLUTIVAS DEL SECUESTRO DE SEMILLAS  
EN TRES ESPECIES DEL GÉNERO *Mammillaria*  
(Cactaceae)**

**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE  
DOCTOR EN CIENCIAS**

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

**César Edgardo Rodríguez Ortega**

**Director de tesis: Dr. Miguel Guillermo Franco Baqueiro**

**MÉXICO, D. F.**

**FEBRERO, 2008**



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**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.

## **A G R A D E C I M I E N T O S**

Al Posgrado en Ciencias Biológicas  
de la Universidad Nacional Autónoma de México, UNAM;

al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, CONACYT,  
por la beca número 130051 otorgada;

a la Dirección General de Estudios de Posgrado, DGEP, de la UNAM,  
por la beca complementaria recibida a lo largo de mis estudios de posgrado.

a los miembros del Comité Tutorial:

Dr. Miguel G. Franco Baqueiro  
Dra. María Teresa Valverde Valdés  
Dr. Arturo Flores Martínez

## ***Mi más profundo agradecimiento***

**A** Miguel Franco, mi director de tesis, por darme cobijo en su laboratorio del Instituto de Ecología y conducirme por los intrincados pero interesantes caminos de la demografía y las historias de vida. Pero sobre todo, por su calidad humana y por todas aquellas lecciones de cómo observar, desmenuzar e intentar explicar los fenómenos del mundo biológico.

a Tere Valverde y Arturo Flores, por sus atinados comentarios y sugerencias al proyecto a lo largo de todos estos años y al manuscrito final, pero también por ser fuente continua de aliento para llegar a la meta. A Meli Mandujano, porque sin su empujón y ayuda finales esta tesis no habría llegado a su fin, pero aún más, por su genuino interés en mi futuro profesional. A Carlos Montaña y Alejandro Zavala, por su paciencia y valiosa ayuda en las etapas finales y por sus sugerencias que mejoraron sin duda el manuscrito final.

a mis ayudantes de campo: Gisela Aguilar, Patricia y Penélope Aguilera, Rocío Burgoa, Adriana García, Alejandra González, Miguel Gutiérrez, Nicolás Palleiro, Rubén Pérez, Eduardo Rendón, Ruth Román, Dolores Rosas, Judith Zamudio y Heliot Zarza, por su inquebrantable entusiasmo y sentido del humor en cada salida, por sobrellevar mi impaciencia, nerviosismo y mal humor, pero principalmente, por demostrarme en cada planta contada y medida, su cariño y solidaridad. Debo agradecer especialmente a Ángeles Islas, por su solícita ayuda en cada salida, por tantas risas y momentos y por todas sus sugerencias que hicieron más sencillo y llevadero el trabajo de campo. Y cómo olvidarlo, por todos nuestros viajes juntos al otro lado del charco. Doña Simona y Don Nicolás, de Concepción Buenavista, Oaxaca, también hicieron un deleite del campo: su casa fue el refugio cálido para reposar la fatiga, saciar el hambre y escuchar las más fascinantes historias. A todos ellos, mi gratitud eterna.

a mis amigos y colegas del entonces Laboratorio de Poblaciones del Instituto de Ecología: Gisela Aguilar, Israel Carrillo, Sandra Chediack, Derik Castillo, Adriana García, Alejandra García-Naranjo, Erick García, Alejandra González, Ángeles Islas, Andrés Keyman, Celia Oliver, Nicolás Palleiro, Rubén Pérez, Lucía Plasencia, Eduardo Rendón, Mariana Rojas, Ruth Román, Dolores Rosas y Martha Yáñez, por tantos y tan divertidos ratos en el laboratorio y fuera de él, que hicieron muy probablemente que hasta ahora me reciba. Pero no me arrepiento, vivimos momentos inolvidables. A Mariana Rojas, entonces en el laboratorio de Ecología Fisiológica, por su ayuda y consejo en los experimentos de germinación y por las pocas pero sustanciosas discusiones sobre todo lo que se refiere a las semillas de las cactáceas, además de su amistoso aliento para terminar de quitarme esta pesada lápida.

a mis colegas del extinto Laboratorio de Comunidades del Instituto de Ecología. A Santiago Arizaga, mi “ángel guardián”, por rescatarme de mis amargos infortunios en el Valle de Tehuacán y transmitirme entonces esa paz que tanto necesité y le admiro. Por su

constante y desinteresado estímulo. A Carlos Martorell y Eduardo Peters, por llevarme hasta la casa de una de mis especies y compartir sin reserva la información de las mamilarias de Tehuacán; por esas fructíferas discusiones sobre las mamilarias serótinas, los desiertos y los problemas para titularse. A Ernesto Vega, por todo su apoyo y aliento en estos largos años de camaradería, y por demostrarme que, a pesar de trabajar en el gobierno, cualquiera puede recibirse.

a Balbina Lara y Paul Ramsey, por esos tres meses de cálida hospitalidad en Plymouth, en el Reino Unido en el 2005, llenos de amistad, cariño y diversión: ¡cómo olvidarlos! Andrea Pearson, esposa de Miguel Franco, también hizo de mi primera estancia en Plymouth un verano idóneo para el trabajo en el primer artículo de la tesis. A Daniel y David Franco, por recibirme en su casa y hacerme sentir como de la familia.

a Juan Núñez, Lilia Espinosa y Yolanda Morales del Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM, por demostrarme que “hay vida después de la muerte”, por todo su interés y gentil ayuda para concluir con los trámites necesarios para la titulación. Carolina Espinosa y Patricia Martínez, del Instituto de Ecología, también me ayudaron en los trámites durante y al final de los estudios.

**A** mi familia, que me ha acompañado con cariñoso abrazo y estímulo en cada uno de mis pasos y tropiezos. Por hacerme el hombre de provecho que ahora soy y darme ese ambiente para crecer y aprender tantas cosas. A mi madre, Elsa María, por ser uno de mis más grandes ejemplos de valor y lucha en la vida. Por su amoroso cuidado. A Ba, por estar siempre ahí, vigilando el rumbo. A Julio, por hacerse presente a pesar de la lejanía; por tantos años de juegos, duras lecciones y aprendizajes juntos; por tu cariño hermano. A Marianita, mi pequeña luz, por traer a mi vida un amor que desconocía y que tanto me llena. A Luis, por su constante y cariñoso apoyo y por su probado interés en mí.

**A** mis entrañables amigos de todas las andanzas, esos hermanos y cómplices de sueños y aventuras que siempre están, y a los que unas cuantas líneas jamás podrían hacer justicia de lo que merecen y de los que los quiero. Porque el tipo que ahora escribe es así en gran parte gracias a ustedes. Por darme las bendiciones de su cariño.

a los de Iztacala: Miriam Aldasoro, la ardillita, por su amor y ocurrencias que tanto nos hacen reír y por compartirlo todo. A Rafael Ávila, mi mastozoólogo preferido, por todos los años juntos viviendo con esa telepatía que tanto me gusta y que tanto nos hace reír. A mi niña Rocío Burgoa, por todo su amor y cariño de 17 años, que ni la distancia ni el tiempo han

podido diluir. Por mpm. A Ale de Villa, por su sinceridad y diversión en cada encuentro. Por su confianza. A Nayeli González, por su capacidad de entrega que tanto le admiro y por estar siempre tan atenta de mí. Por quererme como me quiere. Por sus detalles que la harán siempre única. Por todo. A Tere González, la “chapis”, por su realismo y sinceridad constantes, y por ese cariño único que tanto me gusta. Por recordarme siempre que debo seguirle. A Paty Huerta, por ser tan especial, por todas esas aventuras de innumerables cafés y por su incondicional cariño. Por romper los tiempos y las distancias. A Judith Zamudio, por quererme como soy y por rescatarme siempre de los escombros con calurosos abrazos y besos. Por su constante lucha para intentar comprender mi difícil mundo.

a los del Instituto: Ángeles Islas, por ser mi ejemplo de lealtad y nobleza, por tantas lecciones de vida, por su sentido del humor y por estar siempre dispuesta a echarme la mano y a compartir tantos sueños e ilusiones. A Erick García, “el cachorrito”, por estos años de su cariño, golpes, cine, diversión y por sobre todo, por su confianza. Por escucharme siempre con tan particular atención. Por enseñarme tantas cosas. A Miguel Gutiérrez, por todos estos años de tantas lecciones, y porque a pesar de todo, siempre está conmigo, con un apoyo seguro y sincero. A Adrián Palma, por tan divertidas y sustanciosas discusiones sobre cualquier cosa y por compartir la pasión por la fotografía. A Martha Salazar, por su constante apoyo desde la lejanía, pero con ese ácido sentido del humor que tanto nos gusta compartir.

a mi amiga de la prepa 6, Estela Téllez, por esa amistad única que compartimos y por todos esos buenos y malos momentos que nos han hecho conocernos así. Por ayudarme a salir de lo profundo y a ver desde lo alto: *“porque si no tú, ¿quién?”*

a todos aquéllos que han hecho tan significativa mi experiencia en la Secretaría del Medio Ambiente. A Salvador Sánchez Colón, por girar favorable e insospechadamente el rumbo de mi vida al invitarme a trabajar al gobierno, así como por la confianza que tiene en mí y que ignora cuánto aprecio. A Arturo Flores, por toda la confianza que ha depositado en mí en estos últimos años, pero más aún, por enseñarme tanto y ser ese ejemplo de muchas cosas día tras día. A todos mis compañeros y amigos que de una u otra manera me apoyaron para seguirle o distrajeron para no terminar mi tesis (ja, ja, ja): Adriana Caballero, Arturo Cabrera, Ramón Cardoso, Georgina Castañeda, Oscar Courrech, Angélica Daza, Eric de Valle, Félix Díaz, Luzma González, Edmundo Huerta, Arturo Mondragón, Erica Morales, Vero Rodríguez, Enrique Sandoval, Rebeca Serafín, Jorge Vergara y Armando Yánez. De manera particular, a Mildred Castro, Miguel Chipole, Myrna González, Tere González, Gerardo Grobet, Miguel Gutiérrez, Iris Jiménez, Fabiola Rivera y Natalia Velasco por no dejarme de recordar mi deuda con el posgrado y por todo su apoyo en los últimos meses que fueron fundamentales para terminar el manuscrito final. A Ariadna Jaimés por su ayuda en la edición de algunas de las figuras del artículo. A Roy Chávez, por su paciente ayuda en el escaneo de muchos documentos, así como en la asesoría para la elaboración del fallido índice electrónico; por los buenos momentos. A Vero Solares, por su amistoso cariño y confianza y por hacer de esos pesados días de trabajo tan llevaderos y divertidos. Por toda su ayuda.

Muy especialmente, a Miguel Martínez Altamirano, por su sentido del humor que siempre arranca una buena carcajada, pero más aun por la paciencia que tuvo para entender mis explicaciones acerca de los modelos estocásticos y ayudarme a programar la rutina que me ahorró incontables horas de simulaciones frente a la computadora. Sin él, tal vez seguiría multiplicando matrices.

Y finalmente, a todos aquéllos que me brindaron generosamente su ayuda pero que mi desmemoria pudo omitir, pero que seguramente lo entenderán con benevolencia.

*Para Ariel,  
cuya luz, a pesar de haberse extinto, aún alumbra mi camino;  
y Mariana,  
que desde hace tan poco lo ilumina como el más brillante de los soles.*



# ÍNDICE

<b>RESUMEN</b>	<b>1</b>
<b>SUMMARY</b>	<b>2</b>
<b>INTRODUCCIÓN GENERAL</b>	<b>3</b>
<b>CAPÍTULO I</b>	
<b>La serotinia en la familia Cactaceae</b>	
Introducción	11
Materiales y métodos	14
Resultados y discusión	15
<b>CAPÍTULO II</b>	
<b>Serotinia y germinación en tres especies de <i>Mammillaria</i> (Cactaceae)</b>	
Introducción	19
Materiales y métodos	25
Resultados	32
Discusión	37
<b>CAPÍTULO III</b>	
<b>Consecuencias demográficas y evolutivas de la serotinia en tres especies de <i>Mammillaria</i> (Cactaceae)</b>	
Introducción	43
Materiales y métodos	48
Resultados	59
Discusión	71
<b>DISCUSIÓN GENERAL</b>	<b>78</b>
<b>REFERENCIAS</b>	<b>84</b>
<b>ANEXOS</b>	
ANEXO I.	93
Rodríguez-Ortega, C. y M. Franco. 2001. La retención de semillas en el género <i>Mammillaria</i> (Cactaceae). <i>Cactáceas y Suculentas Mexicanas</i> XLVI: 63-67.	

ANEXO II.	99
Rodríguez-Ortega, C., M. Franco y M. C. Mandujano. 2006. Serotiny and seed germination in three threatened species of <i>Mammillaria</i> (Cactaceae). <i>Basic and Applied Ecology</i> <b>7</b> : 533-544.	
ANEXO III.	112
Descripciones de las especies	
ANEXO IV.	115
Matrices de proyección anuales y promedio (periodo 1999-2002) empleadas para calcular los parámetros demográficos de tres especies de <i>Mammillaria</i> .	

## RESUMEN

Los cactus de algunas especies de *Mammillaria* (Cactaceae) pueden acumular en sus tallos, por tiempos mayores a un año, una proporción de las semillas producidas durante la temporada reproductiva (serotinia). Poco se sabe de las consecuencias ecológicas y de los factores ambientales que promueven la evolución de la serotinia en estas especies. El presente trabajo buscó: *i*) verificar la presencia de la serotinia en especies de la familia, *ii*) describir el fenómeno en tres especies serótinas del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, incluyendo la dinámica de crecimiento de los bancos de semillas, así como la viabilidad y capacidad de germinación de las semillas retenidas; y *iii*) evaluar sus consecuencias en la dinámica poblacional de estas especies y explorar si la variabilidad temporal del ambiente explica su evolución en este grupo de plantas. La serotinia se restringe, dentro de la familia Cactaceae, a diez especies del género *Mammillaria*, todas de las zonas áridas mexicanas en los Desiertos Sonorense, Chihuahuense y en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán. De las tres especies estudiadas (*M. solisoides*, *M. napina* y *M. hernandezii*), la más serótina fue *M. solisoides*, cuyos individuos acumularon en promedio el 24% de las semillas producidas a lo largo de su vida reproductiva. Las plantas de *M. napina* y *M. hernandezii* no difirieron en el grado de serotinia, que no rebasó el 5% de las semillas producidas. Se observó además una importante variación en el grado de retención de semillas entre las poblaciones de las tres especies. Con respecto a su germinación, en *M. solisoides* y *M. hernandezii* la capacidad germinativa decreció significativamente con la edad de las semillas, mientras que en *M. napina* se incrementó ligeramente. En las tres especies, cerca del 70% de las semillas retenidas permanecieron vivas después de ocho años en los tallos de las plantas. Las semillas de las tres especies fueron positivamente fotoblásticas. La serotinia estuvo positivamente correlacionada con la dureza del ambiente –medida como la temperatura y evaporación medias anuales- cuando las especies y las poblaciones se consideraron independientes. Sin embargo, las correlaciones no fueron significativas cuando se consideró el parentesco de las especies y poblaciones usando contrastes filogenéticamente independientes. Finalmente, los modelos de proyección matricial demostraron que la serotinia no tiene valor adaptativo en ambientes constantes. Considerando un modelo estocástico simple, la serotinia afectó negativamente la adecuación de las plantas ( $\lambda$ ) bajo cualquier condición de variabilidad ambiental en las tres especies estudiadas. Antes de descartar que las predicciones de la teoría de ambientes variables se cumplan para el caso de las mamilarias serótinas, es necesario estudiar otros tipos de variación temporal ambiental y sus consecuencias demográficas en estas especies.

## S U M M A R Y

Individuals of some species of *Mammillaria* (Cactaceae) store part of their seeds on plant over periods exceeding 1 year (serotiny). Little is known about the ecological consequences and environmental factors that promote the evolution of serotiny in these species. This study sought to: *i*) verify the presence of serotiny in species of the family, *ii*) describe this phenomenon in three *Mammillaria* species of Central Mexico, including the seed bank dynamics, as well as the viability and germination behaviour of retained seeds, and *iii*) explore the effect of serotiny on population dynamics of these species and test whether the temporal variability of the environment could explain its evolution in this group of plants. Serotiny is restricted in the Cactaceae to ten species of *Mammillaria* genus, all distributed in Mexican arid lands, specifically in the Sonoran, Chihuahuan and Tehuacan–Cuicatlan Valley deserts. The species with the highest degree of serotiny was *Mammillaria solisioides*, whose individuals kept on average 24% of their total seed crop throughout their observable lifetime. Individuals of *M. napina* and *M. hernandezii* did not differ in their degree of serotiny (about 5%). Important intrapopulation variation in the degree of serotiny was observed in all three species. In *M. solisioides* and *M. hernandezii*, seed germination declined significantly with seed age, whereas in *M. napina* germination increased slightly. In all three species, over 70% of retained seeds were still alive after eight years. All species showed strict light dependence for germination. Serotiny was positively correlated with mean annual temperature and evaporation when species and populations were assumed independent. However, these correlations were not significant at the 5% level when the degree of relatedness of species and populations was taken into account using phylogenetically independent contrasts. Finally, a matrix projection model showed that serotiny was not adaptive in constant environments. Using a simple stochastic model, serotiny negatively affected the plant fitness ( $\lambda$ ) under all tested conditions of environmental variability in all three species. Before ensure that the predictions of the changing environments theory are not met for serotinous mammillarias, we need more studies about temporal variation in their natural habitats and its demographic consequences on those species.

# INTRODUCCIÓN GENERAL

## *La variabilidad, una constante entre ambientes*

Todos los organismos viven en ambientes variables tanto en el tiempo como en el espacio. Dentro de cualquier ecosistema, las condiciones ambientales de un mes no son iguales a las del mes siguiente, como tampoco lo son un par de años consecutivos ni dos áreas con vegetación en apariencia similar. La existencia de diferencias en las condiciones edáficas, de vegetación y de estadio sucesional, así como de precipitación y temperatura, por citar tan sólo algunos factores, son percibidos por los organismos, a diferentes escalas y con distinta magnitud, como señales inequívocas de variabilidad ambiental. Los ciclos estacionales en el clima y las regularidades en algunos sistemas ecológicos tampoco restan variabilidad al ambiente, ya que observándose y analizándose en detalle, podrá comprobarse que las condiciones en cada punto del ciclo serán diferentes a las del mismo punto del ciclo siguiente o con las del inmediato anterior. Los organismos también pueden crear condiciones que produzcan asimetrías en la distribución de las condiciones y recursos en el espacio y el tiempo (Pickett et al. 2000, Wilson 2000, Begon et al. 2005).

La variabilidad ambiental ha tenido profundas repercusiones en los seres vivos, forzando adaptaciones en las especies, que van desde modificaciones en estructuras morfológicas y en sus procesos fisiológicos, hasta complejos patrones de conducta y de historia de vida. Como resultado de ello, quizá la consecuencia más importante de la variabilidad ambiental sea la enorme diversidad de organismos y de historias de vida que observamos en la naturaleza.

Los ambientes variables pueden definirse como aquéllos que presentan discontinuidades desde el punto de vista de las condiciones -como la temperatura o el pH, por ejemplo- o de los recursos que explotan los organismos en el espacio y/o en el tiempo (Wiens 2000). Desde otra perspectiva, un ambiente puede considerarse variable cuando el crecimiento y la reproducción de los individuos pueden ser buenos en algunos años o sitios particulares del hábitat y fallar completamente en otros. Ambas definiciones, no obstante, conllevan la idea de que los ambientes variables inducen, finalmente, variaciones en las tasas demográficas de las poblaciones (Pickett *et al.* 2000). Desde la perspectiva de plantas y animales, la variación en las tasas demográficas es consecuencia de la modificación de sus probabilidades de reproducción, supervivencia y crecimiento, por medio de los cambios, por ejemplo, en los riesgos de depredación, éxito en el forrajeo, estrés fisiológico, así como en la probabilidad y patrones de apareamiento e interacciones competitivas (Stewart *et al.* 2000, Wiens 2000).

Con base en las ideas anteriores, muchos hábitats pueden conceptualizarse, desde la perspectiva de la variabilidad espacial, como mosaicos de parches (cada uno con condiciones y niveles de recursos particulares) que se integran para formar paisajes de “cimas y valles” -definidas por los costos y beneficios que producen en términos de adecuación- en los que los individuos completan sus ciclos de vida. Mientras que para las especies que pueden colonizar todos los espacios, el paisaje podría parecer relativamente plano -y por tanto podrían ocupar el hábitat de manera homogénea-, para otras con especializaciones en condiciones o recursos, contendrá tan sólo unas cuantas cimas, repartidas a semejanza de la distribución de las condiciones o recursos que afectan su adecuación. Al incorporar la dimensión temporal de la variabilidad a este paisaje, la topografía se modifica acorde a la variabilidad en la distribución de las condiciones y/o los recursos entre los intervalos de tiempo considerados.

Con esta conceptualización del paisaje de adecuación, puede afirmarse que la selección natural “escogerá”, entre toda la gama de estrategias desarrolladas por los organismos, aquéllas que como resultado de la mejor utilización de los parches en el tiempo y/o el espacio, se muevan entre las cimas y produzcan por tanto los mayores valores de adecuación en el tiempo. Desde tiempo atrás se han reconocido diversas estrategias que les permiten a plantas y animales sobrevivir a la variabilidad espacial y temporal de sus ambientes. En la siguiente sección se revisarán algunas de ellas, con particular énfasis a las estrategias desarrolladas por las plantas ante la variabilidad espacio-temporal.

### *Sobrevivir a la variabilidad*

Las estrategias que permiten a los individuos de muchas especies de plantas persistir a la variabilidad de sus ambientes se fundamentan básicamente en el escape espacial o temporal de las condiciones desfavorables (Venable y Lawlor 1980). Para la primera condición tan sólo es necesario, a través de la dispersión de las semillas, el transporte hacia parches con mejores condiciones ambientales, en las cuales puedan germinar, crecer y reproducirse. Esta estrategia es claramente comprobable para el caso de muchas especies, las cuales dotan a sus semillas con estructuras que posibilitan el alejamiento de sus plantas madres.

A nivel ecológico, la dispersión hace posible que las plantas de muchas especies promedien su éxito demográfico espacialmente entre las cimas y los valles del paisaje de adecuación, escapando del riesgo de un bajo reclutamiento en un sitio del hábitat poco favorable, pero sacrificando la oportunidad de tener a todas las semillas en un sitio adecuado (Venable y Brown 1988). Su resultado es la distribución heterogénea de las semillas en el suelo, la cual influye notablemente en los patrones espaciales de depredación, establecimiento y mortalidad juvenil y adulta de las especies (Fuentes 2000, Nathan y Muller-Landau 2000). Junto al flujo de polen, la dispersión de las semillas en el espacio también tendrá efecto sobre las tasas de flujo genético y repercutirá sin duda en la estructura genética tanto dentro como entre las poblaciones de plantas (Nathan y Muller-Landau 2000).

La dispersión tiene profundas consecuencias en la estructura y distribución de las poblaciones de plantas. Por ejemplo, las semillas y plántulas del árbol tropical *Virola nobilis* (Myrsiticaceae), dispersada por tucanes, tienen una alta mortalidad por gorgojos cerca de las plantas madre, que las eliminan virtualmente a distancias de cinco metros. Sin embargo, las semillas que consiguen alejarse y germinar en sitios húmedos o en los claros del bosque, aunque sufren mortalidad por herbívoros, tienen mayores probabilidades de sobrevivir y extender su sistema radicular antes del inicio de la siguiente época de sequía (Howe 1993, citado en Howe y Westley, 1997). En este ambiente variable espacialmente, donde el reclutamiento es bajo cerca a las plantas madre y se consigue mayormente en claros o sitios húmedos distantes, las poblaciones del árbol persisten de manera dispersa, con bajas densidades poblacionales. En el caso de muchas especies de plantas anuales, también se ha demostrado -a través de estudios teóricos- que la dispersión puede ser fundamental para la permanencia de sus poblaciones en ambientes inestables o variables (Venable y Lawlor 1980, Ellner y Shmida 1981, Kuno 1981, Venable y Brown 1988).

La segunda estrategia, la de escape temporal, se basa en la germinación retardada o proporcional de las semillas, esto es, por medio de su latencia. La etapa de latencia, durante la que la semilla permanece inactiva y en la que su crecimiento y desarrollo se posponen y la respiración se reduce (Rees 1997), hace generalmente que una proporción de la cohorte de semillas germine a la llegada de las primeras condiciones benéficas y que las restantes permanezcan formando bancos en el suelo en espera de nuevas condiciones apropiadas para germinar.

#### *La latencia de las semillas: escape temporal a la variabilidad*

La latencia de las semillas guarda, sin embargo, distintos inconvenientes. En una población en crecimiento, la reproducción temprana se favorece debido a la naturaleza multiplicativa del crecimiento poblacional (Rees 1997). ¿Por qué entonces habría de favorecerse una estrategia que retrasa la reproducción cuando se esperaría que las plantas se reprodujeran inmediatamente al alcanzar las condiciones para hacerlo?

La latencia de las semillas ha sido considerada como un rasgo seleccionado en especies que habitan ambientes variables, aunque también otras hipótesis sugieren que habría evolucionado en respuesta a los posibles conflictos entre las plantas madres y su progenie (Lundberg *et al.* 1996) o a la competencia potencial entre los individuos de la misma cohorte de semillas (Nilsson *et al.* 1994, Hyatt y Evans 1998).

En el caso de la primera hipótesis, si se considera un ambiente en el cual el crecimiento y la reproducción de las plantas de una especie -por ejemplo, una anual- son favorables en algunos años y en otros fallan completamente, las plantas que produjesen semillas sin latencia podrían maximizar la tasa finita de crecimiento de la población ( $\lambda$ ) en los años favorables. Sin embargo, podrían extinguirse al presentarse el primer año de condiciones desfavorables. De esta manera, en ambientes en los que las condiciones favorables resultan impredecibles, las plantas que producen semillas con distintos grados de latencia exponen a la progenie a una variada gama de condiciones ambientales a lo largo de distintos años, entre los que quizá al menos alguno permitirá su establecimiento, crecimiento y reproducción exitosos.

Cohen (1966), en un artículo que sentaría las bases para la exploración de los efectos de la variabilidad ambiental en las historias de vida de los organismos, exploró por medio de un sencillo modelo la relación entre la fracción óptima de germinación y la impredecibilidad del ambiente en plantas con ciclos de vida típicos de las especies anuales. Entre sus



conclusiones más importantes, destaca que cuando la proporción de semillas latentes producidas no está fijo genéticamente, la fracción óptima de germinación deberá estar cercana a la probabilidad en la que se presentan los “años buenos” en el ambiente. Esto quiere decir que en ambientes altamente variables se esperaría que este tipo de plantas produjeran mayores proporciones de semillas latentes que en ambientes en donde, por el contrario, los años benéficos para el establecimiento y la reproducción fuesen más frecuentes.

Considerando ciclos de vida complejos y poblaciones estructuradas, los modelos de Tuljapurkar (1990) también apuntan a que el retraso en la reproducción -como en el caso de la latencia de las semillas- no resulta un rasgo adaptativo en ambientes constantes, mientras que en ambientes variables puede incrementar el valor de la adecuación de sus poseedores. Dos conclusiones interesantes de sus modelos señalan que: *i)* poblaciones de la misma especie en ambientes con distintos grados de variabilidad podrían mostrar variación en el grado de retraso de la reproducción, y *ii)* dos o más fenotipos con retraso en la reproducción pueden coexistir neutralmente en una población, en virtud de que pueden alcanzar valores similares de adecuación.

Finalmente, puede decirse que detrás de esta estrategia subyace la idea de que ambientes variables favorecen estrategias que disminuyen la varianza en la adecuación, con el subsecuente costo de un menor promedio aritmético y un aumento en el promedio geométrico, en una estrategia del tipo conocido como *bet hedging* o “dispersora del riesgo” (Venable 1985, Philippi y Seger 1989, Stearns 1992, Philippi 1993a, Adondakis y Venable 2004, Venable 2007). Como ejemplos típicos de esta estrategia están los de numerosas especies de plantas anuales de desiertos (Venable y Lawlor 1980, Philippi 1993b, Clauss y Venable 2000, Adondakis y Venable 2004, Venable 2007) y de hierbas de campos agrícolas (Rees y Long 1992).

#### *Una estrategia dispersora del riesgo: la serotinia*

En muchas comunidades vegetales de zonas templadas y de clima mediterráneo, la estabilidad temporal del ambiente puede verse interrumpida por disturbios importantes, entre ellos el fuego (Keeley y Keeley 1988, Peet 1988). Al igual que otros tipos de disturbio, el fuego remueve a los individuos presentes y reduce la competencia por espacio y recursos, transformando radicalmente las condiciones físicas del ambiente (Silvertown 1982, Begon *et al.* 2005). Para algunas especies de estos sistemas, los periodos que transcurren sin

conflagraciones pueden ser notoriamente desfavorables para el establecimiento exitoso de nuevos individuos, mientras que los periodos que suceden al fuego son benéficos para la germinación y el establecimiento (Muir y Lotan 1985, Lamont 1991, Gauthier *et al.* 1996). Claramente estos sistemas también son, para algunas especies, variables en el tiempo. La estrategia que han adoptado muchas especies en distintos ecosistemas del mundo para sobrevivir con la variabilidad temporal es la serotinia.

La serotinia puede definirse como la retención de las semillas en los frutos o conos en las copas de las plantas por tiempos mayores a un año (McMaster y Zedler 1981, Lamont *et al.* 1991, Enright *et al.* 1998a). Lamont y colaboradores (1991) estiman que cerca de mil 200 especies en 40 géneros de plantas leñosas retienen las semillas entre uno y hasta 30 años. Aunque dicho comportamiento se ha asociado principalmente a especies de sistemas sujetos a incendios periódicos (Enright *et al.* 1998a, b; Habrouk *et al.* 1999), también se ha observado en plantas de zonas áridas (Günster 1992, 1994), así como en ambientes fuertemente estacionales e incluso en especies que habitan zonas con suelos pobres en nutrimentos (Lamont 1991, Günster 1992, 1994).

El significado ecológico y evolutivo de la serotinia parece sencillo. En ambientes donde los eventos de fuego son comunes, la liberación de las semillas en un episodio maximiza el número de semillas viables para la siguiente generación al momento del nuevo fuego (Enright *et al.* 1998a). Tal maximización en el almacenamiento de las semillas se consigue al protegerlas de los granívoros, de otros agentes de mortalidad y de la temperatura del fuego. Pero, ¿cuál es la ventaja inmediata de liberar las semillas al mismo tiempo después del fuego? Al parecer, la ventaja radica -en las especies que habitan ambientes susceptibles a incendios- en que una vez removida la totalidad de la biomasa de la comunidad por el fuego, las probabilidades del reclutamiento se incrementan notablemente al reducirse la competencia con las plantas adultas (Enright *et al.* 1996, Enright *et al.* 1998a). Durante los periodos interfuego las probabilidades de germinación y establecimiento en algunas especies son mínimas, por lo que en caso de lograr germinar y establecerse, la planta seguramente no alcanzará tallas considerables y por tanto no formará bancos de semillas aéreas significativos para cuando los incendios regresen. Obviamente, estos individuos establecidos en los periodos interfuego estarán en franca desventaja al dejar menor descendencia que los de la generación establecida inmediatamente después del incendio.

### *La serotinia en el género Mammillaria*

En la mayoría de las especies de cactus, las semillas se liberan inmediatamente después de su maduración por la simple dehiscencia del fruto o gracias a la dispersión por hormigas, aves, murciélagos e incluso monos y pequeños reptiles (Cortes Figueira *et al.* 1994, Silvius 1995). De esta manera las plantas progenitoras le apuestan al alejamiento de las semillas y a su arribo a sitios benéficos para su germinación y establecimiento.

En el género *Mammillaria*, sin embargo, encontramos dos estrategias claramente reconocibles en cuanto a la producción de los frutos. La primera de ellas se presenta en la mayoría de las especies y se caracteriza por la exhibición de los frutos maduros en el exterior de las plantas. Los frutos producidos adquieren coloraciones rojizas particularmente intensas que atraen a sus dispersores y “apuestan” así al alejamiento de sus plantas madre. En contraste, la segunda estrategia, compartida por un reducido número de especies, produce al igual que en los casos de *Banksia* o *Pinus*, verdaderos bancos de semillas en el interior de las plantas (Rodríguez-Ortega y Franco 2001, Rodríguez-Ortega *et al.* 2006). En estas especies de *Mammillaria*, las flores polinizadas dan lugar a frutos que maduran al interior de los tallos, propiamente entre los tubérculos (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada 1991, Anderson 2001). Contrariamente a los frutos de la primera estrategia, sus coloraciones pocas veces son intensas, pues predominan en ellos los colores blanquecinos y verdosos (Hunt 1987, Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada 1991, Anderson 2001). La maduración de los frutos en el interior de las plantas impide que la totalidad de las semillas escapen al medio y puedan germinar y establecerse. En este sentido, las semillas que permanecen en los tallos sufren de un impedimento para la germinación o “retraso reproductivo” que les restringe la germinación hasta que la herbivoría de una parte de la planta o su muerte les permitan dispersarse.

Este “secuestro de las semillas” tiene aspectos interesantes desde diferentes enfoques, desde el puramente ecológico, hasta aquel que involucra los factores que pudieron promover su evolución. El presente trabajo busca dar respuesta a diversas interrogantes desde ambos enfoques. En el primer capítulo se explora la distribución de este fenómeno dentro de la familia de las cactáceas y, en particular, dentro del género *Mammillaria*. Parte de la información incluida en él fue publicada en la revista *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* en 2001 bajo el título “La retención de semillas en el género *Mammillaria* (Cactaceae)”, incluido en el *Anexo I*. En el segundo capítulo se hace una descripción detallada del fenómeno de retención de las semillas en tres especies del género, con particular énfasis en la magnitud de la retención de las semillas en el tiempo y en la dinámica de los frutos. En este capítulo también se abordan aspectos fundamentales de la germinación de las semillas en estas

especies, incluyendo el cambio en los valores de germinación y de la viabilidad con el envejecimiento de las semillas, así como su respuesta a la luz. De igual modo, este capítulo se publicó en 2006 en la revista *Basic and Applied Ecology* con el título “Serotiny and seed germination in three threatened species of *Mammillaria* (Cactaceae)”, y se ha incluido en el *Anexo II*. Finalmente, el tercer capítulo se concentra en los efectos demográficos de la retención de las semillas y, fundamentalmente, en explorar si la variabilidad ambiental pudo promover la evolución de esta estrategia en las tres especies de *Mammillaria* estudiadas.

# CAPÍTULO I

## La serotinia en la familia Cactaceae

### Introducción

La serotinia representa, para los individuos de muchas especies de plantas, la estrategia óptima para sobrevivir a la variabilidad ambiental (Enright *et al.* 1996, Enright *et al.* 1998a, b). Aun cuando su presencia se asocia comúnmente a ecosistemas sujetos a incendios periódicos (Enright *et al.* 1998a, b; Habrouk *et al.* 1999), también hay especies serótinas en las comunidades de zonas áridas (Ellner y Shmida 1981, Günster 1992, 1994), en hábitats fuertemente estacionales o con suelos pobres en nutrientes (Lamont 1991, Lamont *et al.* 1991). Los ecosistemas en los que se encuentran van desde los matorrales esclerófilos de Australia y Sudáfrica (Cowling y Lamont 1985, Enright y Lamont 1989), los bosques de coníferas de Norteamérica y Europa (Perry y Lotan 1979, McMaster y Zedler 1981, Gauthier *et al.* 1996), hasta los matorrales secos de los desiertos de Namibia, Israel e India (Evenari *et al.* 1982, Günster 1992, 1994; Narita 1998).

Se ha estimado que cerca de 1,200 especies en 40 géneros de plantas leñosas retienen las semillas entre uno y 30 años (Lamont *et al.* 1991). Esta diversidad incluye especies de gimnospermas (familias Pinaceae, Cupressaceae y Taxodiaceae, entre otras) y angiospermas (familias Proteaceae, Myrtaceae, Ericaceae, Casuarinaceae, Bruniaceae, Scrophulariaceae, Acanthaceae, Asteraceae y Pedaliaceae, entre otras; McMaster y Zedler 1981, Lamont *et al.* 1991, Günster 1992, Gauthier *et al.* 1996), siendo este último grupo el que mayor número de especies serótinas contiene. La incidencia de la serotinia en las principales familias con especies serótinas se lista en la Tabla 1.1.

**Tabla 1.1.** Incidencia de la serotinia en las principales familias y géneros de gimnospermas y angiospermas reportados.

Taxón	Especies		Grado de serotinia del taxón (%)
	Serótinas <sup>1</sup>	Conocidas <sup>2</sup>	
<b>Gimnospermae</b>			
Cupressaceae			
<i>Actinostrobus</i>	3	3	100
<i>Callitris</i>	10	19	52.6
<i>Cupressus</i>	23	24	95.8
<i>Tetraclinis</i>	1	1	100
<i>Widdringtonia</i>	1	1	100
Pinaceae			
<i>Picea</i>	1	33	3.0
<i>Pinus</i>	22	100 - 112	19.6 - 22
Taxodiaceae			
<i>Sequoiadendron</i>	1	1	100
<b>Angiospermae</b>			
Bruniaceae			
<i>Berzelia</i>	12	12	100
Ericaceae			
<i>Erica</i>	1	700	0.1
Myrtaceae			
<i>Beaufortia</i>	2	20	10
<i>Callistemon</i>	5	34	14.7
<i>Calothamnus</i>	5	>40	~12.5
<i>Eremaea</i>	6	7	85.7
<i>Eucalyptus</i>	97	~600	~16.2
<i>Kunzea</i>	3	36	8.3
<i>Leptospermum</i>	5	86	5.8
<i>Melaleuca</i>	15	~230	~6.5
Proteaceae			
<i>Aulax</i>	3	3	100
<i>Banksia</i>	70	76	92.1
<i>Dryandra</i>	30	93	32.3
<i>Hakea</i>	65	149	43.6
<i>Isopogon</i>	1	35	2.9
<i>Lambertia</i>	2	10	20
<i>Leucadendron</i>	41	~80	~51.3
<i>Petrophile</i>	6	53	11.3
<i>Protea</i>	42	115	36.5
<i>Strangea</i>	1	3	33.3
<i>Xylomelum</i>	3	6	50

Notas:

<sup>1</sup>El número de especies serótinas proviene de Lamont *et al.*, 1991.

<sup>2</sup>El número de especies conocidas proviene de distintas fuentes, principalmente floras regionales y libros especializados en las distintas familias taxonómicas.

En el caso de las angiospermas, pueden reconocerse familias con un número importante de especies con el fenómeno, como es el caso de las Proteaceae, en algunos de cuyos géneros hasta el 90 o 100% de las especies retienen sus semillas (e. g., *Banksia* y *Aulax*, respectivamente). En contraste, existen familias en donde parece ser un fenómeno más bien raro, como en el caso de las ericáceas, donde una especie de 700 conocidas es serótina. Dentro de las gimnospermas, destacan por su riqueza en especies serótinas los géneros *Cupressus* (cerca de 96% de 24 especies) y *Callitris* (cerca de 53% en 19 especies), ambos pertenecientes a la familia Cupressaceae.

#### *La serotinia en la familia Cactaceae*

En la familia de las cactáceas no se documentó la presencia de la serotinia sino hasta años recientes, cuando se describió formalmente en algunas especies del género *Mammillaria* (Rodríguez-Ortega y Franco 2001, Contreras y Valverde 2002). En esta familia, las semillas se producen en frutos de muy variadas formas, tamaños y colores, siendo secos o jugosos, desnudos o cubiertos de escamas, en colores que van desde los casi negros o azules brillantes, hasta los blancos y rojizos, y que pueden medir desde unos cuantos milímetros hasta varios centímetros en diámetro (Bravo-Hollis 1978, Anderson 2001).

La dispersión de las semillas ocurre a través de un amplio espectro de medios en las cactáceas: la anemocoria se ha reportado en *Pterocactus*, mientras que la hidrocoria se ha sugerido como el principal medio de dispersión en *Astrophytum*, *Discocactus*, *Frailea*, *Gymnocalycium*, *Matucana* y *Thrixanthocereus* (Bregman 1988 en Valiente-Banuet y Godínez-Álvarez 2002). Sin embargo, la zoocoria es el mecanismo más común de alejamiento de las semillas: puede ser pasivo por epizoocoria y sinzoocoria, o activo por endozoocoria, gracias a los arilos azucarados que atraen a una variada gama de dispersores, como hormigas, aves, murciélagos e incluso monos y pequeños reptiles. Este último ocurre comúnmente en *Opuntia*, *Epiphyllum*, *Hylocereus*, *Pachycereus*, *Ferocactus*, *Melocactus*, *Carnegiea*, *Neobuxbaumia*, *Mammillaria*, *Myrtillocactus*, *Stenocereus*, *Cephalocereus*, *Subpilocereus* y *Pilosocereus*, entre otros géneros (Cortes Figueira *et al.* 1994, Silvius 1995, Petit 1997, Anderson 2001, Valiente-Banuet y Godínez-Álvarez 2002).

En *Mammillaria*, uno de los géneros más numerosos de la familia, los frutos maduros se exhiben generalmente por encima de la cubierta de espinas. Aunque no existe evidencia publicada respecto a la forma de dispersión que predomina en el género, es muy probable que sea por endozoocoria, ya que los frutos una vez maduros adquieren tonalidades rojizas

particularmente intensas, que sumadas a su condición de frutos carnosos y jugosos, los convierten en un buen alimento para pequeños animales que pueden convertirse en sus dispersores.

En el caso de las mamilarias serótinas, los frutos se desarrollan de manera distinta. Una vez polinizadas las flores, los frutos alcanzan la madurez incluidos en el tallo de las plantas, entre los tubérculos, de manera que permanecen ocultos a los dispersores. No obstante, con la llegada de la temporada lluviosa y cuando los eventos de precipitación son copiosos, la turgencia de las plantas puede provocar que los frutos se muestren por encima de la cubierta de espinas, poniéndolos al alcance de los dispersores. De lo contrario, una parte o la totalidad de las semillas permanecen retenidas, formando verdaderos “bancos de semillas” en los tallos de las plantas madre. Contrariamente a los frutos de la mayoría de las especies del género, sus coloraciones raras veces son rojizas, pues predominan los frutos blanquecinos y verdosos (Hunt 1987, Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada 1991).

Sin embargo, nada se conoce acerca de la presencia de este fenómeno en otras especies de la familia. El objetivo de este capítulo fue buscar indicios de su presencia en otros géneros y especies de cactus. Esta información permitirá conocer, por un lado, si la serotinia ha evolucionado en tan sólo un reducido grupo de especies de un género o si se trata de una estrategia desarrollada en otros linajes de la familia y, por otro, la distribución geográfica y los tipos de ambientes característicos de estas especies.

## **Materiales y métodos**

La búsqueda de especies serótinas en la familia Cactaceae se realizó por medio de la revisión de las descripciones taxonómicas de las especies. Para el caso de *Mammillaria*, la clasificación y las especies reconocidas consideradas fueron las propuestas por Guzmán y colaboradores (2003), mientras que sus descripciones se consultaron en Hunt (1987), Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991b), Anderson y colaboradores (1994), Glass (1998) y Anderson (2001). Para el resto de los géneros se emplearon las obras de Bravo-Hollis (1978), Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991a, b), Anderson y colaboradores (1994) y Anderson (2001). La información de cada especie incluyó su identidad taxonómica (*i. e.* subfamilia, tribu, género y especie), su forma de crecimiento, las características del fruto (tamaño, forma y dehiscencia) y su distribución geográfica. La probable presencia de la serotinia se infirió a



partir de las descripciones de las especies por la mención directa de la inclusión de los frutos en los tallos de las plantas.

## **Resultados y discusión**

La serotinia, definida como la retención de las semillas en los frutos o conos dentro de las copas de las plantas por tiempos mayores a un año (McMaster y Zedler 1981, Lamont *et al.* 1991, Enright *et al.* 1998a), se restringe en la familia Cactaceae exclusivamente al género *Mammillaria*. De las 184 especies que Guzmán y Arias (2003) reconocen, diez de ellas, es decir, cerca del 5%, presentan este fenómeno (Tabla 1.2). Estas especies se agrupan en tres de las 15 series reconocidas, propiamente las Series Lasiacanthae, Longiflorae y Supertextae del género. Sin embargo, podrían incluirse dos especies más (*Mammillaria deherdtiana*, Longiflorae y *M. schumannii*, Lasiacanthae), toda vez que se reportan con estados intermedios de inclusión de los frutos en los tallos de las plantas.

La inclusión de los frutos en los tallos de las plantas parece tener un claro origen anatómico. Según lo reportan Hunt (1987) y Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991), en las plantas de *Mammillaria hernandezii* y *M. saboe* -dos de las especies descritas aquí como serótinas-, el ovario se desarrolla profundamente incluido en el tallo de las plantas, entre los tubérculos. El desarrollo parcialmente incluido de la flor, y por tanto del fruto, podría restringir su exhibición y el posterior escape de las semillas maduras.

La coloración de los frutos parece seguir dos patrones distintos entre las mamilarias serótinas y aquéllas que claramente exhiben sus frutos. Mientras que para las primeras los frutos adquieren coloraciones que van desde los frutos blanquecinos hasta los verdoso-rojizos, para las que los exhiben van desde el verde hasta el púrpura intenso, predominando los colores cercanos a este último tono. La coloración intensa de los frutos hacia los colores rojizos es reflejo de un síndrome particular de dispersión asociado con animales que los consumen -endozoocoria-, documentado ya en algunas especies de cactáceas globosas (e. g., *Melocactus violaceus*; Cortes Figueira *et al.* 1994). En el caso de las especies serótinas, la ausencia de coloración o la palidez de los frutos también podría contribuir a la retención de las semillas, en virtud de una menor remoción por parte de depredadores y dispersores.

Las especies serótinas de *Mammillaria* viven en matorrales xerófilos en tres zonas geográficas distintas de México: el Desierto Chihuahuense (*Mammillaria longiflora*, *M. sanchez-mejoradae*, *M. theresae* y *M. luethyi*), el Desierto Sonorense (*M. saboe*) y, en el sur, en la zona árida del Valle de Tehuacan-Cuicatlán (*M. hernandezii*, *M. napina*, *M. pectinifera*,

*M. crucigera* y *M. solisioides*). Lo anterior sugiere que las poblaciones de estas especies habitan ambientes temporalmente variables -principalmente debido al patrón de periodicidad y al volumen de la precipitación típicos de las zonas áridas-, una condición que podría haber promovido la evolución de rasgos particulares de historia de vida, como es el caso de la reproducción retardada (Cohen 1996, Tuljapurkar 1990).

**Tabla 1.2.** Especies serótinas del género *Mammillaria* (Cactaceae).

Especie	Serie	Referencia
<i>Mammillaria hernandezii</i>	Longiflorae	Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991) y Glass (1998)
<i>Mammillaria longiflora</i>	Longiflorae	Glass (1998) y Anderson (2001)
<i>Mammillaria luethyi</i>	Longiflorae	Glass (1998) y Anderson (2001)
<i>Mammillaria napina</i>	Longiflorae	Hunt (1987), Glass (1998) y Anderson (2001)
<i>Mammillaria saboe</i>	Longiflorae	Hunt (1987), Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991), Glass (1998) y Anderson (2001)
<i>Mammillaria theresae</i>	Longiflorae	Glass (1998) y Anderson (2001)
<i>Mammillaria pectinifera</i>	Lasiacanthae	Valverde y Zavala (2006)
<i>Mammillaria sanchez-mejoradae</i>	Lasiacanthae	Anderson <i>et al.</i> (1994), Glass (1998) y Anderson (2001)
<i>Mammillaria solisioides</i>	Lasiacanthae	Anderson (2001)
<i>Mammillaria crucigera</i>	Supertextae	Contreras y Valverde (2002)

Debe mencionarse, sin embargo, que la inclusión de los frutos en los tallos de las plantas parece no ser la única vía por la cual los cactus pueden retener una proporción de sus semillas producidas. En algunas especies, las semillas pueden quedar atrapadas por varios años como consecuencia de la presencia de estructuras ajenas al fruto, tales como

una densa o particular morfología de la cubierta de espinas (e. g., *Mammillaria herrerae* y *Geohintonia mexicana*), por la lana dentro de la que se desarrolla el fruto (e. g., *Ariocarpus fissuratus* var. *lloydii* y *Pelecyphora aselliformis*) e incluso, por el diminuto tamaño de las semillas (Tabla 1.3). Sin embargo, esta retención de los propágulos parecería más bien accidental, con una proporción de semillas retenidas relativamente pequeña en comparación con la de las especies serótinas (ver *Capítulo II*). Por este motivo, es probable que no tenga por tanto una importancia trascendental en términos de sus efectos demográficos.

**Tabla 1.3.** Especies de cactáceas que retienen una parte de sus semillas por estructuras ajenas al fruto.

Especie	Estructura que retiene las semillas	Referencia
<i>Pelecyphora aselliformis</i>	<i>Lana</i>	Glass (1998)
<i>Ariocarpus fissuratus</i> var. <i>lloydii</i>	<i>Lana</i>	Observación personal
<i>Geohintonia mexicana</i>	<i>Espinas</i>	Observación personal
<i>Melocactus delessertianus</i>	<i>Espinas</i>	Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991)
<i>Mammillaria albiflora</i>	<i>Espinas</i>	Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991)
<i>Mammillaria maine</i>	<i>Espinas</i>	Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991)
<i>Mammillaria lasiacanthae</i>	<i>Espinas</i>	Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991)
<i>Mammillaria herrerae</i>	<i>Espinas</i>	Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991)

Finalmente, quedan cuestiones interesantes por explorarse en relación a la distribución de la serotinia en este género de plantas. La presencia de la serotinia en las distintas ramas que componen al género -es, decir, en las series Longiflorae, Lasiacanthae y Supertextae, si éstas fueran agrupaciones naturales- haría posible conocer si este modo particular de desarrollo de los frutos tiene un origen monofilético o si ha evolucionado de manera independiente entre ellas, lo cual podría arrojar evidencia adicional acerca de las

posibles ventajas adaptativas del rasgo. No obstante, a la fecha no es posible contestar a esta pregunta, pues no se tienen hipótesis filogenéticas confiables del género. El conocimiento taxonómico actual ha llevado a discrepancias en su circunscripción, así como en las relaciones de parentesco entre las cerca de ciento noventa especies reconocidas.

## **C A P Í T U L O   I I**

### **Serotinia y germinación en tres especies de *Mammillaria* (Cactaceae)**

#### ***Introducción***

El retraso en la reproducción de los organismos ha sido considerado como un rasgo adaptativo en ambientes temporalmente variables. En los animales esta estrategia puede observarse ya sea como la diapausa de algunas especies de mosquitos, crustáceos, esponjas y peces, o bien, en forma del tamaño de la descendencia en ciertas especies de ranas o de la puesta en aves (Boyce y Perrins 1987, Philippi y Seger 1989, Cáceres y Tessier 2003, Venable 2007). En las plantas, el retraso reproductivo es fácilmente reconocible en la germinación diferencial de las semillas en el tiempo, como ocurre en muchas especies de anuales o hierbas de los campos agrícolas, o en la retención de los propágulos en los frutos de sus plantas madres por largos periodos de tiempo, es decir, en la serotinia (Muir y Lotan 1985, Lamont *et al.* 1991, Enright *et al.* 1998a, Clauss y Venable 2000, Venable 2007).

Las ventajas de estas estrategias en plantas son claras. En el caso de las especies anuales -en donde la ausencia de estructuras vegetativas perennes convierte a las semillas en el punto de unión entre una generación y la siguiente-, las plantas que producen semillas sin latencia podrían maximizar la tasa finita de crecimiento de la población ( $\lambda$ ) en los años benéficos para el crecimiento y la reproducción, pero extinguirse en el primer año de condiciones desfavorables. Al producir semillas con distintos grados de latencia, las plantas exponen a su progenie a una variada gama de condiciones ambientales en distintos años,

entre las que quizá al menos alguno permitirá su establecimiento, crecimiento y reproducción exitosos.

Para las especies serótinas, características también de ambientes temporalmente variables por la presencia de disturbios como el fuego, la germinación de las semillas inmediatamente después de su producción tampoco resulta la mejor estrategia reproductiva. En el caso de las especies que habitan ambientes con fuegos periódicos, la apertura de todos los frutos en un episodio maximiza el número de semillas viables para la siguiente generación al momento del nuevo fuego (Enright *et al.* 1998a). La ventaja estriba en que una vez removida la totalidad de la biomasa de la comunidad por el fuego, las probabilidades del reclutamiento se incrementan notablemente al reducirse la competencia con las plantas adultas (Enright *et al.* 1996, Enright *et al.* 1998a). Mientras tanto, durante los periodos sin fuego, las probabilidades de germinación y establecimiento en algunas especies son mínimas, por lo que en caso de lograr germinar y establecerse, las plantas seguramente no alcanzarán tallas considerables y por tanto no formarán bancos de semillas aéreas importantes a la llegada de los próximos incendios. Obviamente, los individuos establecidos en los periodos sin incendios dejarán menor descendencia que aquéllos de la generación establecida inmediatamente después del fuego.

Detrás de ambas estrategias subyace la idea de que ambientes variables temporalmente favorecen estrategias que disminuyen la varianza en la adecuación, con el subsecuente costo de un menor promedio aritmético -pero un aumento en la media geométrica- en una estrategia conocida como *bet hedging* o “dispersora del riesgo” (Venable 1985, Stearns 1992, Philippi 1993a, Adondakis y Venable 2004, Venable 2007). Dicho en otras palabras, los organismos evolucionan rasgos que reducen el éxito reproductivo en el corto plazo a favor de una reducción en el riesgo al largo plazo (Venable 2007).

#### *La fracción óptima de germinación y el grado de serotinia como resultado de la variación ambiental*

Una de las cuestiones más interesantes detrás de las estrategias de producción de semillas con latencia o de la retención de semillas en las copas de las plantas, radica en conocer cuál o cuáles serían las fracciones óptimas de germinación o de retención de semillas adecuadas -es decir, las que produzcan los mayores valores de adecuación- en un ambiente particular.

La primera respuesta vino del estudio teórico de Cohen (1966), que sentaría las bases para futuros estudios encaminados a conocer los efectos de la variabilidad ambiental en la

historia de vida de los organismos. Cohen (1966) exploró, considerando ciclos de vida típicos de las plantas anuales, la relación entre la fracción óptima de germinación, entendida como la proporción de semillas que germinan al arribo de las primeras condiciones adecuadas para hacerlo, y la impredecibilidad del ambiente. Su conclusión más importante apunta a que si la proporción de semillas latentes no está fija genéticamente, la fracción óptima de germinación producida por las plantas madre debería estar cercana a la probabilidad de ocurrencia de los “años buenos” en el ambiente. Esto querría decir que en ambientes altamente variables en el tiempo, sería factible encontrar un mayor número de plantas con altas proporciones de semillas latentes que en ambientes en donde, por el contrario, los años benéficos para el establecimiento y la reproducción fuesen más comunes y por tanto las fracciones óptimas deberían ser necesariamente menores.

En 1990 llegó la respuesta tomando en cuenta ciclos de vida complejos y poblaciones estructuradas. Los modelos de Tuljapurkar (1990) predicen, además de que el retraso en la reproducción resulta un rasgo adaptativo en ambientes variables y claramente desventajoso en ambientes constantes, que las poblaciones de una misma especie en ambientes distintos seguramente experimentarán grados diversos de variabilidad ambiental y, por tanto, desarrollarán distintos *estados evolutivamente estables* (EES, por sus siglas en inglés), es decir, fenotipos con distintos grados de retraso en la reproducción en los que los valores de adecuación serán máximos.

La segunda conclusión interesante del trabajo de Tuljapurkar (1990) establece que, en ambientes suficientemente adversos, dos fenotipos con distintos grados de retraso en la reproducción podrían coexistir neutralmente en virtud de que las curvas de adecuación obtenidas demuestran que el intervalo de valores de retraso en la reproducción en el que se alcanzan los máximos valores de adecuación puede ser amplio.

### *El grado de serotinia en la naturaleza*

Los resultados Cohen (1966) y Tuljapurkar (1990) sugieren que, como resultado de la acción de la selección natural y la temporalidad ambiental, en la naturaleza deben existir variaciones en el grado de retraso en la reproducción, ya sea como fracciones óptimas de germinación o grados de serotinia, a muy distintos niveles: entre los individuos de una misma población, entre poblaciones y, obviamente, entre especies.

A continuación se mencionarán exclusivamente las observaciones de la variación del grado de serotinia en poblaciones silvestres y no en las fracciones de germinación. No

obstante, puede decirse de paso que distintos trabajos han comprobado empíricamente las predicciones del modelo de Cohen (1966) en plantas anuales. Venable (2007), por ejemplo, investigó con 22 años de datos demográficos en diez especies de anuales del Desierto Sonorense la asociación entre la variación en el éxito reproductivo y las fracciones de germinación. Los resultados demostraron que las fracciones de germinación fueron menores en las especies que experimentaron mayor variación en el éxito reproductivo *per capita* asociado a la germinación que en aquellas en las que las probabilidades de germinación y reproducción resultaron mayores en el periodo estudiado.

En el caso de las especies serótinas, diversos estudios corroboran la existencia de continuos en el grado de serotinia al interior de diversas poblaciones naturales. En Montana, Estados Unidos, los árboles de una población de *Pinus contorta* se distribuyen bimodalmente a lo largo de un continuo de serotinia, hallándose en las modas de la distribución los pinos *seróticos estrictos* y los *no seróticos* (Muir y Lotan 1985). En otra población de la especie en las Rocallosas, la distribución de los individuos resultó sesgada a la derecha, es decir, con una mayor proporción de individuos en los que tan sólo unos cuantos conos en las copas se encontraban cerrados (Perry y Lotan 1979). En *P. halepensis*, en Monte Carmelo, Israel, Goubitz y colaboradores (2004) encontraron una población en la que la mayoría de los individuos retenía el 100% de sus conos cerrados en las copas. Además de las especies mencionadas, también se han encontrado variaciones intrapoblacionales en el grado de serotinia en *P. banksiana* (Gauthier *et al.* 1996), así como en cuatro especies serótinas del Desierto de Namibia: *Blepharis grossa*, *Geigeria alata*, *G. ornativa* y *Petalidium setosum* (Günster 1994).

Se ha sugerido que la variación en la distribución de los individuos en el continuo de serotinia es una respuesta adaptativa a la temporalidad del ambiente, básicamente en lo que a la intensidad, frecuencia, magnitud y distribución espacial de los eventos de fuego se refiere (McMaster y Zedler 1981, Cowling y Lamont 1985, Lamont *et al.* 1991, Gauthier *et al.* 1996, Goubitz *et al.* 2004). Fuegos intensos y extensos podrían favorecer a los individuos fuertemente seróticos, en virtud de que la regeneración del bosque provendría en su mayor parte de las semillas liberadas *in situ* por los progenitores seróticos, lo que conduciría a su vez, a una nueva generación predominantemente serótica. En contraste, los individuos no seróticos se verían favorecidos en ambientes carentes de fuego, debido a que la liberación de sus semillas no dependería de éste y a que los individuos fuertemente seróticos no podrían liberar sus semillas bajo estas condiciones. Fenotipos con niveles intermedios de serotinia podrían favorecerse en sitios con fuegos de baja intensidad, los cuales no elevarían



la temperatura lo suficiente para abrir la totalidad de los conos de los árboles fuertemente serótinicos.

A nivel interpoblacional también existen diferencias importantes en el grado de serotinia. En diez rodales de *Pinus halepensis*, en Israel, Goubitz y colaboradores (2004) encontraron niveles contrastantes de serotinia: desde rodales con árboles débilmente serótinicos (con cerca del 6% de los conos cerrados después de madurar) hasta otros con niveles cercanos al 94%. Para los autores, la presencia de rodales con individuos altamente serótinicos en sitios recientemente incendiados es resultado de la rápida adaptación de estas especies al fuego, lo que demuestra la selección directa de los individuos serótinicos por este tipo de eventos.

Dentro de las especies australianas del género *Banksia*, existen diversos grados de serotinia, lo que apunta también a la existencia de variación interespecífica en esta característica. Cowling y Lamont (1985) midieron el grado de serotinia en tres especies de *Banksia* en un gradiente climático en el oeste australiano. Sus resultados demostraron que a lo largo del gradiente climático, el grado de serotinia en las tres especies aumentaba conforme disminuían los niveles de precipitación anual e incrementaba la temperatura promedio. La serotinia extrema fue típica de los matorrales xerófilos -más susceptibles a incendiarse y donde las copas de las plantas arden completamente y liberan la totalidad de las semillas-, mientras que las dos especies menos serótinicas predominaron en los sitios más húmedos, en bosques bajos, donde los fuegos rara vez consumen las copas y las semillas se liberan más bien de manera espontánea. Una vez más, los niveles de retención de las semillas en las copas parecerían estar definidos por la variabilidad temporal del ambiente, propiamente por la intensidad y recurrencia de los disturbios. Diferencias interespecíficas importantes en el grado de serotinia también se han documentado en *Pinus*. Destacan las especies débilmente serótinicas, como *P. torreyana* (McMaster y Zedler 1981), y las que retienen altas proporciones de semillas, como *P. banksiana* (Gauthier *et al.* 1996), *P. attenuata* y *P. muricata* (citados en McMaster y Zedler 1981).

#### *La germinación de semillas en las especies serótinicas*

Las plantas serótinicas deben producir semillas longevas que estén vivas cuando los fuegos o las lluvias arriben y las liberen de sus frutos o conos. Sin embargo, conocer la longevidad de las semillas de las especies serótinicas no ha sido tarea sencilla, debido principalmente a la dificultad de calcular la edad de los conos o los frutos presentes en las copas de las plantas.

Las edades de las ramas de los árboles o arbustos han sido empleadas entonces como medidas indirectas de la edad de los propágulos, reportándose ramas de tres años en *Pinus halepensis* (Pinaceae), de cuatro a seis años en *Protea repens* y *Leucadendron conicum* (Proteaceae), de nueve a doce en *Banksia burdetii* (Proteaceae), de diez a 20 en *Allocasuarina distyla* (Casuarinaceae) y de entre diez y 30 años en *Pinus contorta* var. *torreyana* (Pinaceae; todas citadas en Baskin y Baskin 1998).

No obstante, se han publicado datos de los porcentajes de germinación en semillas de distintas edades en especies serótinas. Semillas de trece años de edad de *Pinus torreyana* mostraron 20% de germinación (McMaster y Zedler 1981), mientras que semillas de 25 años de *P. banksiana* registraron porcentajes de hasta el 50% (Cayford y McRae 1982 en Lamont 1991). En el caso de las proteáceas serótinas, semillas de diez años de *Banksia baxteri* alcanzaron el 100% de germinación (King en Lamont *et al.* 1991), mientras que las de *B. prionotes* de entre siete y nueve años alcanzaron 40% y las de *B. menziesii* de la misma edad no rebasaron el 7%. Las especies serótinas de las zonas áridas, cuyas estructuras abren con las lluvias *-higriscentes sensu* Lamont (1991)- también poseen semillas que pueden permanecer viables por varios años. En el caso de *Blepharis persica*, una acantácea del Desierto de Negev, en Israel, las semillas pueden permanecer viables por diez años o más (Gutterman en Baskin y Baskin 1998). Sin embargo, para un gran número de especies higriscentes de este tipo de ambientes no es posible conocer la longevidad de sus semillas debido a la imposibilidad de estimar la edad de las plantas.

### *Las mamilarias serótinas*

En la familia de las cactáceas no se documentó la presencia de la serotinia sino hasta años recientes, cuando se describió formalmente en algunas especies del género *Mammillaria* (Rodríguez-Ortega y Franco 2001 -ver Anexo I -, Contreras y Valverde 2002). En el capítulo previo se ha documentado la presencia de esta estrategia reproductiva en al menos diez especies del género *Mammillaria*, de las cuales tres, cuya distribución abarca restringidas zonas del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, se han seleccionado para estudiar con más detalle el fenómeno de la serotinia. Esta información será indispensable para explorar, en el siguiente capítulo, el papel de la variabilidad ambiental en la promoción y evolución de esta estrategia.

Los objetivos particulares de este capítulo han sido, por un lado, explorar la serotinia en las especies seleccionadas, particularmente su grado de serotinia y su variabilidad intrapoblacional, interpoblacional e interespecífica; así como la dinámica de crecimiento del

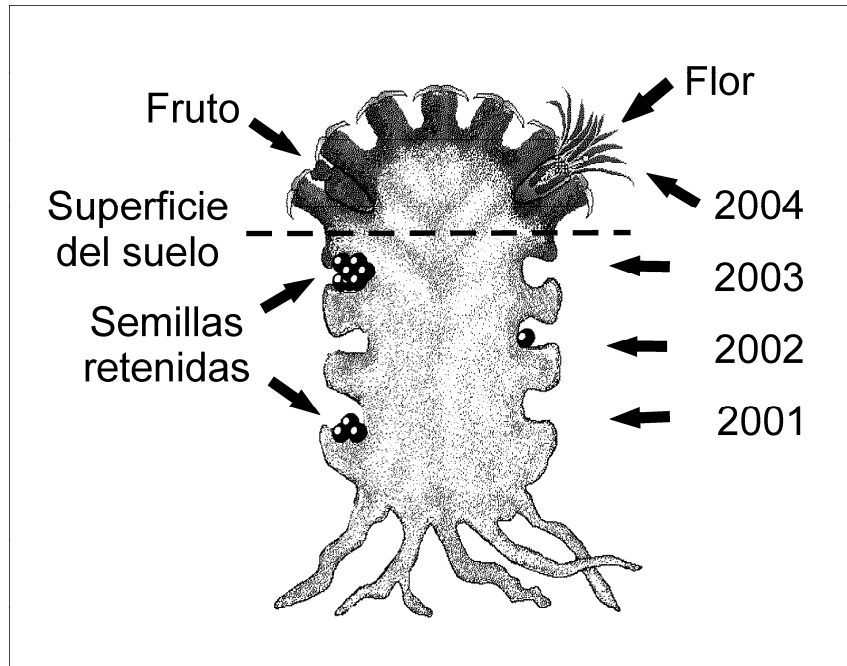
banco de semillas en los tallos de las plantas. Por otro lado, se investigaron también los aspectos relativos a la germinación de las semillas en estas especies, con particular énfasis en el efecto de la longevidad de las semillas sobre su capacidad germinativa y su viabilidad a través del tiempo. También se evaluó el efecto de la luz en la respuesta germinativa de las semillas de estas especies.

## **Materiales y métodos**

### *Las especies*

*Mammillaria hernandezii* Glass et Foster, *M. napina* Purpus y *M. solisoides* Backeberg son tres especies de cactáceas globosas endémicas a los matorrales xerófilos del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Sus descripciones morfológicas pueden consultarse en el *Anexo III*. Crecen preferentemente en los sitios abiertos de sus hábitats, con la mayor parte de sus tallos enterrada bajo la superficie del suelo.

Las plantas de las tres especies maduran sexualmente cuando han alcanzado diámetros pequeños: tan sólo 0.7 cm en *M. solisoides*, 0.6 cm en *M. hernandezii* y dos cm en *M. napina*. A diferencia de la mayoría de las especies del género, los frutos maduros no se exhiben sobre la cubierta de espinas, sino que permanecen parcialmente incluidos dentro de los tallos de las plantas. Si en la siguiente época lluviosa a su producción se presentan lluvias abundantes, la turgencia de las plantas puede forzar la salida de los frutos sobre la cubierta de espinas, incrementando sus probabilidades de dispersión (Rodríguez-Ortega *et al.* 2006). De lo contrario, los frutos intactos o las semillas desnudas (resultado de la descomposición del pericarpelo del fruto) son retenidas en las cavidades donde se desarrolló el fruto, entre los tubérculos. Conforme los cactus crecen, los tubérculos generados en el ápice desplazan a los tubérculos viejos hacia la parte inferior del tallo, lo que produce que los frutos y las semillas retenidas en la última época reproductiva migren y queden, al cabo de un año, por debajo la superficie del suelo (Figura 2.1).

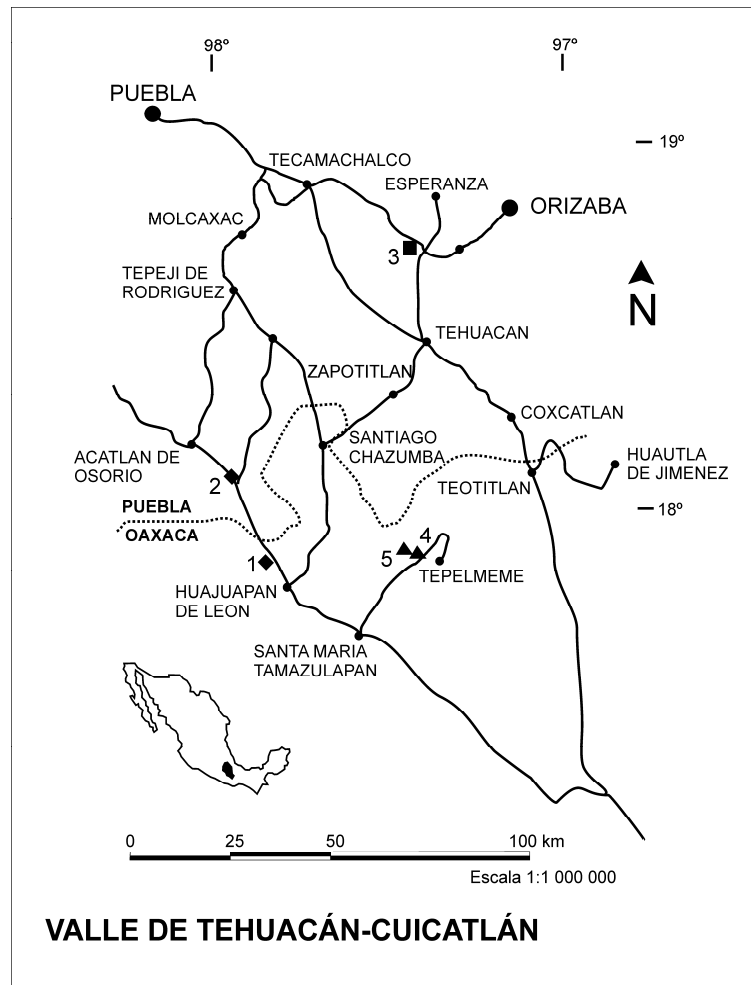


**Figura 2.1.** Corte longitudinal de una *Mammillaria serótina*, mostrando una flor y un fruto recientemente producidos, así como las semillas retenidas de eventos reproductivos pasados. Nótese que la mayor parte del tallo y las semillas retenidas están por debajo de la superficie del suelo.

Las semillas retenidas en los tallos pueden escapar ya sea por la descomposición de los tejidos una vez que las plantas han muerto, o por el consumo de una parte o la totalidad de las plantas vivas por herbívoros, principalmente liebres (por endozoocoria; C. Rodríguez-Ortega, observaciones personales).

#### *Sitios de estudio*

Las poblaciones estudiadas de las tres especies se localizan dentro de la Reserva de la Biosfera del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, en los estados de Puebla y Oaxaca, entre las coordenadas geográficas 17°48' y 18°58' de latitud norte y los 97°03' y 97°43' de longitud oeste (Figura 2.2). La vegetación de la Reserva varía considerablemente entre sitios, incluyendo zonas dominadas por cactus columnares, matorrales y pastizales de muy variada composición florística (ver Jaramillo-Luque y González-Medrano 1983).



**Figura 2.2.** Localización del Valle de Tehuacán-Cuicatlán en México y de los sitios de estudio (adaptado de Jaramillo-Luque y González-Medrano 1983). Los rombos corresponden a las poblaciones de *M. solisioides* en La Virgen (1) y Petlalcingo (2), el cuadro a la población de *M. napina* en Azumbilla (3) y los triángulos a las poblaciones de *M. hernandezii* en Loma de la Estrella (4) y La Pedrera (5).

Las poblaciones estudiadas de *M. hernandezii* -La Pedrera y Loma de la Estrella-, están dentro de los límites del municipio Concepción Buenavista, en el estado de Oaxaca, a una altitud de 2,200 y 2,250 metros respectivamente. Su temperatura y precipitación anual promedio son de 14.9°C y 519 mm. Aun cuando en ambas localidades se encuentran todavía pequeños remanentes de bosques de *Quercus* (Fagaceae), las plantas de esta especie

crecen en planicies de suelos someros, pedregosos y pobres en materia orgánica, en las que predominan los pastos.

Azumbilla, la población examinada de *M. napina*, forma parte del municipio de Chapulco, en el estado de Puebla, y se encuentra a una altitud de 2,300 m. Su temperatura y precipitación anuales promedio son de 16.6°C y 381 mm. Los cactus viven en un matorral xerófilo bajo con crasicales, en los que dominan plantas de los géneros *Quercus* (Fagaceae) y *Dasylirion* (Nolinaceae), ocupando preferentemente los sitios abiertos, en suelos profundos, pedregosos y ricos en materia orgánica.

La Virgen y Petlalcingo son las dos localidades consideradas de *M. solisioides*, pertenecientes a los municipios de Huajuapán de León y Petlalcingo, en los estados de Oaxaca y Puebla, respectivamente. Sus altitudes son, respectivamente, de 1,720 y 1,400 m, mientras que las temperaturas y precipitaciones anuales promedio registradas corresponden a los 20.3°C y 693 mm y 23.9°C y 623 mm en La Virgen y Petlalcingo, respectivamente. En el caso de la primera población, los cactus crecen en los sitios abiertos de un matorral xerófilo perturbado en el que domina la palma *Brahea dulcis* (Arecaceae), mientras que en Petlalcingo se les observa también en los sitios abiertos de la transición entre un bosque tropical caducifolio de bajo dosel y un matorral xerófilo perturbado. Los suelos son someros, pedregosos y ricos en materia orgánica en ambas poblaciones.

## *Métodos*

### *1. Grado de serotinia entre especies, poblaciones y años*

Los cactus empleados para describir la serotinia fueron colectados en diciembre de 1999 en las poblaciones de *M. hernandezii* y *M. solisioides*, y en julio de 2000 para el caso de *M. napina*. Un total de 46 y 43 individuos reproductivos fueron extraídos en dos poblaciones de *M. solisioides* (La Virgen y Petlalcingo) y dos poblaciones de *M. hernandezii* (La Pedrera y Loma de la Estrella), respectivamente. Para *M. napina*, los 42 individuos reproductivos se colectaron de su población de Azumbilla. El tamaño de la muestra estuvo restringido por el permiso otorgado para coleccionar ejemplares emitido por la Dirección General de Vida Silvestre (DGVS) de la entonces Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca (Semarnap), debido a que las tres especies están clasificadas en alguna categoría de riesgo dentro de la norma NOM-059-SEMARNAT-2001.

En el laboratorio, cada planta fue cuidadosamente revisada y el número de frutos (vacíos o con semillas en su interior), su condición (intactos o abiertos) y el número de

semillas contenidas fue registrado. La edad de los frutos y las semillas puede ser determinada debido a que las flores en las plantas de este género son producidas anualmente en forma de anillos por debajo de la zona apical, siempre separadas de los frutos de temporadas pasadas por los tubérculos producidos durante la época de crecimiento (Figura 2.1). Aunque algunas plantas pueden no producir flores anualmente, su constante tasa de crecimiento permite estimar el número de años transcurridos entre distintos eventos reproductivos. En este sentido, si el último evento reproductivo es identificado correctamente, las edades de las semillas pueden determinarse con exactitud.

## *2. Germinación, viabilidad de las semillas y fotoblastismo*

Para investigar cómo cambia la germinación y la viabilidad de las semillas con su edad, se realizaron pruebas de germinación y viabilidad empleando las semillas colectadas de los 131 individuos descritos arriba. Debido a que algunas edades estuvieron representadas por muy pocas semillas, se probaron seis edades para *M. solisoides* (2 a 7 años de edad), ocho para *M. napina* (1 a 8 años) y siete para *M. hernandezii* (2 a 8 años). De igual modo, y debido a que el número de semillas obtenidas para las diferentes edades no fue el mismo, particularmente para las semillas más viejas, no fue posible realizar un experimento con réplicas. En lugar de ello, se empleó un diseño aleatorizado. Se utilizaron 60 semillas elegidas al azar para aquellas edades con tamaños de muestra grandes, mientras que para las de tamaños muestrales reducidos se empleó la totalidad de las semillas disponibles.

Las semillas fueron sembradas, por especie, en cajas de Petri en posiciones seleccionadas al azar. La edad y posición de cada semilla fue registrada. Un máximo de 70 semillas fueron sembradas por caja en agar al 1%. Para prevenir el ataque por hongos, las semillas fueron desinfectadas con una solución de hipoclorito de sodio al 5% por cinco minutos y lavadas con agua destilada. Las cajas se incubaron en una cámara de germinación a 25°C con un fotoperiodo de doce horas de luz por doce de oscuridad. La germinación, considerada como la emergencia de la radícula, se registró diariamente por 31 días. Al final del experimento, las semillas que no germinaron fueron examinadas bajo microscopio estereoscópico para verificar si estaban vivas. En las semillas muertas, el endospermo y el embrión tienen la apariencia de tejido seco, por lo que sólo la testa permanece; en contraste, en las semillas vivas el endospermo y el embrión llenan la semilla. Las semillas son tan pequeñas y con una testa tan dura, que es difícil disectarlas sin dañarlas, lo cual hizo

prácticamente imposible realizar las pruebas tradicionales de viabilidad con cloruro de tetrazolio.

La posible respuesta fotoblástica de las semillas de las tres especies se analizó por medio de un experimento con dos niveles de luz: luz blanca y oscuridad completa. Se sembraron cuatro réplicas con 25 semillas por tratamiento (cada combinación de especies con luz) en cajas de Petri con agar al 1%. El tratamiento de oscuridad se obtuvo envolviendo las cajas con dos capas de papel aluminio. Las semillas de *M. solisioides* y *M. hernandezii* utilizadas en el experimento se colectaron en el 2001 -año de su producción- en las poblaciones antes citadas. Las semillas de *M. napina* no pudieron ser colectadas en esa fecha, empleándose semillas del año 2000, es decir, de un año de edad. Las semillas se desinfectaron en hipoclorito de sodio al 5% durante cinco minutos y se enjuagaron en agua destilada. Las cajas se incubaron en una cámara de germinación a 25°C con un fotoperiodo de doce horas de luz por doce de oscuridad y la germinación se verificó diariamente por 30 días.

### *Análisis de datos*

#### *1. Grado de serotinia entre especies, poblaciones y años*

La fracción de semillas retenidas por cada planta durante su vida reproductiva ( $R$ ) se calculó como:

$$R = S_{retenidas} / S_{totales}$$

donde  $S_{retenidas}$  corresponde al número total de semillas retenidas en la planta y  $S_{totales}$  es la producción total estimada de semillas en la misma planta hasta el momento de la colecta. Este último parámetro es simplemente el producto del número total de frutos identificados en la planta ( $F_{total}$ ) por el número promedio de semillas por fruto en el año 1999 ( $S_{1999}$ ):

$$S_{totales} = S_{1999} \cdot F_{total}$$

Los promedios del número de semillas por fruto en 1999 se obtuvieron de las mismas poblaciones en las que se colectaron las plantas y los frutos. El empleo del número promedio de semillas por fruto de 1999 como medida de la fecundidad para todos los años resultó apropiado, puesto que entre los años del periodo 1999-2002 no se registraron diferencias



significativas en el número de semillas producidas por fruto en las tres especies. Tan sólo en 2000, los individuos de una población de *M. solisoides* y *M. hernandezii* produjeron significativamente menos semillas por fruto que en 1999 (23 y 26% menos, respectivamente) (C. Rodríguez-Ortega, datos no publicados).

Por otro lado, la proporción de semillas retenidas por planta en un año particular ( $P_{\text{año}}$ ) se calculó como:

$$P_{\text{año}} = S_{\text{retenidas/año}} / S_{\text{total/año}}$$

donde,  $S_{\text{retenidas/año}}$  es el número de semillas retenidas por una planta en un año particular y  $S_{\text{total/año}}$  es el total estimado de semillas producidas por esa planta para ese mismo año. Este último fue calculado como el producto del número de frutos identificados en la planta en un año particular por el número promedio de semillas por fruto en 1999.

Para probar la existencia de diferencias en el grado de serotinia entre especies, poblaciones y años, se emplearon modelos lineales generalizados (MLG) considerando a la variable de respuesta como de tipo proporcional (*i. e.*, proporción de semillas retenidas) y empleando a la función logit como función de ligamiento. En todos los análisis fue necesario ajustar el estadístico de  $\chi^2$  por sobredispersión por medio de una prueba de  $F$  (Crawley 1993).

#### *Dinámica de los frutos maduros al primer año de su producción*

Para conocer el destino de los frutos a un año de su producción, se calcularon sus probabilidades anuales de: *i)* permanecer intactos con todas sus semillas, *ii)* liberar todas las semillas, o *iii)* retener dentro de sí una o más semillas. Los frutos empleados en este análisis se produjeron en 1998 en las plantas de *M. solisoides* y *M. hernandezii* y en 1999 para el caso de *M. napina*.

#### *Crecimiento del banco de semillas en los tallos de las plantas*

Para cada una de las especies se modeló la acumulación de semillas en los tallos de las plantas en el tiempo. En cada individuo de la muestra se contó el número de eventos reproductivos transcurridos y el número de semillas acumuladas hasta el momento de la colecta. La acumulación de semillas se modeló por medio de las relaciones lineales o no

lineales que mejor describieron los datos, es decir, las que produjeron los mayores coeficientes de determinación ( $r^2$ ).

## 2. Germinación, viabilidad de las semillas y fotoblastismo

En las tres especies estudiadas se buscaron diferencias en la germinación y la viabilidad en semillas de diferentes edades. Para cada una de las pruebas, se usaron MLG asumiendo a la variable de respuesta del tipo binario (semilla germinada vs no germinada y semilla viva vs semilla muerta) y empleando a la función logit como función de ligamiento. En el caso de *M. napina*, fue necesario ajustar el estadístico  $\chi^2$  por sobredispersión de los datos para los análisis de germinación (Crawley 1993). Posibles diferencias en la germinación entre los tratamientos de luz y oscuridad también se probaron empleando MLG con la variable de respuesta de tipo proporcional (proporción de semillas germinadas) y con la función de ligamiento logit (Crawley 1993).

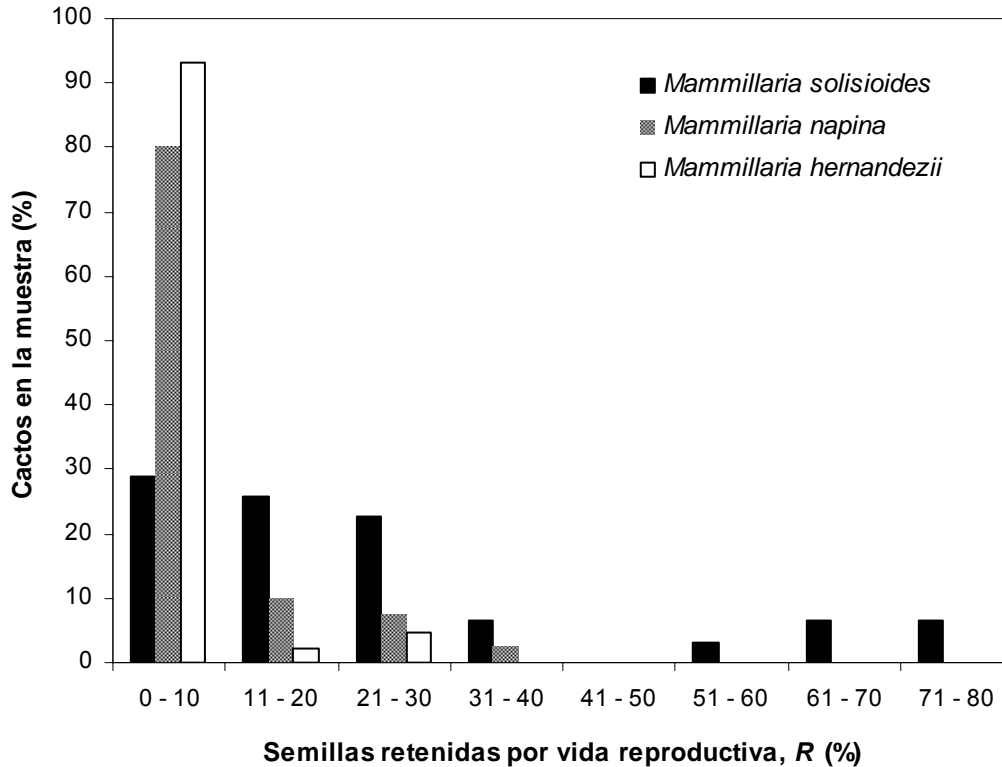
## Resultados

### 1. Grado de serotinia entre especies, poblaciones y años

Con respecto al grado de serotinia por vida reproductiva ( $R$ ), se encontraron diferencias significativas entre las tres especies de *Mammillaria* ( $F_{2, 112} = 29.1$ ,  $P < 0.001$ ). Las plantas de *M. solisoides* fueron las más serótinas, almacenando en promedio cerca del 24.1% (error estándar, E. E. = 0.9,  $n = 32$ ) de las semillas producidas a lo largo de su vida reproductiva. Este valor fue entre cuatro y cinco veces mayor que los porcentajes de semillas retenidas en *M. napina* y *M. hernandezii*, respectivamente. La diferencia entre *M. napina* (6.5%, E. E. = 1.5,  $n = 40$ ) y *M. hernandezii* (4.5%, E. E. = 4.0,  $n = 43$ ) no fue significativa al 5% ( $F_{1, 81} = 3$ ,  $P = 0.09$ ).

Adicionalmente, en las tres especies se encontró variación individual importante en el grado de retención de las semillas. En *M. solisoides*, el continuo de serotinia abarcó desde aquellos individuos que liberaron todas sus semillas, hasta los que acumularon entre el 70 y el 80% de ellas (en ese intervalo, el 22% de los individuos colectados retuvieron más del 30% de sus semillas; Figura 2.3). En contraste, el continuo de serotinia fue más estrecho tanto en *M. hernandezii* (osciló entre el 0 y el 25% del total de semillas producidas) como en *M. napina* (entre el 0 y 39%). En ambas especies, el 93 y el 80% de los individuos examinados,

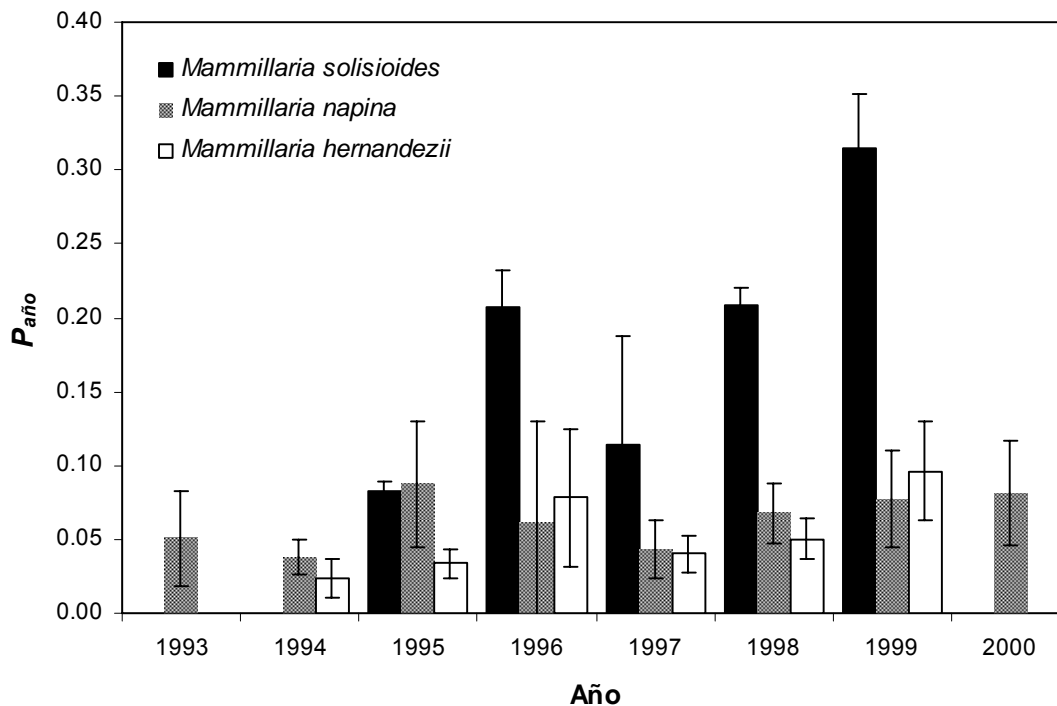
respectivamente, acumularon en sus tallos entre el 0 y el 10% de las semillas producidas a lo largo de su vida reproductiva observada.



**Figura 2.3.** Distribución de la muestra de individuos colectados en las poblaciones naturales de las tres especies de *Mammillaria* según el porcentaje de semillas retenidas durante su vida reproductiva ( $R$ ).

Las diferencias en el grado de serotinia entre poblaciones no fueron significativas en *M. hernandezii* ( $F_{1, 41} = 0.6$ ,  $P = 0.46$ ) ni en *M. solisioides* ( $F_{1, 30} = 0.7$ ,  $P = 0.42$ ). Para el caso de *M. napina* no hubo comparación puesto que tan sólo se muestreó a los individuos en una población.

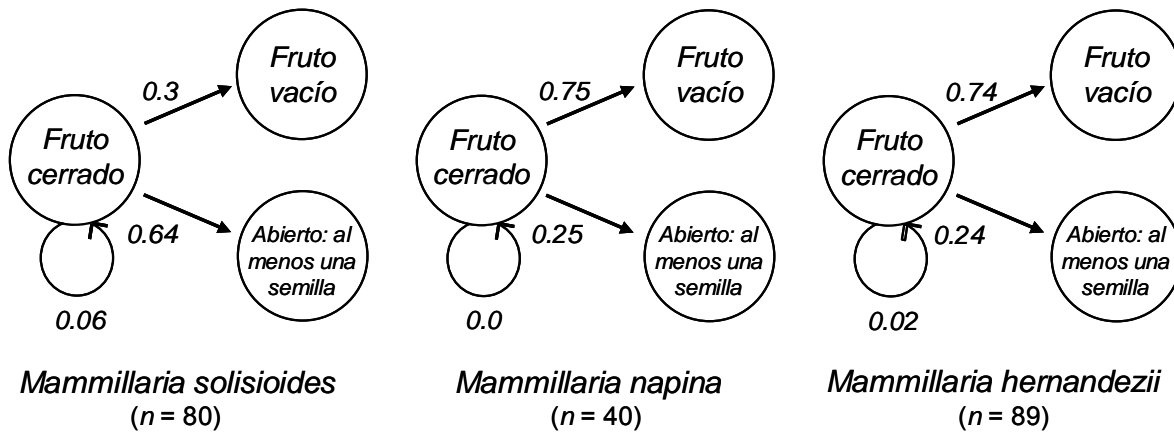
Con respecto a la retención de semillas entre años ( $P_{año}$ ), no se encontraron diferencias significativas entre los once años identificados en *M. napina* ( $F_{10, 129} = 0.8$ ,  $P = 0.65$ ) ni entre los siete años de *M. hernandezii* ( $F_{6, 160} = 1.2$ ,  $P = 0.31$ ) (Figura 2.4). Por el contrario, sí se observaron diferencias significativas entre los siete años examinados en *M. solisioides* ( $F_{6, 85} = 2.3$ ,  $P = 0.04$ ).



**Figura 2.4.** Fracción de semillas retenidas ( $P_{año}$  promedio  $\pm$  E. E.) en las tres especies de *Mammillaria* a lo largo de ocho años consecutivos. Los datos fueron colectados en el año 2000, antes de que *M. solisoides* y *M. hernandezii* se reprodujeran. En 1994, *M. solisoides* tuvo muy pocos frutos y semillas para calcular los valores de  $P_{año}$  promedio y su error estándar. Lo mismo ocurrió en *M. solisoides* y *M. hernandezii* en 1993 y en *M. napina* en 1988 y 1991. En 1990, en esta última especie no se encontraron semillas retenidas.

#### *Dinámica de los frutos maduros al primer año de su producción*

La probabilidad que tienen los frutos de permanecer cerrados e intactos un año después de su producción fue baja en las tres especies (*M. solisoides* = 0.06, *M. napina* = 0.0 y *M. hernandezii* = 0.02; Figura 2.5). Sin embargo, la probabilidad de retener al menos una semilla dentro de cada fruto producido fue mayor a 0.24 en todas ellas (0.64, 0.25 y 0.24, respectivamente). La proporción de frutos que pierden todas sus semillas a un año de su producción fue mayor en *M. hernandezii* (0.75) y *M. napina* (0.74), mientras que en *M. solisoides* fue de tan sólo 0.3.



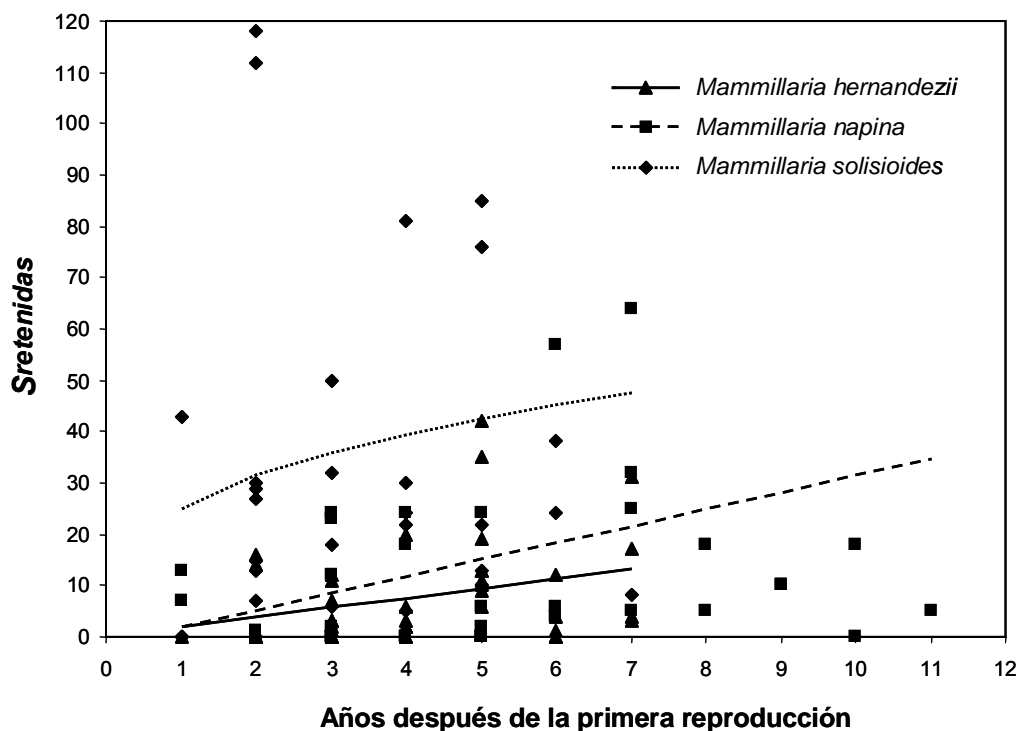
**Figura 2.5.** Dinámica de los frutos de las tres especies de *Mammillaria* después de su primer año de producción. Los círculos representan el estado del fruto y las flechas indican las probabilidades de transición entre estados.  $n$  = número de frutos colectados.

#### *Crecimiento del banco de semillas en los tallos de las plantas*

El crecimiento del banco de semillas en las tres especies de *Mammillaria* se muestra en la Figura 2.6. En el caso de *M. solisioides*, una planta típica podría almacenar en sus tallos cerca de 47 semillas después de siete temporadas reproductivas, mientras que, en ese mismo intervalo de tiempo, las plantas de *M. napina* y *M. hernandezii* tan sólo habrían acumulado en sus tallos aproximadamente 22 y trece semillas, respectivamente.

#### *2. Germinación, viabilidad de las semillas y fotoblastismo*

En las tres especies de *Mammillaria* se encontró una correlación estadísticamente significativa entre la capacidad germinativa de las semillas y su edad, así como entre la viabilidad de las semillas y su edad en dos de las tres especies (Tabla 2.1). En *M. solisioides*, la germinación de las semillas de siete años de edad fue cerca de una cuarta parte del valor registrado para las semillas de dos años de edad (0.1 vs 0.4; Figura 2.7a). La fracción de semillas vivas no se vio significativamente afectada por la edad de las semillas, puesto que cerca del 70% seguía vivo después de ocho años (Figura 2.7b). En *M. hernandezii*, se encontró una correlación negativa entre la germinación y la viabilidad de las semillas con la edad de las semillas. Su germinación decreció de 0.9 en semillas de dos años a 0.38 en las de ocho años, mientras que su viabilidad disminuyó de 0.96 (semillas de dos años) a 0.8 (semillas de ocho años).



**Figura 2.6.** Semillas retenidas en el tallo de las plantas ( $S_{retenidas}$ ) de las tres especies de *Mammillaria* desde el inicio de la reproducción. Para mayor claridad en el dibujo de las curvas, se omitieron de la gráfica dos puntos: uno de *M. solisioides*, correspondiente a un individuo que acumuló 222 semillas hasta su cuarto evento reproductivo y otro de *M. napina*, con 202 semillas acumuladas después de ocho eventos reproductivos.

En el caso de *M. napina*, el modelo ajustado señaló que la fracción de semillas germinadas incrementó ligeramente con su edad, pasando de 0.55 en las semillas de un año de edad, a un valor de 0.68 en las semillas de ocho años. Esto se acompañó por una disminución en la fracción de semillas viables, de un valor de 0.82 en las semillas de un año a 0.71 en las semillas de ocho años de edad (Figura 2.7b). La fracción de semillas latentes, calculada a partir de las curvas ajustadas como la diferencia de las fracciones de semillas supervivientes y germinadas, creció con la edad de las semillas en *M. solisioides* y *M. hernandezii*, mientras que decreció en el caso de *M. napina*.

**Tabla 2.1.** Resultados de los modelos lineares generalizados (MLG) respecto a la capacidad germinativa y la viabilidad de las semillas *versus* su edad en las tres especies de *Mammillaria*.

Fuente de variación	g. l.	$\chi^2$ o $F^*$	P
Germinación			
<i>M. solisoides</i>	5	19.1	0.002
<i>M. napina</i>	7, 325	3.0	0.004
<i>M. hernandezii</i>	6	58.0	<0.001
Viabilidad			
<i>M. solisoides</i>	5	6.3	NS
<i>M. napina</i>	7	62.2	<0.001
<i>M. hernandezii</i>	6	14.7	0.020

Nota:

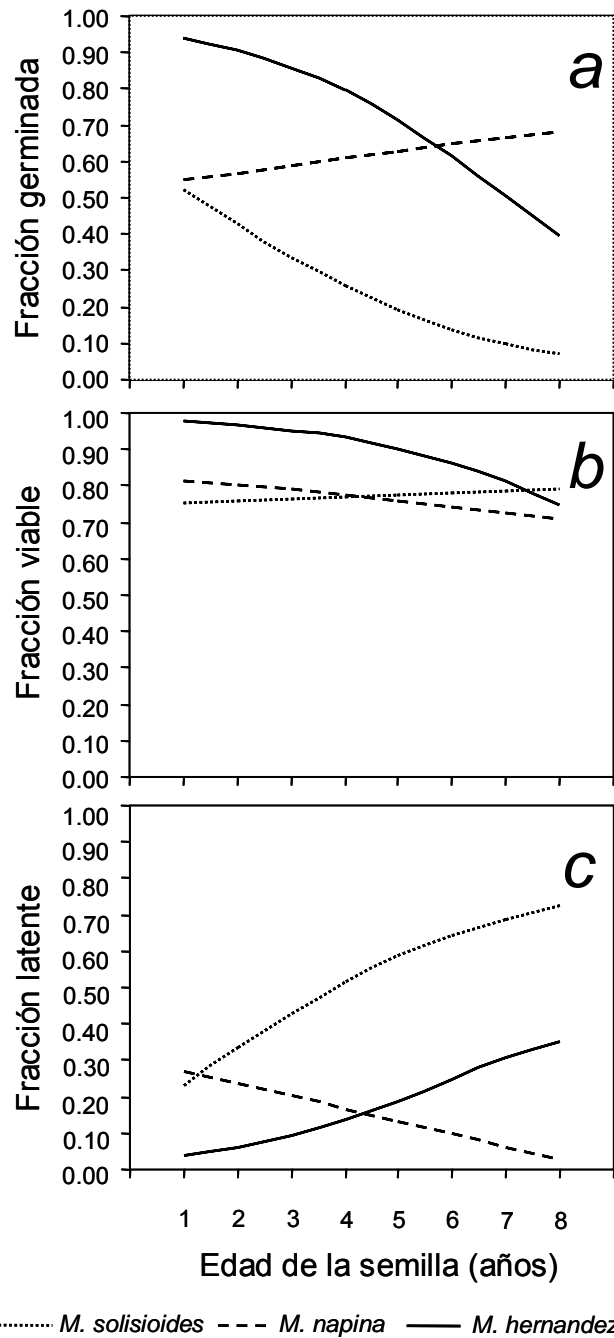
\* Debido a la sobredispersión de los datos de germinación en *M. napina*, una prueba de  $F$  corregida fue necesaria para evaluar la significancia de los modelos (Crawley 1993). NS = diferencia no significativa.

Las semillas de las tres especies no germinaron en la oscuridad. Los porcentajes de germinación bajo el tratamiento de luz fueron de 87% (desviación estándar, D. E. = 9.5%) en *M. hernandezii*, 24% (D. E. = 15%) en *M. napina* y 23% (D. E. = 13.2%) en *M. solisoides*. Así, las semillas de las tres especies son fotoblásticas positivas.

## Discusión

### *El fenómeno de la serotinia en cactus*

Este es el primer estudio que describe las características ecológicas y la respuesta germinativa de los cactus serótinicos. En la familia Cactaceae, este fenómeno parece estar presente en por lo menos diez especies del género *Mammillaria* (ver *Capítulo I*) y, aunque en algunas otras especies de cactáceas las semillas pueden quedar atrapadas en estructuras ajenas al fruto -entre la lana y la cubierta de espinas-, no se conoce si retienen cantidades significativas de semillas y si éstas pueden permanecer vivas por largos periodos de tiempo. Tampoco se ha comprobado si esta retención es una característica regular y significativa de su historia de vida, como parece ser en el caso de las tres especies serótinicas de *Mammillaria* estudiadas o si es, simplemente, un mero accidente en el proceso de dispersión.



**Figura 2.7.** Modelos de regresión ajustados de la fracción de semillas germinadas (**a**) y semillas viables (**b**) versus la edad de las semillas en las tres especies de *Mammillaria*. La fracción de semillas latentes (**c**) es la diferencia entre las curvas ajustadas en **a** y **b**.



Los resultados obtenidos permiten apreciar diferencias notables entre los cactus estudiados aquí y otras especies serótinas. Primeramente, la liberación de las semillas retenidas en los tallos de los cactus (es decir, las semillas mayores a los dos años de edad) parece estar disparada por la muerte de las plantas (lo que clasificaría a las tres especies como *necriscentes* según la terminología sugerida por Lamont (1991), en lugar del fuego (piriscencia) o la humedad (higriscencia), descritos como los mecanismos más comunes de liberación de las semillas en las especies serótinas.

En segundo lugar, los resultados parecerían sugerir que las especies de *Mammillaria* son débilmente serótinas. La acumulación promedio anual de semillas por planta en la especie más serótina (*M. solisoides*) no excedió el 35% de la producción anual de semillas en todos los años estudiados, mientras que en las dos especies restantes la acumulación de semillas fue cercana al 15%. Valores que resultan bajos cuando se comparan con los de las especies piriscentes de *Banksia* (Proteaceae) o *Pinus* (Pinaceae), cuyos porcentajes de retención de semillas por temporada reproductiva pueden estar, en algunas especies, entre el 60 y el 100% de las semillas producidas (McMaster y Zedler 1981, Cowling y Lamont 1985). Aun cuando las plantas de *Banksia* y *Pinus* almacenan una mayor proporción de semillas que las mamilarias estudiadas, la ruptura espontánea de los folículos, la granivoría o la senescencia pueden reducir sustancialmente el número de semillas viables en las especies de estos géneros. En *Banksia hookeriana*, por ejemplo, el 50% de las semillas acumuladas puede perderse después de diez años (Enright *et al.* 1996), mientras que en *Pinus torreyana* solamente el 5% de las semillas permanece en las plantas madre después de quince años de producidas (McMaster y Zedler 1981).

Por su parte, los frutos enterrados de las mamilarias las protegen de los granívoros al quedar por debajo de la superficie del suelo al año de ser producidas. Las observaciones efectuadas en campo sugieren que una pequeña fracción de las semillas es dañada después de ser retenida en el tallo subterráneo. Con ello, el factor más importante afectando la supervivencia de las semillas en las *Mammillaria* serótinas es su propia senescencia. En consecuencia, la proporción de semillas retenidas por vida reproductiva en los cactus de estas especies podría no ser del todo diferente a la observada en otras especies serótinas.

### *Variación interespecífica en el grado de serotinia*

Entre las tres especies de *Mammillaria* se registraron variaciones en el grado de serotinia. En general, los cactus de *M. solisoides* retienen mayor número de semillas por época reproductiva y a lo largo de su vida que *M. napina* y *M. hernandezii*. Esta variación en el grado de serotinia entre las especies de un género no es rara, y coincide con lo encontrado en muchas especies de los géneros *Banksia* y *Pinus* (Enright *et al.* 1998a, b; Lamont y Enright 2000; Goubitz *et al.* 2004).

En el caso de las especies serótinas de las zonas áridas, la evolución de la retención de las semillas podría ser resultado de la variación espacial y temporal en la disponibilidad del agua (Ellner y Shmida 1981). Diversos trabajos sugieren que el retraso en la reproducción, dentro del cual caben la latencia de las semillas en las especies anuales y la serotinia, podrían ser buenas estrategias para difundir el riesgo de una falla reproductiva total (Cohen 1966, Venable y Lawlor 1980, Tuljapurkar 1990, Venable y Brown 1998). Al dispersar la germinación de las semillas en el tiempo, las plantas permiten que su progenie explore condiciones ambientales diversas, de tal modo que la muerte de una pequeña fracción de semillas en un año particular puede compensarse por el éxito futuro de las semillas latentes. El resultado es una estrategia del tipo *bet hedging*, en la que los fenotipos con reproducción retardada podrían ser favorecidos sobre los individuos con rápida germinación (Philippi y Seger 1989). Aun cuando se ha empleado un argumento similar para justificar la presencia de semillas latentes en especies perennes de zonas áridas (*e. g.*, Mandujano *et al.* 1997, Bowers 2000, Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes 2000), la correlación en la evolución de rasgos en las fases establecidas (parte vegetativa) y regenerativas (*e. g.*, las semillas) del ciclo de vida produce un escenario más complejo para la selección de la latencia (Rees 1994).

### *Variación intraespecífica en el grado de serotinia*

Al interior de las tres especies de *Mammillaria* se observaron variaciones importantes en el grado de retención de las semillas. Variaciones similares se han descrito en otras especies serótinas, incluyendo pinos (Muir y Lotan 1985, Gauthier *et al.* 1996, Goubitz *et al.* 2004). Estos trabajos apuntan a que la variación espacial y temporal en las condiciones ambientales, tales como las definidas por la intensidad, frecuencia y la distribución espacial del disturbio, podrían promover la variación fenotípica en el grado de serotinia (McMaster y Zedler 1981, Cowling y Lamont 1985, Lamont *et al.* 1991, ver también Mathias y Kisdi 2002). En el caso de los individuos de las mamilarias estudiadas aquí, la variación intrapoblacional podría resultar

también de las condiciones ambientales que podrían promover la coexistencia de fenotipos con distintos grados de serotinia.

#### *Fracciones de semillas latentes y el fotoblastismo*

Aunque las fracciones de germinación parecen ser bajas después de los ocho años en dos de las especies (*M. solisoides* y *M. napina*), su patrón de viabilidad apunta hacia la existencia de semillas longevas. Más del 70% de las semillas retenidas en las tres especies estuvieron vivas después de ocho años. Debe mencionarse que esta característica no parecería ser exclusiva a las especies serótinas estudiadas, ya que las semillas longevas parecen no ser raras en las cactáceas (Mandujano *et al.* 1997, Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes 2000).

Uno de los resultados más interesantes de las semillas de las especies serótinas de *Mammillaria* se refiere al aumento del tamaño de la fracción de semillas latentes con la edad de las semillas. Dicha fracción creció en los casos de *M. solisoides* y *M. hernandezii*, pero disminuyó en el caso de *M. napina* (Figura 2.7c). Se ha reportado la presencia de semillas latentes en diversas especies de plantas anuales de las zonas áridas, para las cuales la germinación puede prolongarse por varios años aun cuando las condiciones favorables para la germinación se presenten cada año (Philippi, 1993a). Diversos trabajos, tanto teóricos como empíricos han sugerido que las poblaciones de especies de plantas anuales (monocárpicas) sujetas a una gran variabilidad ambiental producen grandes cantidades de semillas latentes, en comparación con poblaciones que habitan ambientes más estables o con condiciones más favorables (Cohen 1966, Venable y Lawlor 1980, Venable y Brown 1988, Philippi 1993b, Pake y Venable 1996). Es de interés aquí el hecho de que las mayores fracciones de semillas latentes se encontraron en *M. solisoides*, es decir, la especie más serótina, cuyas semillas exhibieron también la mayor fracción de semillas supervivientes después de ocho años de producidas. En contraste, las especies con el menor volumen de semillas retenidas tuvieron las fracciones latentes más pequeñas.

Por otro lado, el fotoblastismo positivo se ha propuesto como un mecanismo importante para construir bancos de semillas persistentes en muchas especies (Pons 1992). Por ejemplo, las semillas de *Ferocactus wislizeni*, una cactácea barriliforme que desarrolla bancos de semillas persistentes en el Desierto Sonorense, no germina cuando sus semillas se incuban en la oscuridad (Bowers 2000). El mismo comportamiento fue observado en las tres especies de *Mammillaria* estudiadas aquí. El significado ecológico de las semillas fotoblásticas en especies con bancos de semillas persistentes parece claro. En el caso de las

semillas de *Mammillaria*, la germinación de semillas enterradas en el suelo podría llevar a la muerte de las plántulas si éstas no fueran capaces de alcanzar rápidamente la superficie del suelo. Debido a las bajas tasas de crecimiento de las cactáceas, particularmente en los primeros estadios de desarrollo (Nobel 1988), el crecimiento por sí mismo limitaría el éxito de las semillas enterradas bajo la superficie. En estas especies, las semillas tan sólo germinan después de ser desenterradas y expuestas por los herbívoros (por endozoocoria), o después de la desintegración de los tejidos de las plantas madres una vez que éstas mueren.

## CAPÍTULO III

### Consecuencias demográficas y evolutivas de la serotinia en tres especies de *Mammillaria* (Cactaceae)

#### Introducción

En la mayoría de las especies de cactus, las semillas se dispersan ya sea por frutos dehiscentes que las exponen a los elementos (gravedad, agua o viento) o bien, por aquéllos que las ofrecen a hormigas, aves, murciélagos e incluso monos y pequeños reptiles por medio de arilos azucarados (Cortes Figueira *et al.* 1994, Silvius 1995). De esta manera, las plantas progenitoras apostarían al alejamiento de las semillas y a su arribo a sitios benéficos para su germinación y establecimiento.

En el género *Mammillaria*, sin embargo, encontramos dos estrategias en la producción de los frutos. La primera se presenta en la mayoría de las especies y se caracteriza por la exhibición de los frutos maduros en el exterior de las plantas, lo cual atrae a una variada comunidad de potenciales dispersores que las esparcen por el hábitat. En contraste, la segunda estrategia, compartida por un reducido número de especies, produce al igual que en los casos de *Banksia* o *Pinus* (ver Lamont 1991, Enright *et al.* 1998a, b), verdaderos bancos de semillas en el interior de las plantas, incluyéndolas dentro del conjunto de especies conocidas como serótinas (Rodríguez-Ortega y Franco 2001, Rodríguez-Ortega *et al.* 2006; ver el *Capítulo I*). En estas mamilarias, los frutos maduran en el interior de los tallos, lo que impide que la totalidad de las semillas producidas escape al medio y pueda germinar y

establecerse. Las semillas que permanecen en los tallos sufren entonces de una especie de *latencia* que les imposibilita germinar a la llegada de las condiciones benéficas para hacerlo, consiguiéndolo solamente hasta que la herbivoría de una parte de planta o su muerte las libera y les permite germinar en la siguiente época de lluvias.

#### *Las consecuencias ecológicas de la retención de semillas*

Nada se sabe, en el caso de las mamilarias serótinas, acerca de cuáles son los efectos ecológicos de poseer estos bancos de semillas en el interior de las plantas. En el caso de las especies serótinas que habitan ambientes con fuegos periódicos, se sabe que la apertura de todos los frutos en un episodio maximiza el número de semillas viables para la siguiente generación al momento del nuevo fuego (Enright *et al.* 1998a), lo que ayuda a que una vez removida la totalidad de la biomasa de la comunidad por el fuego, las probabilidades del reclutamiento se incrementen notablemente al reducirse la competencia con las plantas adultas (Enright *et al.* 1996, 1998a). En contraste, durante los periodos sin fuego, las probabilidades de germinación y establecimiento en algunas especies son mínimas, por lo que en caso de lograr germinar y establecerse, las plantas no alcanzarán tallas considerables y por tanto no formarán bancos de semillas aéreas importantes a la llegada de los próximos incendios. Obviamente, los individuos establecidos en los periodos sin incendios estarán en desventaja al dejar menor descendencia que aquéllos de la generación establecida inmediatamente después del fuego.

En su estudio con *Banksia hookeriana* (Proteaceae), un arbusto serótino del suroeste de Australia, Enright y colaboradores (1998a) propusieron un modelo que pretendía descubrir la relación entre los intervalos con los que se presenta el fuego y el grado de serotinia de los arbustos, todo con la intención de conocer qué grado de retención de semillas maximizaba la tasa finita de crecimiento de la población ( $\lambda$ ). Los resultados del trabajo demostraron que la acumulación de la totalidad de las semillas e intervalos entre incendios de 16 años producía los mayores valores de  $\lambda$ , resultado apoyado por el banco de semillas aéreo observado en campo. Agregando estocasticidad al modelo, el grado de serotinia que maximiza  $\lambda$  nunca correspondió a la serotinia total, sino a niveles intermedios, por lo que, bajo estas condiciones, los autores concluyen que la estrategia podría ser del tipo *bet hedging*, en el sentido de que podría evitar una falla total en la reproducción cuando el intervalo entre fuegos excediera la longevidad de las plantas de la especie. En tal caso, la liberación de una

reducida proporción de las semillas producidas en los periodos interfuego y una baja probabilidad de reclutamiento podrían asegurar la supervivencia de la población.

### *El escenario evolutivo*

Claramente, el escenario ecológico tiene consecuencias en el teatro evolutivo. Diversas estrategias han evolucionado para permitirles a los organismos de muchas especies sobrevivir y reproducirse en ambientes temporalmente variables, entre ellas la conocida como *bet hedging* o “dispersora del riesgo” (Venable 1985, Philippi y Seger 1989, Stearns 1992, Philippi 1993a, Adondakis y Venable 2004, Venable, 2007).

Detrás de esta estrategia está la idea, contraintuitiva quizá, de que los organismos desarrollan características que reducen su éxito reproductivo en el corto plazo a favor de una reducción en el riesgo al largo plazo. Esto tiene claramente como consecuencia una disminución en la varianza de la adecuación de los organismos, con el costo de un promedio aritmético menor y un aumento en el promedio geométrico (Philippi y Seger 1989, Stearns 1992, Venable 2007).

Como ejemplo de esta estrategia, en los animales puede observarse la diapausa de algunas especies de mosquitos, crustáceos, esponjas y peces, o bien, en forma del tamaño de la descendencia en ciertas especies de ranas o de la puesta en aves (Boyce y Perrins 1987, Philippi y Seger 1989, Cáceres y Tessier 2003, Venable 2007). En las plantas, es fácilmente reconocible en la germinación diferencial de las semillas en el tiempo, como ocurre en muchas especies de anuales o hierbas de los campos agrícolas, o en la retención de los propágulos en los frutos de sus plantas madres por largos periodos de tiempo, es decir, en la serotinia (Muir y Lotan 1985, Lamont *et al.* 1991, Enright *et al.* 1998a, Clauss y Venable 2000, Venable 2007).

Con referencia a las estrategias que retrasan la reproducción de los organismos, observada como la latencia de las semillas de las plantas anuales o la serotinia de los arbustos *piriscentes* (*sensu* Lamont 1991), la interrogante más interesante e importante apunta hacia la búsqueda de las condiciones bajo las cuales este rasgo de historia de vida podría haber evolucionado como resultado de ser ventajoso o adaptativo para sus poseedores.

Diversos estudios han intentado dar respuesta a esta interrogante, la mayoría apuntando a la variabilidad temporal en el ambiente como la principal fuerza impulsora de la

evolución del retraso en la reproducción. Cohen (1966) exploró, en un trabajo teórico, la relación entre la fracción óptima de germinación -es decir, la proporción de semillas germinando en el primer año- y la impredecibilidad del ambiente. Su conclusión más importante apunta a que si la proporción de semillas latentes no está fija genéticamente, la selección natural debería llevar la fracción óptima de germinación muy cerca de la probabilidad de ocurrencia de los “años buenos” en el ambiente. Esto querría decir que en ambientes altamente variables en el tiempo debería ser muy probable encontrar un gran número de plantas produciendo proporciones significativas de semillas latentes, en contraste con ambientes en donde, por el contrario, los años benéficos para el establecimiento y la reproducción fueran comunes y, por tanto, las fracciones óptimas deberían ser necesariamente menores. Liberando semillas con distintos grados de latencia, las plantas exponen a su progenie a una variada gama de condiciones ambientales, entre las que quizá alguna permitirá el éxito en su establecimiento, crecimiento y reproducción.

Los resultados de Tuljapurkar (1990), tomando en cuenta ciclos de vida complejos y poblaciones estructuradas, predicen también que el retraso en la reproducción resultaría un rasgo adaptativo en ambientes variables y claramente desventajoso en ambientes constantes. De igual modo, sus modelos pronostican que las poblaciones de una misma especie en ambientes distintos seguramente experimentarán grados diversos de variabilidad ambiental y, por tanto podrían desarrollar distintos *estados evolutivamente estables* (EES, por sus siglas en inglés), es decir, fenotipos con distintos grados de retraso en la reproducción con valores de adecuación máximos. Otra conclusión interesante de este trabajo establece que, en un ambiente suficientemente adverso, podrían coexistir neutralmente en la población más de dos fenotipos con distintos grados de retraso en la reproducción, observado en las curvas de adecuación como amplios rangos de valores en el retraso en los que se alcanzan valores máximos.

### *Las zonas áridas y la evolución de estrategias de reproducción retardada*

Las zonas áridas constituyen el arquetipo de los ambientes variables, tanto espacial como temporalmente. La precipitación, la radiación solar y la temperatura crean en ellas mosaicos espaciales con condiciones fuertemente contrastantes y con efectos diversos en los organismos de las especies que las habitan. A la heterogeneidad espacial se le suma la variabilidad temporal, definida fundamentalmente por la precipitación, que si bien en la



mayoría de las zonas áridas del mundo es predecible respecto a la temporada en la que se presenta, es completamente impredecible en cuanto al volumen de agua que trae consigo (Whitford 2002).

Para las plantas de estos ecosistemas, uno de los principales factores limitando su establecimiento y supervivencia es la baja disponibilidad de agua (Hadley 1972, Noy-Meir 1973, Steenbergh y Lowe 1977, Nobel 1980, Polis 1991, Whitford 2002). La baja disponibilidad y su variación espacio-temporal pueden producir periodos de varios años de duración en los que no se presenten las condiciones favorables para el establecimiento y la reproducción de muchas especies (Ellner y Shmida 1981).

Esta variabilidad de las zonas áridas ha forzado adaptaciones de diversos tipos en las plantas que las habitan. La latencia de las semillas en multitud de especies de plantas anuales es un claro ejemplo de ello (Venable y Lawlor 1980, Venable y Brown 1988, Venable 2007). Distribuyendo la germinación de la progenie en un continuo de años con diferentes niveles de precipitación, es probable que alguno resulte adecuado para su establecimiento, crecimiento y reproducción, eliminando así el riesgo de extinción del genotipo en el caso de que todas las semillas hubiesen germinado en un año desfavorable.

La serotinia también ha evolucionado en las zonas áridas (ver Günster 1992, 1994). Sin embargo, a diferencia de las especies serótinas de los ecosistemas susceptibles de sufrir incendios periódicos, y cuyo mecanismo liberador de las semillas es el fuego, en las zonas áridas, libres de incendios, es la humedad ambiental la encargada de permitir el escape de las semillas de sus plantas madre (Ellner y Shmida 1981, Evenari *et al.* 1992). Por tanto, se ha sugerido que la variabilidad en la disponibilidad del agua podría ser la fuerza impulsora detrás de la evolución de esta estrategia en este tipo de ambientes.

#### *Las mamilarias serótinas: ¿presas de la variabilidad ambiental de las zonas áridas?*

En las zonas áridas americanas no se había reportado la presencia de especies serótinas hasta años recientes, cuando se describió formalmente en algunas especies del género *Mammillaria* (Rodríguez-Ortega y Franco 2001, ver Anexo I; Contreras y Valverde 2002). Ahora sabemos que diez de las 184 especies reconocidas de *Mammillaria* podrían formar bancos de semillas en sus tallos, y que éstas retienen altos porcentajes de viabilidad hasta por ocho años (ver Capítulos I y II). La distribución geográfica de las mamilarias serótinas se

restringe a las principales zonas áridas del país, caracterizadas por una alta variabilidad ambiental, principalmente en lo que a la precipitación se refiere.

No obstante, nada se conoce de las consecuencias ecológicas de esta estrategia en las poblaciones naturales de los cactus, como tampoco de los factores ambientales que pudieron promover la evolución del secuestro de las semillas. La variabilidad temporal ambiental, que en los casos de las especies serótinas *piriscentes* (*sensu* Lamont 1991) parece ser el factor principal promoviendo la formación de bancos de semillas aéreas, podría también ser la responsable de la *necriscencia* en las mamilarias estudiadas aquí. Por lo anterior, los objetivos del presente capítulo fueron: *i*) conocer la dinámica poblacional de las tres especies serótinas de *Mammillaria* y el efecto de la serotinia en la tasa finita de crecimiento poblacional en un ambiente constante, *ii*) verificar si existe una relación entre la variabilidad y la dureza del ambiente con el grado de serotinia, y *iii*) modelar el efecto de la variabilidad temporal ambiental y el grado de serotinia en la adecuación de los cactus.

## **Materiales y métodos**

### *Las especies*

*Mammillaria hernandezii* Glass et Foster, *M. napina* Purpus y *M. solisoides* Backeberg son tres especies de cactáceas globosas endémicas a los matorrales xerófilos del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Sus descripciones taxonómicas se han incluido en el *Anexo III*, y para mayores detalles respecto a cómo las plantas de estas especies retienen las semillas en sus tallos, puede consultarse la sección de *Las especies* en el apartado de *Materiales y métodos* del *Capítulo II*.

### *Sitios de estudio*

Las poblaciones estudiadas de las tres especies se localizan dentro de la Reserva de la Biosfera del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, en los estados de Puebla y Oaxaca, entre las coordenadas geográficas 17°48' y 18°58' de latitud norte y los 97°03' y 97°43' de longitud oeste. Un mapa con la ubicación precisa de las poblaciones de cada una de las especies de *Mammillaria* estudiadas aquí puede observarse en la Figura 2.2. Asimismo datos adicionales

de su clima, altitud y comunidades vegetales se han incluido dentro de la sección *Sitios de estudio* en el apartado de *Materiales y métodos* del segundo capítulo.

### *Métodos*

#### *Colecta de datos demográficos*

Los datos demográficos para las especies se colectaron entre los años de 1999 y 2002 en cuatro poblaciones: Petlacingo, Puebla, para *M. solisioides* (doce parcelas de 5 X 12 m; 939 individuos marcados a lo largo del estudio); Azumbilla, Puebla, para *M. napina* (ocho parcelas de 1 X 15 m; 664 plantas marcadas) y dos poblaciones de *M. hernandezii*: Loma de la Estrella (catorce parcelas de 1 X 4 m; 587 individuos) y La Pedrera (cuatro parcelas de 1 X 5 m; 512 individuos), ambas en el estado de Oaxaca.

Al inicio del estudio, se tomaron de cada individuo datos de sus coordenadas dentro de la parcela y medidas de su diámetro en la base, altura, número de areolas y la presencia de flores y/o frutos. Para verificar la supervivencia de las plantas, se realizaron censos anuales en cada una de las poblaciones estudiadas (noviembre, *M. solisioides*; junio, *M. napina*; y marzo, *M. hernandezii*), en donde además de verificar la presencia de la planta, se midió su diámetro en la base y se contaron el número de nuevas flores y frutos producidos. Junto a la verificación de la supervivencia y el crecimiento de las plantas, también se buscaron nuevos individuos reclutados en la población -plántulas-. En las tres especies se encontraron predominantemente cerca de sus putativas plantas madre, aunque también se observaron en sitios dispersos lejos de alguna planta reproductiva.

La fecundidad de las plantas se estimó contando, primeramente, el número de frutos que cada individuo produjo en las temporadas que duró el estudio. Aun cuando los censos se planificaron para que coincidieran con la fructificación o pocos meses después de ella, la verificación del número de frutos producidos es sencilla puesto que permanecen incluidos en los tallos o, en caso de haber sido removidos, dejan rastros de las cavidades dentro de las cuales se desarrollaron. En segundo lugar, en cada temporada y población se colectó una muestra de 50 frutos cerrados a los cuales se les contó el número de semillas.

### *Datos climatológicos*

Con la intención de investigar si la variación climática está relacionada con el grado de serotinia en estas especies, información meteorológica para las poblaciones estudiadas fue recabada del Servicio Meteorológico Nacional, dependiente de la Comisión Nacional del Agua (Conagua). Datos de temperatura, precipitación y evaporación mensuales fueron obtenidos de cuatro estaciones, las que se consideraron como las más cercanas a las poblaciones de las especies. Para las dos poblaciones de *M. hernandezii* se eligió la estación de Tepelmeme, Oaxaca, localizada a 10 km de su población en Loma de la Estrella y a 6.5 km de La Pedrera. Catorce años de datos pudieron obtenerse de esta estación.

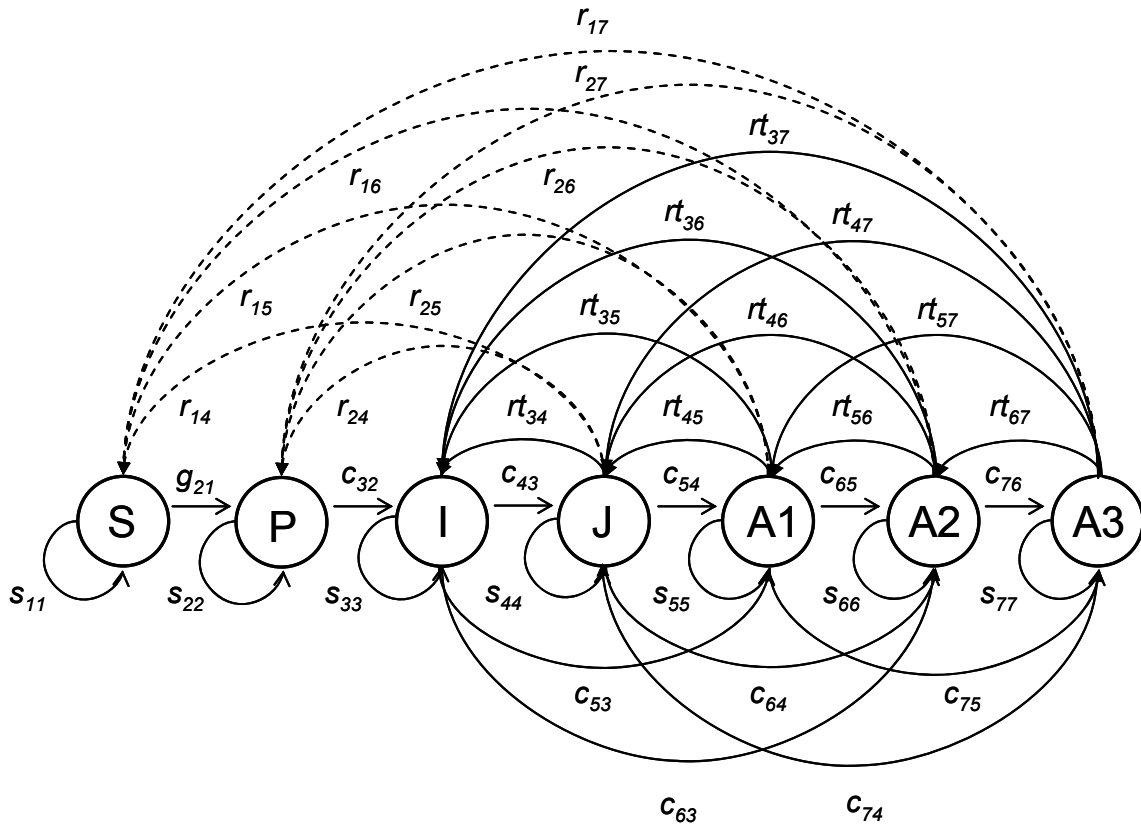
Para *M. solisoides* en La Virgen, se consideró la estación meteorológica de Huajuapán de León, Oaxaca (localizada a 2 km de la población de la especie y con 24 años de datos); mientras que para la población de Petlalcingo se empleó la estación de Acatlán de Osorio, Puebla (ubicada a 18 kilómetros y con diez años de registros). Finalmente, en el caso de la población de *M. napina*, los datos provinieron de la estación de Chapulco, Puebla (distante 7.5 km y con 22 años de datos). Los datos faltantes en las series de tiempo fueron sustituidos por los promedios de los meses correspondientes calculados a partir de los datos restantes de la serie. Siete por ciento de los registros mensuales faltaron en las estaciones de *M. solisoides*, 13% en la de *M. napina* y el 2% para las estaciones de *M. hernandezii*.

### *Análisis de datos*

#### *1. Demografía descriptiva*

##### *1.1 Ciclo de vida y matrices por especie*

Para el estudio detallado de la dinámica poblacional de las *Mammillaria* serótinas estudiadas, la representación de su ciclo de vida y las transiciones entre categorías consideradas se muestran en la Figura 3.1. Los individuos se clasificaron en siete clases: las semillas (S) fueron consideradas como un etapa, y las restantes seis clases se definieron por el área de las plantas: plántulas (P), infantiles (I), juveniles (J) y adultos (con tres categorías, A1, A2 y A3). El área de cada planta se calculó a partir del círculo que conforma su parte aérea, y se obtuvo por medio de la fórmula:  $A = \pi \cdot R^2$ , donde A es el área de la planta;  $\pi$  (pi) es igual a 3.14; y R es el radio de la planta. La clasificación de los individuos en las tres especies según su área se muestra en la Tabla 3.1.



**Figura 3.1.** Representación del ciclo de vida de las tres especies de *Mammillaria* estudiadas. Se incluyen las probabilidades de transición entre categorías: germinación ( $g$ ), crecimiento ( $c$ ), estasis ( $s$ ), Retrogresión ( $rt$ ) y reproducción ( $r$ ). Las líneas continuas representan las transiciones que implican crecimiento, retrogresión y estasis, mientras que las líneas punteadas hacen referencia a la reproducción.

La categoría de semilla se incluyó tomando en cuenta que, pudiendo escapar de sus plantas madres, las semillas podrían sobrevivir en el suelo sin germinar al menos por una temporada (ver resultados del *Capítulo II*). Debe mencionarse que la retrogresión tan sólo tomó en cuenta los casos en que los individuos redujeron su diámetro debido al daño causado por herbívoros u otros agentes, y no por cambios en la condición hídrica de las plantas al momento de los censos. Por otro lado, la transición de Infantil a Adulto 1 o 2 (transiciones  $c_{53}$  y  $c_{63}$  del ciclo de vida en la Figura 3.1) tan sólo se observó en las poblaciones de *M. hernandezii*, en donde algunos individuos adultos, debido a la herbivoría del tallo, perdían la totalidad de los tubérculos pero rebrotaban a partir del nabo subterráneo en tamaños pequeños que incrementaban rápidamente su área al siguiente año, alcanzando las categorías adultas.

**Tabla 3.1.** Categorías de tamaño (área) empleadas para la demografía descriptiva de las tres especies de *Mammillaria*.

Categoría de tamaño	Área de la planta (cm <sup>2</sup> )		
	<i>Mammillaria solisioides</i>	<i>Mammillaria napina</i>	<i>Mammillaria hernandezii</i>
Plántulas	< 0.03	< 0.07	< 0.03
Infantiles	0.03 - 0.22	0.07 - 1.61	0.03 - 0.13
Juveniles	0.22 - 0.41	1.61 - 3.14	0.13 - 0.28
Adultos 1	0.41 - 2.63	3.14 - 7.76	0.28 - 0.50
Adultos 2	2.63 - 4.85	7.76 - 12.38	0.50 - 0.79
Adultos 3	4.85 - 15.0	12.38 - 30.0	0.79 - 5.90

### 1.2. Construcción de las matrices

Para cada una de las poblaciones de las especies de *Mammillaria* estudiadas se construyeron cuatro matrices de proyección de Lefkovitch basadas en el área de las plantas: tres matrices anuales (1999-2000, 2000-2001 y 2001-2002) y la matriz promedio. Las matrices resultantes tienen la estructura general mostrada en la Tabla 3.2 y pueden consultarse en el Anexo IV.

**Tabla 3.2.** Matriz de proyección típica empleada para los análisis en las tres especies de *Mammillaria*. La notación general  $a_{ij}$  ha sido sustituida por otra que representa: **s**, supervivencia; **c**, crecimiento; **r**, reproducción; **rt**, retrogresión y **g**, germinación de las semillas.

Clase	<b>S</b>	<b>P</b>	<b>I</b>	<b>J</b>	<b>A1</b>	<b>A2</b>	<b>A3</b>
<b>S</b>	$s_{11}$			$r_{14}$	$r_{15}$	$r_{16}$	$r_{17}$
<b>P</b>	$g_{21}$	$s_{22}$		$r_{24}$	$r_{25}$	$r_{26}$	$r_{27}$
<b>I</b>		$c_{32}$	$s_{33}$	$rt_{34}$	$rt_{35}$	$rt_{36}$	$rt_{37}$
<b>J</b>			$c_{43}$	$s_{44}$	$rt_{45}$	$rt_{46}$	$rt_{47}$
<b>A1</b>			$c_{53}$	$c_{54}$	$s_{55}$	$rt_{56}$	$rt_{57}$
<b>A2</b>			$c_{63}$	$c_{64}$	$c_{65}$	$s_{66}$	$rt_{67}$
<b>A3</b>				$c_{74}$	$c_{75}$	$c_{76}$	$s_{77}$

En la matriz de la Tabla 3.2, las probabilidades de transición corresponden a:

$s_{ij}$  = probabilidad de un individuo en la categoría  $j$  al tiempo  $t$  permanezca en la misma categoría al tiempo  $t+1$ . Se calcula como el número de individuos en la categoría  $j$  al tiempo  $t+1$  dividido por el total de individuos presentes en la misma categoría al tiempo  $t$ . Para el caso de la transición  $s_{11}$ , que representa la probabilidad de una semilla de permanecer viva en el banco de semillas del suelo, se calculó como el promedio de la fracción de semillas viables en las distintas edades obtenido en los experimentos de germinación (ver *Capítulo 2*, Figura 2.7b).

$g_{21}$  = probabilidad de germinación de las semillas, la cual se obtiene como el cociente del número de plántulas encontradas en el tiempo  $t+1$  y el total de semillas liberadas al ambiente en el tiempo  $t$ . El total de semillas liberadas al ambiente se compone del total de semillas que liberan los cactus vivos de los frutos producidos en su último evento reproductivo -y del cual se han restado las semillas que retienen en promedio en cada evento reproductivo- y de las semillas que liberaron los cactus que murieron en la población el mismo año y que permanecían retenidas en sus tallos. Esta transición se calcula entonces como:

$$g_{21} = pl_{t+1} / [(fr_t \cdot sem_t) \cdot (1 - S) + sem_{mt}] \quad \text{Ecuación 3.1}$$

donde,  $pl_{t+1}$  corresponde a las plántulas producidas en el tiempo  $t+1$ ;  $fr_t$ , al total de frutos producidos en la población en el tiempo  $t$ ;  $sem_t$ , es el promedio de semillas por fruto al tiempo  $t$ ;  $S$ , el grado de serotinia, medido como el promedio de la proporción de semillas retenidas por los individuos en su vida reproductiva (el promedio de las  $R$  de los individuos colectados, ver el *Capítulo II*); y  $sem_{mt}$ , que corresponde al total de semillas expulsadas por los cactus muertos en el tiempo  $t$ . Este último término se calcula como:

$$sem_{mt} = \sum (sem_{ij} \cdot m_{jt}) \quad \text{desde } j = 4 \text{ hasta } 7 \quad \text{Ecuación 3.2}$$

donde,  $sem_{ij}$  es el promedio de semillas retenidas en una planta de la categoría  $j$ , y  $m_{jt}$ , que corresponde al total de cactus muertos de la categoría  $j$  al tiempo  $t$ .

$rt_{ij}$  = probabilidad de retrogresión, calculada como el cociente del número de individuos en la categoría  $j$  al tiempo  $t$  que pasaron a la categoría  $i$  al tiempo  $t+1$  (cumpliendo con  $i < j$ ) y el número de individuos en la categoría  $j$  al tiempo  $t$ .

$c_{ij}$  = probabilidad de crecimiento, calculada como el cociente del número de individuos en la categoría  $j$  al tiempo  $t$  que pasaron a la categoría  $i$  al tiempo  $t+1$  (cumpliendo con  $i > j$ ) y el número de individuos en la categoría  $j$  al tiempo  $t$ .

El efecto de la serotinia se ha incluido dentro de las matrices de proyección en dos grupos de elementos: 1) en las fecundidades de los juveniles y adultos vía las semillas (en las  $r_{1j}$ , de  $r_{14}$  a  $r_{17}$ ) y 2) vía las plántulas (en las  $r_{2j}$ , desde  $r_{24}$  a  $r_{27}$ ). La fecundidad vía las semillas ( $r_{1j}$ ) se calculó, para las distintas categorías reproductivas, como:

$$r_{1j} = (sem_t \cdot fr_t / n_{jt}) \cdot (1 - S) + [(sem_{mj} \cdot m_{jt})] / n_{jt} \quad \text{Ecuación 3.3}$$

donde,  $sem_t$ ,  $fr_t$ ,  $S$ ,  $sem_{mj}$  y  $m_{jt}$  se han definido para las ecuaciones 3.1 y 3.2; y  $n_{jt}$ , representa a los individuos en la categoría  $j$  al tiempo  $t$ . Por su parte, la fecundidad vía plántulas ( $r_{2j}$ ) se calcula a partir las ecuaciones 3.1 y 3.3 como:

$$r_{2j} = r_{1j} \cdot g_{21} \quad \text{Ecuación 3.4}$$

### 1.2 Modelo matricial general, lambda ( $\lambda$ ) y sus límites de confianza

Los modelos matriciales, en su forma básica consideran que:

$$\mathbf{n}_{t+1} = \mathbf{A} \cdot \mathbf{n}_t$$

donde,  $\mathbf{n}$  es el vector poblacional cuyos elementos representan la abundancia de los individuos en las diferentes categorías de la población en dos tiempos  $t$  y  $t+1$  y  $\mathbf{A}$  es la matriz de proyección, cuyos elementos  $a_{ij}$  resumen la contribución que un individuo promedio en cada categoría de tamaño  $j$  hace a todas y cada una de las categorías en el intervalo comprendido entre  $t$  y  $t+1$ . Para especies perennes, como en el presente trabajo, el intervalo de tiempo es comúnmente de un año.

Este modelo ha sido estudiado en detalle por Caswell (2001), por lo que no se mencionarán aquí detalles de sus propiedades. Baste decir que el eigenvalor dominante



representa la tasa finita de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) y los vectores izquierdo ( $\mathbf{v}$ ) y derecho ( $\mathbf{w}$ ) asociados a  $\lambda$  corresponden, respectivamente, a las distribuciones del valor reproductivo y estable de tamaños (Caswell 2001). Debido a que la estimación de la supervivencia y fecundidad que están detrás de los elementos que conforman la matriz de proyección está sujeta a errores de muestreo y experimentales, es esperable que el cálculo de  $\lambda$  conlleve alguna incertidumbre. Para ello, se calcula el intervalo de confianza de la tasa finita de crecimiento poblacional, que en este trabajo se obtuvo por el método analítico (Álvarez-Buylla y Slatkin 1991, Caswell 2001), el cual utiliza los eigenvalores de la sensibilidad para obtener la varianza en las estimaciones de  $\lambda$  y, con la distribución normal, se transforma la varianza en el error estándar de la tasa de crecimiento.

Es muy importante recordar que, según el teorema de Lande (1982, citado en Caswell 2001), la tasa finita de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) constituye una medida pertinente de la adecuación de un tipo de historia de vida particular (Stearns 1992, Caswell 2001). Bajo este enfoque, los análisis del efecto de la serotinia y la variabilidad ambiental realizados en este trabajo consideran a la tasa finita de crecimiento de la población ( $\lambda$ ) como una medida de adecuación.

### 1.3 Sensibilidad, elasticidad y tasas vitales

Los análisis de perturbación de los modelos matriciales constituyen herramientas muy útiles pues con ellas es posible conocer el impacto que los elementos de las matrices de proyección tienen sobre la tasa finita de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ). Los análisis de perturbación más comúnmente usados son los de sensibilidad (Caswell 1978), que consideran el efecto sobre el crecimiento poblacional de un cambio infinitesimal en cada uno de los elementos de la matriz. La sensibilidad ( $s_{ij}$ ) se calcula como:

$$s_{ij} = \partial\lambda / \partial a_{ji} = v_i w_j / \mathbf{v} \cdot \mathbf{w}$$

donde,  $v_i$  y  $w_j$  son el  $i$ -ésimo y  $j$ -ésimo valores de los vectores izquierdo y derecho, respectivamente, y  $\mathbf{v} \cdot \mathbf{w}$  es el producto escalar de los vectores izquierdo (valor reproductivo) y derecho (distribución estable de tamaños). Debido a que la sensibilidad combina probabilidades de transición con fecundidades -medidas en diferentes unidades- resulta útil comparar la influencia de un cambio infinitesimal que es proporcional a la magnitud de cada tasa vital. Ello se logra a través del análisis de elasticidad (de Kroon *et al.* 1986). Las elasticidades ( $e_{ij}$ ) se definen y calculan como:

$$e_{ij} = \partial \ln \lambda / \partial \ln a_{ji} = (a_{ji} / \lambda) (\partial \lambda / \partial a_{ji}) = (a_{ji} / \lambda) / s_{ij}$$

Debido a que la suma de las elasticidades de los elementos de la matriz de proyección es igual a la unidad (de Kroon *et al.* 1986, Mesterton-Gibbons 1993), se han empleado en muchos estudios para valorar la importancia relativa de los procesos demográficos en un buen número de especies (ver por ejemplo, Silvertown *et al.* 1993). Sin embargo, debido a que algunos de los elementos de las matrices implícitamente incluyen más de una tasa vital (por ejemplo, el crecimiento, que tiene un claro componente de supervivencia), debe preferirse el uso de las elasticidades de las tasas vitales por sí mismas, más que las elasticidades de los elementos de matriz de las cuales se componen (Franco y Silvertown 2004). Aquí se calcularon las elasticidades de las tasas vitales (*i.e.*, supervivencia, crecimiento y fecundidad) de las matrices anuales en las tres especies de mamilarias según lo describen Zuidema y Franco (2001). Para mayores detalles respecto al uso de las tasas vitales en demografía comparativa, ver Franco y Silvertown (2004).

## 2. Serotinia y variabilidad ambiental

### 2.1. El grado de serotinia vs la variabilidad ambiental

El grado de serotinia de las cinco poblaciones fue correlacionado con medidas indirectas de productividad potencial (o su inverso, la dureza del ambiente) y diferentes medidas de variabilidad ambiental. El grado de serotinia poblacional ( $R_{población}$ ) fue calculado como el promedio de los valores individuales de  $R$  en cada población (ver *Capítulo II*). Usando datos mensuales, se calcularon la temperatura media anual y la precipitación y evaporación total anuales para los años con información disponible en cada estación. El déficit hídrico anual fue estimado como la diferencia entre la precipitación media anual y la evaporación media anual. Los coeficientes de variación (CV) de la temperatura media anual, precipitación total anual y evaporación media anual fueron empleados como medidas de la variabilidad ambiental.

Dos tipos de análisis fueron llevados a cabo. Primeramente, se supuso la independencia taxonómica de las especies y poblaciones, tratándoseles como puntos independientes (*TIPs analyses sensu* Silvertown y Dodd 1996). Debido a que para las dos poblaciones de *M. hernandezii* tan sólo se contaba con una estación meteorológica (Tepelmeme), su valor de  $R_{población}$  se calculó como el promedio de las dos poblaciones. Esto redujo el tamaño de la muestra a cuatro poblaciones o puntos. En segundo lugar se

consideró la diferenciación filogenética entre especies y poblaciones y se realizó un análisis por contrastes filogenéticos independientes (*PICs sensu* Silvertown y Dodd 1996). La clasificación taxonómica empleada fue la de Guzmán y colaboradores (2003), en la que *M. napina* y *M. hernandezii* corresponden a la serie Longiflorae y *M. solisioides* a la serie Lasiacanthae. Cuando las especies tenían más de una población, éstas se trataron como bifurcantes. Esto produjo un árbol con cuatro ramas, completamente resuelto y tres contrastes. Los análisis se realizaron con el programa CAIC (Purvis y Rambaut 1995), con cada variable transformada logarítmicamente y suponiendo longitudes constantes de las ramas. Como es usual en este método, a los contrastes resultantes se les realiza una regresión a través del origen y se prueba la significancia de cada relación.

## 2.2. Efecto de la serotinia y la variabilidad ambiental en $\lambda$

### 2.2.1. Ambiente constante

Para modelar el efecto del grado de serotinia y un ambiente constante en el tiempo sobre  $\lambda$ , entendida como una medida de la adecuación (Stearns 1992), se modificó el ciclo de vida de las *Mammillaria* empleado en la sección de *Demografía descriptiva* (ver la sección 1.1 *Análisis de datos*). Básicamente, la categoría de los adultos se redujo de tres a sólo una etapa (A), resultando la estructura general de las matrices de las tres especies como la mostrada en la Tabla 3.3. El significado y método de cálculo de las probabilidades de transición y las fecundidades son los mismos que los descritos en la sección 1.1.

**Tabla 3.3.** Matriz de proyección típica empleada para analizar el impacto de la variabilidad ambiental y el grado de serotinia en la adecuación de los cactus en las tres especies de *Mammillaria*. La notación general  $a_{ij}$  ha sido sustituida por otra que representa: **s**, supervivencia; **c**, crecimiento; **r**, reproducción; **rt**, retrogresión y **g**, germinación de las semillas.

Clase	<b>S</b>	<b>P</b>	<b>I</b>	<b>J</b>	<b>A</b>
<b>S</b>	<b>s<sub>11</sub></b>			<b>r<sub>14</sub></b>	<b>r<sub>15</sub></b>
<b>P</b>	<b>g<sub>21</sub></b>	<b>s<sub>22</sub></b>		<b>r<sub>24</sub></b>	<b>r<sub>25</sub></b>
<b>I</b>		<b>c<sub>32</sub></b>	<b>s<sub>33</sub></b>	<b>rt<sub>34</sub></b>	<b>rt<sub>35</sub></b>
<b>J</b>			<b>c<sub>43</sub></b>	<b>s<sub>44</sub></b>	<b>rt<sub>45</sub></b>
<b>A</b>			<b>c<sub>53</sub></b>	<b>c<sub>54</sub></b>	<b>s<sub>55</sub></b>

El grado de serotinia considerado en el análisis varió desde 0 hasta 100%, es decir, de la liberación de la totalidad de las semillas producidas cada temporada reproductiva hasta su retención total en los tallos. Los elementos en las matrices de proyección que se modificaron para la variación en el grado de serotinia (parámetro  $S$ ) fueron los de la fecundidad, tanto vía las semillas ( $r_{1j}$ , Ecuación 3.3), como por medio de las plántulas ( $r_{2j}$ , Ecuación 3.4).

En los análisis se empleó para cada especie de *Mammillaria* su matriz promedio (periodo 1999-2002), calculada a partir de las tres matrices anuales de proyección (i. e. 1999-2000, 2000-2001 y 2001-2002). Para el caso de *M. hernandezii*, de la que se contaba con dos poblaciones (Loma de la Estrella y La Pedrera), la matriz empleada en los análisis se obtuvo promediando las matrices promedio de cada población. El cálculo del valor de la tasa finita de crecimiento ( $\lambda$ ) en cada grado de serotinia se obtuvo con el programa MATLAB (Mathworks 2002).

### 2.2.2. Ambiente estocástico

Para simular el efecto del grado de serotinia y de un ambiente estocástico en la adecuación ( $\lambda$ ) de los cactus de las tres especies de *Mammillaria*, se emplearon modelos matriciales estocásticos, los cuales suponen que la tasa de crecimiento poblacional depende de las condiciones presentes en las distintas matrices anuales ( $\mathbf{A}_t$ ) y que la secuencia de las matrices anuales de proyección es generada por un proceso estocástico, operando sobre un número finito de matrices, en el cual cada condición tiene una probabilidad de ocurrencia  $p_i$  (Tuljapurkar 1989, Caswell 2001).

En este análisis se utilizaron, para cada especie, las tres matrices anuales (correspondientes a los años 1999-2000, 2000-2001 y 2001-2002) obtenidas a lo largo del estudio, y cuya estructura fue similar a la ejemplificada en la Tabla 3.3. En el caso de *M. hernandezii*, cada matriz anual resultó de promediar las matrices de sus dos poblaciones (i. e., Loma de la Estrella y La Pedrera) para el mismo año. El significado y método de cálculo de las probabilidades de transición y las fecundidades son los mismos descritos en la sección 1.1 para el caso de la demografía descriptiva.

Para simular la variabilidad del ambiente, las tres matrices anuales se ordenaron en orden decreciente de acuerdo a su valor de lambda. La matriz con el mayor valor se consideró como la de un ambiente *benéfico* ( $\mathbf{A}_b$ ), la de valor intermedio como de un ambiente

*intermedio* ( $\mathbf{A}_i$ ) y la de menor valor como la de un ambiente *adverso* ( $\mathbf{A}_a$ ). Para asignar los valores de  $p_i$  a cada una de las matrices, se consideró un gradiente de variabilidad temporal en el que en un extremo la totalidad de los años fuesen benéficos ( $p_{Ab} = 1.0$ ,  $p_{Ai}$  y  $p_{Aa} = 0.0$ ), mientras que los grados intermedios de variabilidad se calcularon restando una décima de unidad al valor inicial de la probabilidad de  $\mathbf{A}_b$  ( $p = 1.0$ ) y dividiendo la probabilidad restante de manera equitativa entre  $\mathbf{A}_i$  y  $\mathbf{A}_a$ , hasta llegar a un valor de  $p_{Ab} = 0$  y  $p_{Ai}$  y  $p_{Aa} = 0.5$ . La modelación del grado de serotinia empleada en las simulaciones fue idéntica a la descrita para el caso del ambiente constante (ver sección 2.2.1).

Para estimar lambda en cada combinación del grado de serotinia y la variabilidad ambiental, se realizaron 30 corridas de 1,000 iteraciones cada una, descartándose las primeras 50 iteraciones para evitar efectos transitorios. En cada corrida se calculó  $\lambda$  considerando (Caswell 2001, página 396):

$$\ln\lambda_i = \ln N_{i+1} - \ln N_i$$

$$\ln\lambda = \sum \ln\lambda_i / (T-1)$$

donde,  $N_i$  y  $N_{i+1}$  son las densidades poblacionales en las iteraciones  $i$  e  $i+1$ , respectivamente, y  $T$  es el número de intervalos de tiempo (número de iteraciones) en los cuales se basa el estimado. Finalmente, los 30 valores de  $\ln\lambda$  obtenidos de las corridas se promediaron para obtener el valor de adecuación de la combinación particular de grado de serotinia y variabilidad ambiental.

## Resultados

### 1. Demografía descriptiva

Las tasas finitas de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) calculadas para las poblaciones de las tres especies de *Mammillaria* en las poblaciones estudiadas se muestran en la Tabla 3.4. La población con las tasas de crecimiento más bajas, para cualquiera de los años, fue la de *M. solisoides* en Petlalcingo, cuyo valor más alto fue de 0.895 (intervalo de confianza, I. C., 95%, 0.859 - 0.931) en 2001-2002. Las poblaciones de *M. napina* y *M. hernandezii* tampoco registraron valores de  $\lambda$  mayores a la unidad, sin embargo, en 1999-2000 y 2001-2002, los intervalos de confianza en ambas especies apuntan a que  $\lambda$  pudo ser mayor a la unidad.

**Tabla 3.4.** Tasa finita de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) calculada para las matrices anuales y la matriz promedio en las poblaciones de las tres especies de *Mammillaria*. Entre paréntesis se muestran los valores de  $\lambda$  considerando su intervalo de confianza, inferior y superior, al 95%.

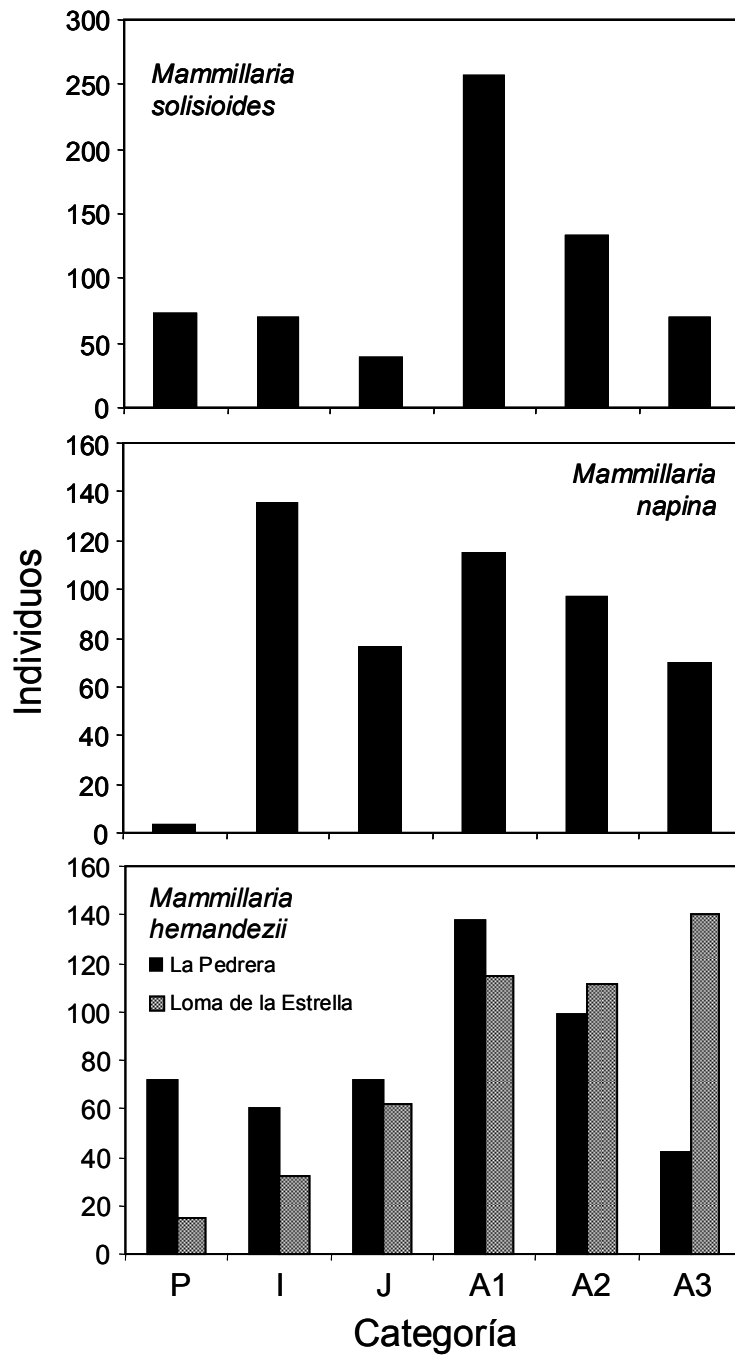
<b>Especie y población</b>	<b>1999-2000</b>	<b>2000-2001</b>	<b>2001-2002</b>	<b>Promedio</b>
<i>Mammillaria solisioides</i>				
Petalcingo	<b>0.772</b> (0.771 - 0.773)	<b>0.793</b> (0.759 - 0.827)	<b>0.895</b> (0.859 - 0.931)	<b>0.788</b> (0.766 - 0.81)
<i>Mammillaria napina</i>				
Azumbilla	<b>0.99</b> (0.966 - 1.014)	<b>0.939</b> (0.896 - 0.982)	<b>0.975</b> (0.946 - 1.004)	<b>0.967</b> (0.926 - 1.008)
<i>Mammillaria hernandezii</i>				
Loma de la Estrella	<b>0.948</b> (0.913 - 0.983)	<b>0.913</b> (0.869 - 0.957)	<b>0.977</b> (0.890 - 1.064)	<b>0.959</b> (0.899 - 1.019)
La Pedrera	<b>0.964</b> (0.928 - 1.0)	<b>0.952</b> (0.914 - 0.99)	<b>0.994</b> (0.938 - 1.05)	<b>0.971</b> (0.926 - 1.016)

#### *Estructura poblacional*

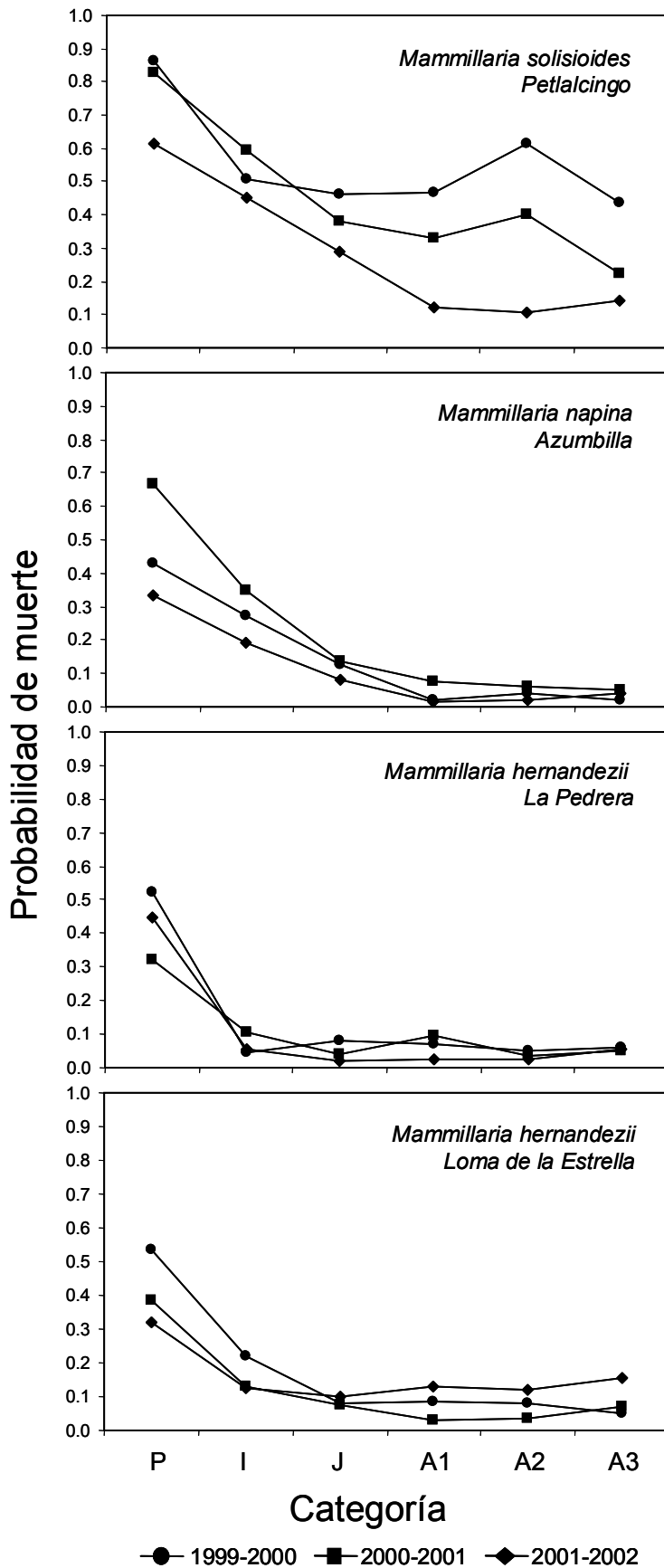
La estructura de las poblaciones de las tres especies con base en su tamaño (área) observada en 1999 se muestra en la Figura 3.2. En las poblaciones de las tres especies predominaron los individuos adultos (*M. solisioides*, 72% de la población muestreada; *M. napina*, 57%; y *M. hernandezii*, 77 y 58% de los individuos, en Loma de la Estrella y La Pedrera, respectivamente). Por su parte, las plántulas fueron un componente importante de la estructura poblacional de *M. solisioides* en Petalcingo (11%) y de *M. hernandezii* en La Pedrera (15%), así como los infantiles lo fueron en la población de Azumbilla de *M. napina* (27% de la población muestreada).

#### *Mortalidad de las plantas*

Las curvas de mortalidad de las categorías de tamaño se muestran en la Figura 3.3. En las tres especies, y para cada uno de los periodos del estudio, la probabilidad de morir de los individuos decreció conforme se avanza en las categorías de tamaño. Sin embargo, a pesar de seguir esta tendencia, la probabilidad de morir en cualquiera de las categorías de *M. solisioides* fue mayor que en las otras dos especies en todos los años estudiados. Nótese los valores particularmente altos de mortalidad de los adultos (A1, A2 y A3) que alcanzaron en el periodo 1999-2000 sus valores máximos, entre 0.5 y 0.6.



**Figura 3.2.** Estructuras poblacionales de las tres especies de *Mammillaria* observadas al inicio del estudio en 1999, clasificadas con base en su categoría de tamaño (área).



**Figura 3.3.** Probabilidad de muerte de los cactus de las tres especies de *Mammillaria* según la categoría de tamaño (área) en las poblaciones estudiadas para los tres años del estudio.



### *Valor reproductivo*

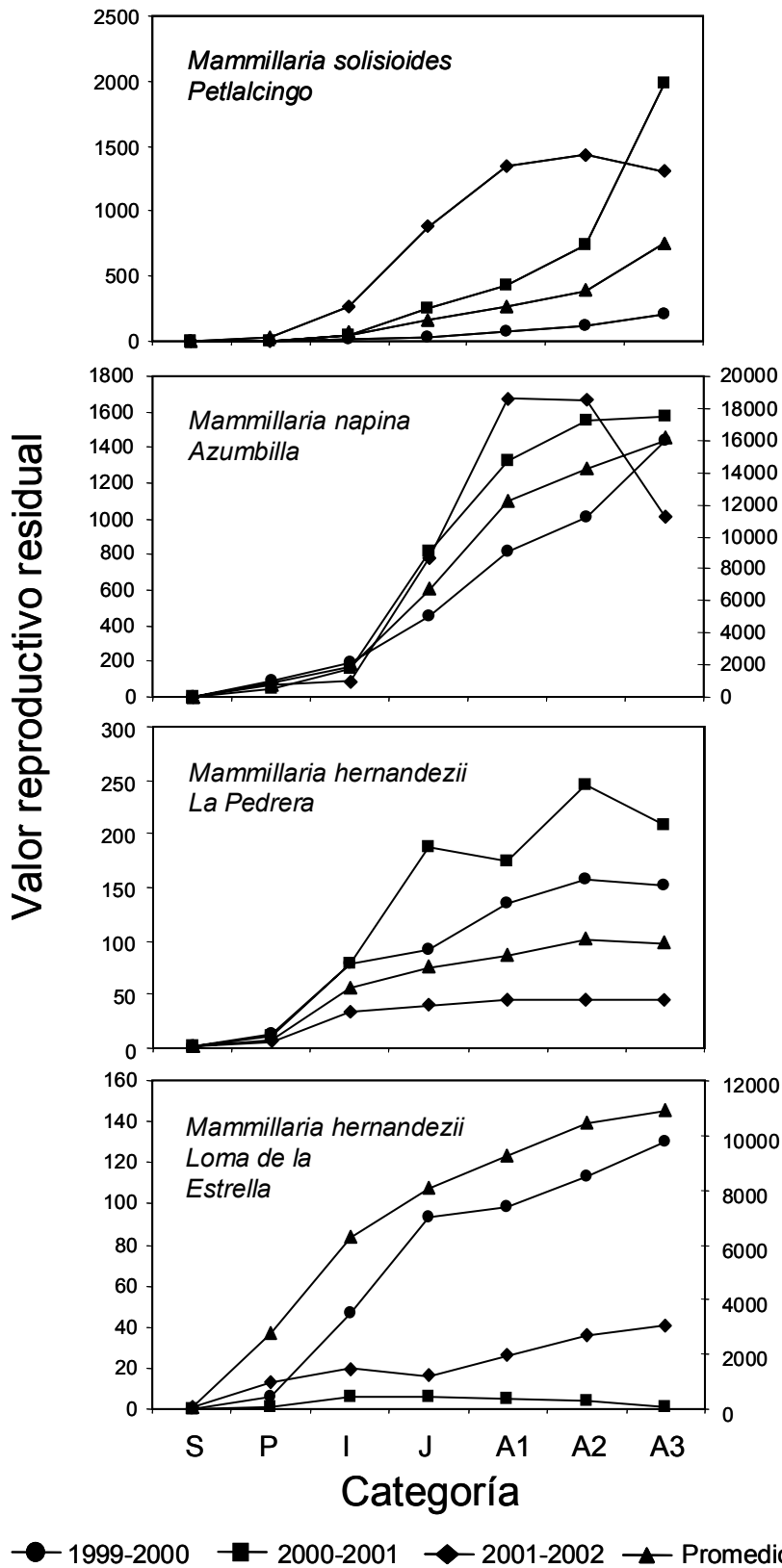
El valor reproductivo residual para cada una de las categorías de tamaño en las poblaciones de las tres especies se grafica en la Figura 3.4. La tendencia general apunta al incremento del valor reproductivo relativo con el aumento del área de las plantas. Sin embargo, para la población de *M. hernandezii* en Loma de la Estrella entre 2000 y 2001, los valores reproductivos más altos se observaron en los juveniles e infantiles.

### *Elasticidades*

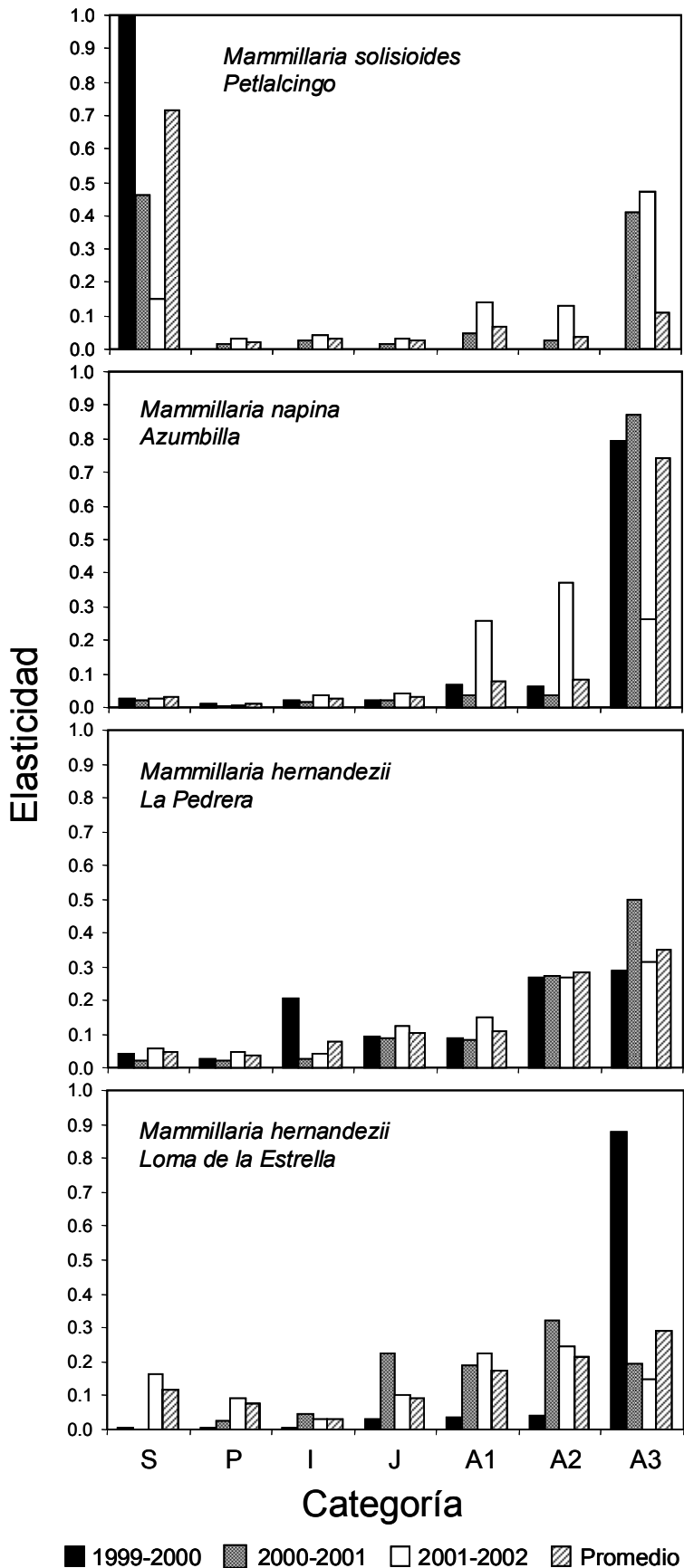
En la Figura 3.5 se aprecian las elasticidades por categoría de tamaño para las poblaciones de las tres especies. En el caso de las poblaciones de *M. napina* y *M. hernandezii*, la elasticidad se concentró en las categorías de los adultos (periodo 1999-2002, *M. napina* = 0.905, y *M. hernandezii* = 0.736 y 0.680, en Loma de la Estrella y La Pedrera, respectivamente). En contraste, la elasticidad por categoría en *M. solisoides* tuvo su valor máximo en las semillas en 1999-2000 (0.994), disminuyendo a 0.462 y 0.15 en los periodos 2000-2001 y 2001-2002, respectivamente. Este descenso en la elasticidad de la etapa de semillas en esta especie entre años consecutivos se acompañó por el crecimiento de la elasticidad de las categorías de adultos, que pasaron de 0.002 en 1999-2000 a 0.482 y 0.744 en 2000-2001 y 2001-2002, respectivamente.

### *Tasas vitales*

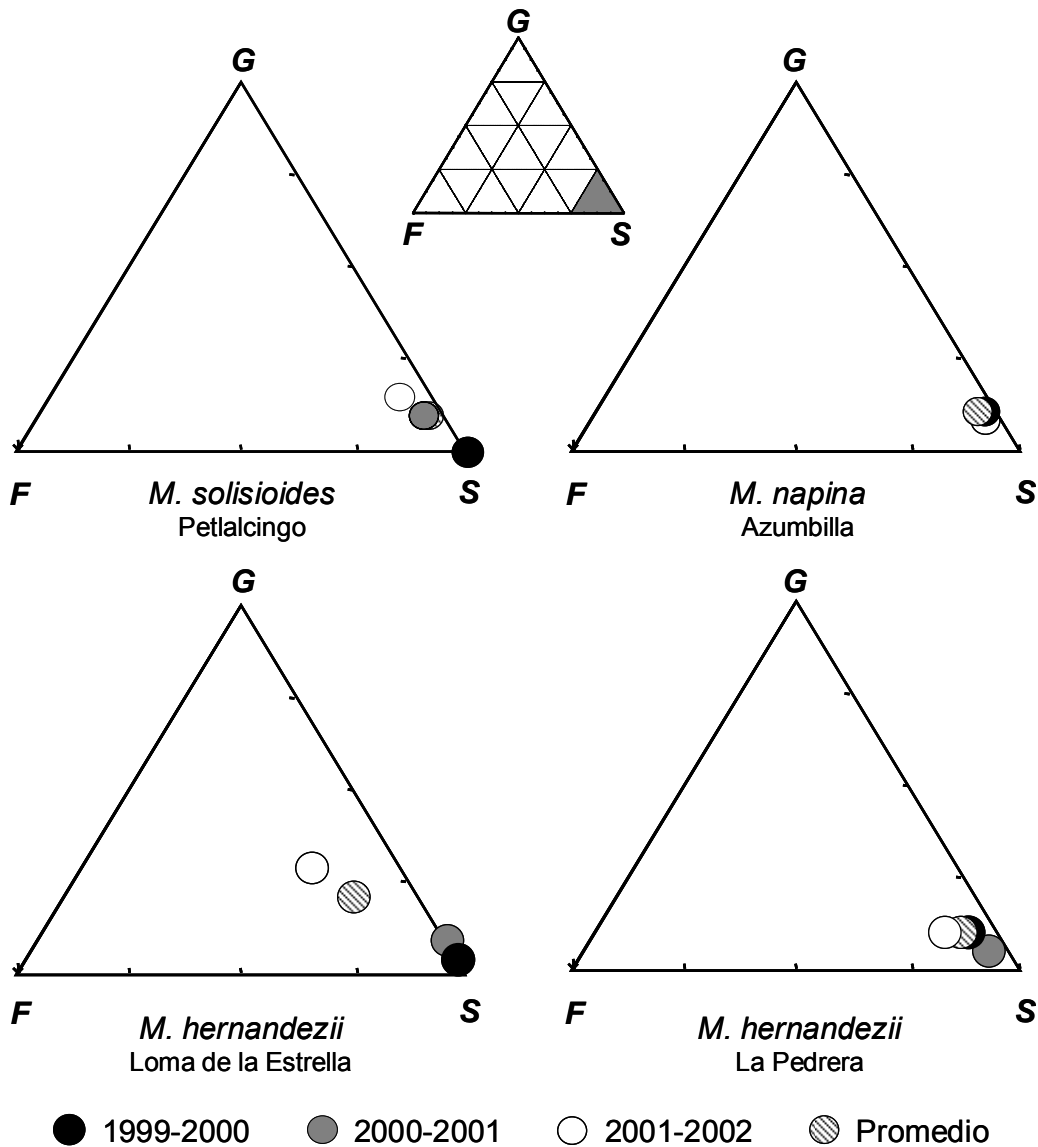
Las tasas vitales (*i. e.*, supervivencia, crecimiento y fecundidad) calculadas para cada población y año de estudio se graficaron, por especie, en una gráfica ternaria como se muestra en la Figura 3.6. Las poblaciones de las tres especies ocuparon una porción pequeña en el vértice *S* del triángulo de elasticidad. En *M. solisoides*, la elasticidad de la supervivencia nunca fue menor al 94% de la elasticidad total; en *M. napina* no bajó del 97.3% y en *M. hernandezii*, los valores más bajos fueron de 87.7 y 94.8% en La Pedrera y Loma de la Estrella, respectivamente. La elasticidad de la fecundidad nunca excedió el 2% de la elasticidad total en *M. solisoides*, 0.7% en *M. napina* y el 5 y 2% en *M. hernandezii*, en sus poblaciones en la Loma de la Estrella y La Pedrera, respectivamente. La población de *M. napina* en Azumbilla mostró escasa variación en sus tasas vitales en el periodo bajo estudio; en contraste, la población de la Loma de la Estrella de *M. hernandezii* fue la más variable, debido principalmente a las diferencias en las elasticidades de la supervivencia y el crecimiento entre años.



**Figura 3.4.** Valor reproductivo residual según las categorías de tamaño (área) de las tres especies de *Mammillaria* en las poblaciones estudiadas, calculado a partir de las matrices de proyección anuales y la matriz promedio. En *M. napina*, el eje secundario corresponde al periodo 2000-2001, mientras que en la población de *M. hernandezii* de la Loma de la Estrella corresponde a 1999-2000.



**Figura 3.5.** Elasticidad según la categoría de tamaño (área) de las tres especies de *Mammillaria* en las poblaciones estudiadas, calculada a partir de las matrices de proyección anuales y la matriz promedio.



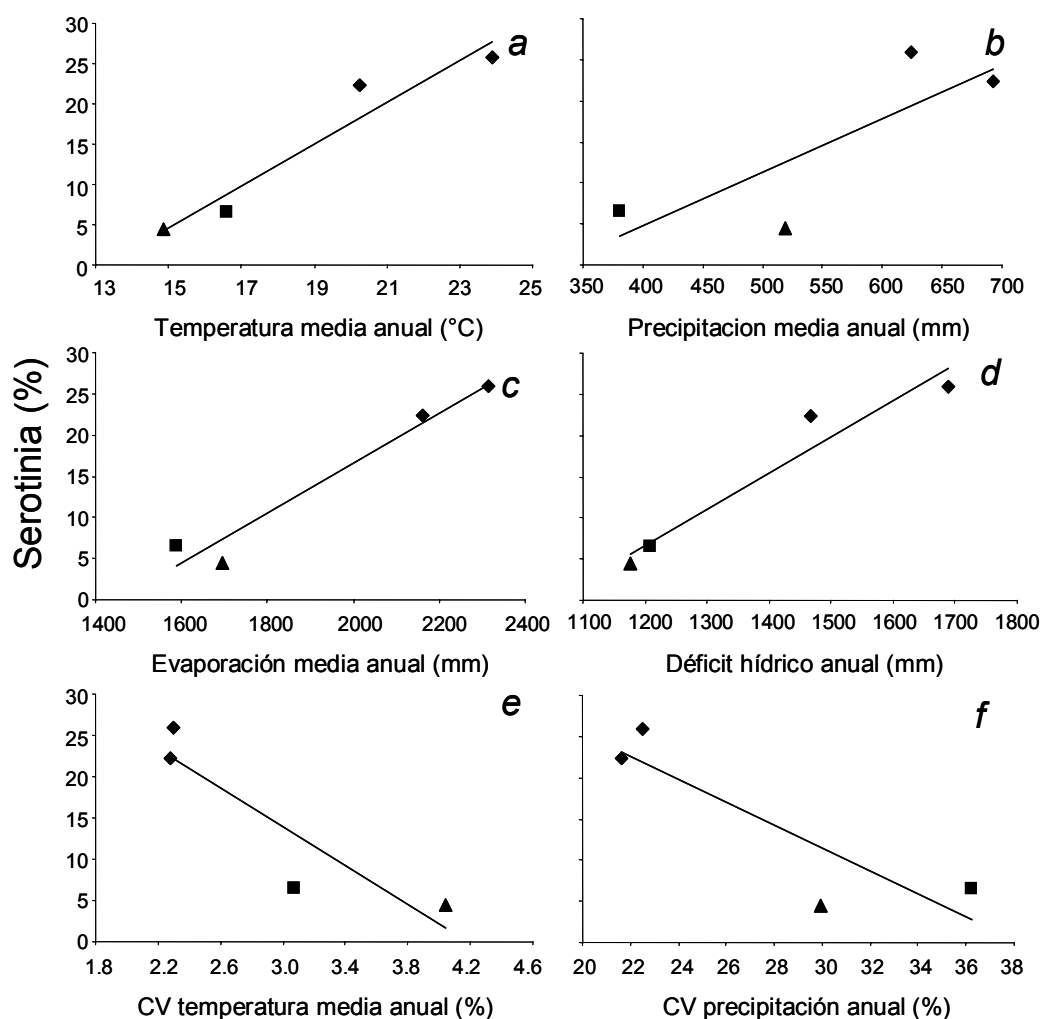
**Figura 3.6.** Distribución de las poblaciones de las tres especies de *Mammillaria* en el espacio definido por las tasas vitales: supervivencia (S), crecimiento (G) y fecundidad (F), calculadas a partir de las matrices anuales de proyección y la matriz promedio. Para observar con mayor detalle la distribución de las poblaciones, tan sólo se ha dibujado la sección del triángulo representada en gris en el triángulo de elasticidad mostrado en la parte superior de la figura.

## 2. Serotinia y variabilidad ambiental

### 2.1. El grado de serotinia vs la variabilidad ambiental

Los resultados de los TIPs entre las variables ambientales y el grado de serotinia en las poblaciones estudiadas se muestran en la Figura 3.7. La serotinia ( $R_{población}$ , ver *Capítulo II*, sección de *Análisis de datos*) mostró una relación positiva con la temperatura media anual (Figura 3.7a) y fue significativa según los análisis de TIPs ( $r_{TIP} = 0.96$ ; el valor crítico para

todas las correlaciones de los TIPs mostrados en la Figura 3.7 es  $r_{TIP[0.05]} = 0.95$ ), pero no en los PICs ( $r_{PIC} = 0.91$ ; el valor crítico para los PICs fue  $r_{PIC[0.05]} = 0.997$ ). Las temperaturas medias anuales más altas fueron registradas en las poblaciones de *M. solisoides* (cerca de 7 y 9°C por arriba de las obtenidas en las poblaciones de *M. napina* y *M. hernandezii*, respectivamente).



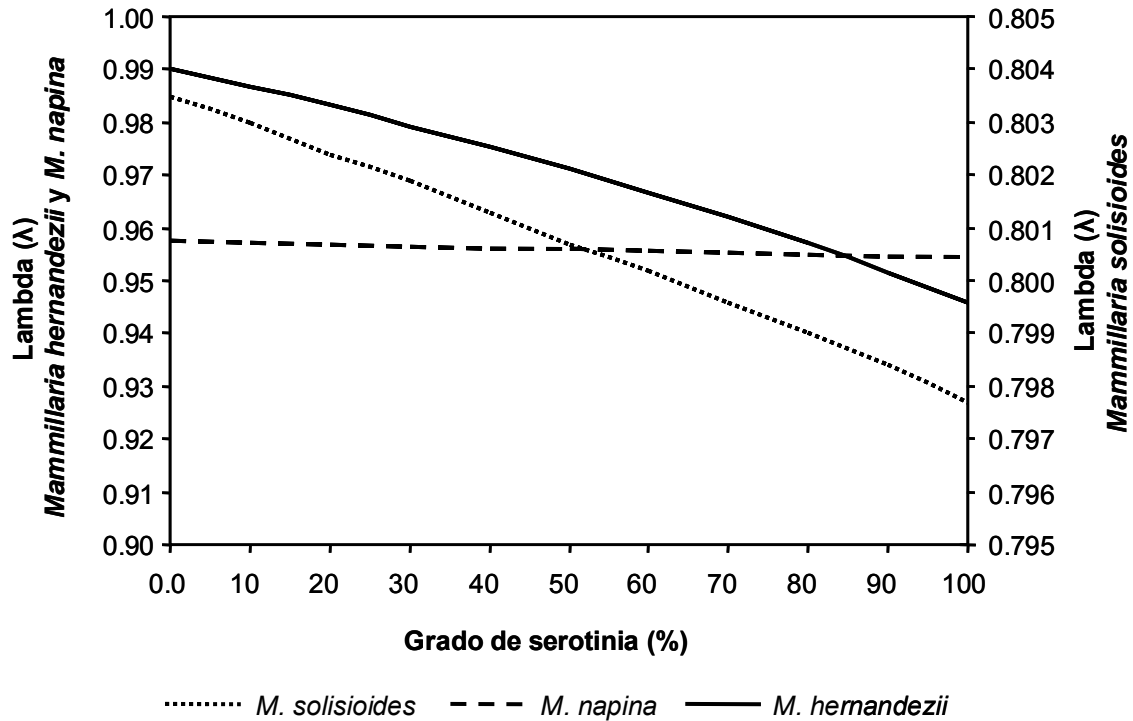
**Figura 3.7.** Relación entre el grado de serotinia ( $R_{población}$ ) y las variables climáticas medias anuales (**a**, temperatura; **b**, precipitación; **c**, evaporación; y **d**, déficit hídrico) y su variabilidad entre años (**e**, coeficiente de variación (CV) de la temperatura; y **f**, CV de la precipitación) en las poblaciones de las tres especies de *Mammillaria*. Los rombos corresponden a las poblaciones de *M. solisoides* (siendo Petlalcingo la más serótina de ellas), los cuadros a la población de *M. napina* (Azumbilla) y los triángulos al promedio de las poblaciones de *M. hernandezii*.

La precipitación anual fue más alta en las poblaciones de *M. solisoides* (cerca de 280 y 140 mm más que las de *M. napina* y *M. hernandezii*, respectivamente), pero esta relación no fue significativa ni para los TIPs o los PICs (Figura 3.7b;  $r_{\text{TIP}} = 0.82$ ,  $r_{\text{PIC}} = 0.57$ ). La evaporación media anual fue menor en poblaciones de *M. napina* y *M. hernandezii* que en poblaciones de *M. solisoides* (Figura 3.7c;  $r_{\text{TIP}} = 0.98$ ,  $r_{\text{PIC}} = 0.88$ ), mientras que el déficit hídrico anual fue mayor en las poblaciones de *M. solisoides* (cerca de 1,580 mm) que en las poblaciones de *M. napina* (1,200 mm) y *M. hernandezii* (1,170 mm) (Figura 3.7d;  $r_{\text{TIP}} = 0.97$ ,  $r_{\text{PIC}} = 0.89$ ). Las poblaciones de *M. hernandezii* fueron las que sufrieron de mayor variabilidad en la temperatura entre años, seguidas por las de *M. napina* y *M. solisoides* (Figura 3.7e;  $r_{\text{TIP}} = -0.88$ ,  $r_{\text{PIC}} = -0.74$ ). *M. napina* tuvo la mayor variabilidad entre años en lo que respecta a la precipitación anual, seguida por las poblaciones de *M. hernandezii* y *M. solisoides* (Figura 3.7f;  $r_{\text{TIP}} = -0.9$ ,  $r_{\text{PIC}} = -0.94$ ).

## 2.2. Efecto de la serotinia y la variabilidad ambiental en $\lambda$

### 2.2.1. Ambiente constante

En un ambiente temporalmente constante, el incremento del grado de serotinia tuvo un efecto negativo en la adecuación de los cactus ( $\lambda$ ) en las tres especies de *Mammillaria* (Figura 3.8). La especie en la que se registró el descenso más importante de  $\lambda$  por el aumento en el grado de serotinia fue *M. hernandezii*, que descendió de 0.99 sin serotinia hasta 0.95 con la retención del 100% de las semillas producidas. En contraste, los cactus de *M. napina* fueron los menos afectados por la retención de las semillas con tan sólo una diferencia de tres milésimas de unidad observada: de 0.957 a 0.954 con 0 y 100% de serotinia, respectivamente. En *M. solisoides*, la diferencia fue de aproximadamente seis milésimas en su valor de  $\lambda$ : de 0.804 a 0.798.

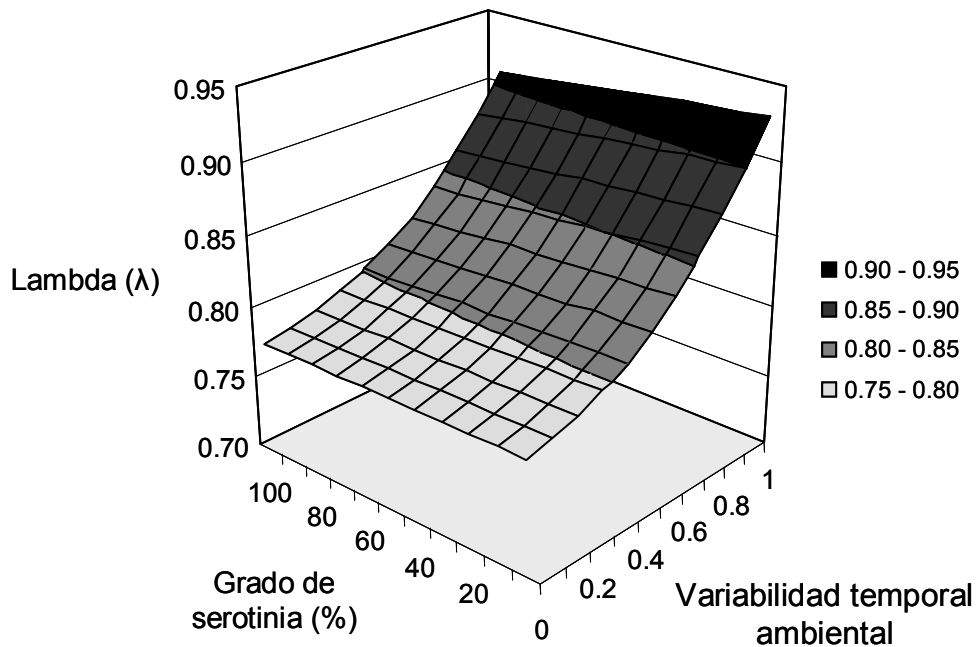


**Figura 3.8.** La tasa finita de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) versus el grado de serotinia considerando un ambiente constante en el tiempo en las tres especies de *Mammillaria*.

### 2.2.2. Ambiente estocástico

Los modelos estocásticos desarrollados para conocer el efecto del grado de serotinia y la variabilidad ambiental en  $\lambda$  demostraron, para las tres especies, que el aumento de la variabilidad temporal en el ambiente y el grado de serotinia producen valores de la tasa finita de crecimiento poblacional menores que los obtenidos en ambientes estables y sin serotinia (Figuras 3.9, 3.10 y 3.11).

En *M. solisoides*, el mayor valor de adecuación ( $\lambda = 0.927$ ) ocurrió en ausencia de serotinia (0%) y variabilidad ambiental ( $p_{Ab} = 1.0$ ), mientras que el valor más bajo ( $\lambda = 0.778$ ) correspondió a la serotinia máxima (100%) y variabilidad ambiental temporal donde  $p_{Ai}$  y  $p_{Aa}$  fueron iguales a 0.5 (Figura 3.9). Tanto en *M. napina* como en *M. hernandezii* se encontraron comportamientos similares al referido en *M. solisoides* (Figuras 3.10 y 3.11, respectivamente).



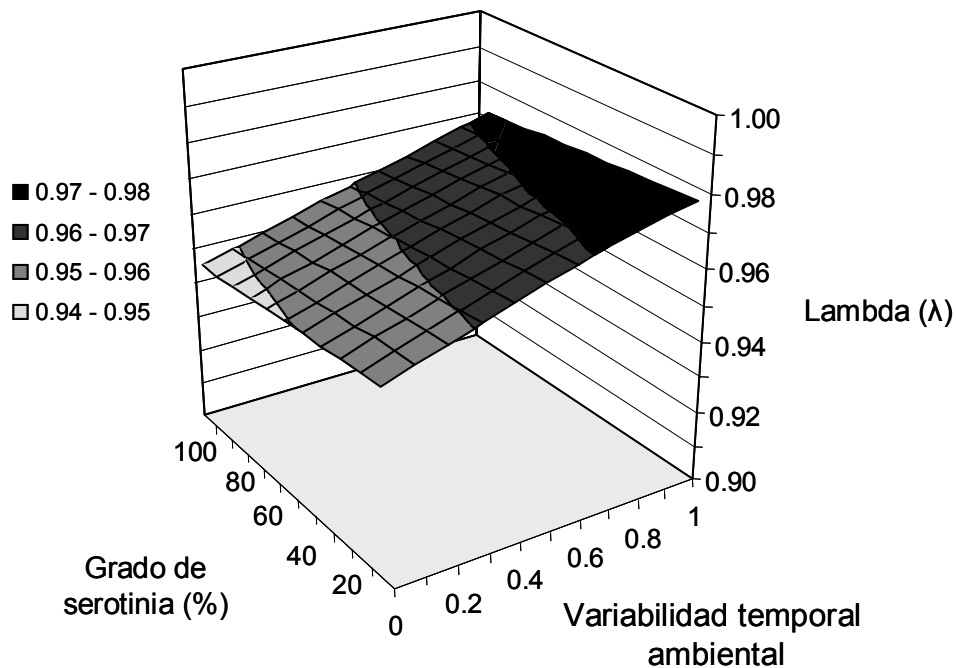
**Figura 3.9.** Topografía adaptativa del efecto del grado de serotinia y la variabilidad estocástica del ambiente sobre la adecuación ( $\lambda$ ) de los cactus de *Mammillaria solisoides*. Un valor igual a la unidad en la variabilidad ambiental denota un ambiente de años *benéficos* consecutivos, mientras que el cero se refiere a un ambiente variable con años *intermedios* y *adversos* equiprobables.

A partir de estas topografías se calcularon, para las tres especies, las pendientes de las líneas que relacionan el efecto del grado de serotinia sobre lambda en cada nivel de variabilidad ambiental (Figura 3.12). Esto es equivalente a  $d\lambda/dS$  para diferentes valores de  $p_{Ai}$ . Se puede observar que el efecto de la serotinia sobre la adecuación de las plantas difirió entre especies y dentro de cada una de ellas según el nivel de variabilidad temporal en el ambiente. En *M. solisoides*, conforme se reduce la variabilidad temporal del ambiente, el aumento del grado de serotinia afecta negativamente con mayor fuerza los valores de  $\lambda$  (es decir, con pendientes cada vez más negativas). En *M. hernandezii* y *M. napina*, el efecto de la serotinia sobre lambda sigue curvas de apariencia parabólica, con valores intermedios más negativos que en los extremos de la variabilidad temporal del ambiente. Los efectos negativos más significativos del incremento del grado de serotinia en  $\lambda$  se observaron en *M. napina* y *M. hernandezii* en niveles de variabilidad de 0.6 y 0.8, respectivamente.



## Discusión

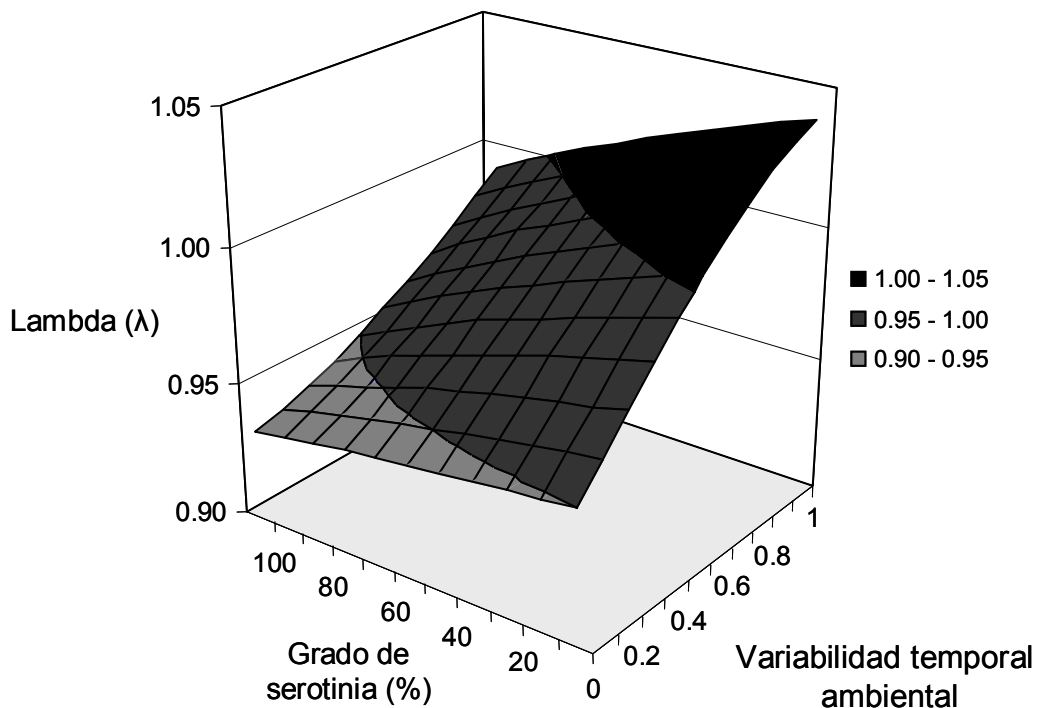
La serotinia constituye, para muchas especies de los matorrales esclerófilos y xerófilos, así como de los bosques de coníferas, la mejor estrategia para escapar a la variabilidad temporal del ambiente. En las especies dependientes del fuego (*piriscentes sensu* Lamont 1991), dicha variabilidad está determinada por la frecuencia e intensidad de los incendios, las cuales aparentemente tienen un efecto importante en determinar el grado con el cual los árboles y arbustos retienen las semillas en sus copas (*i. e.*, el grado de serotinia), como ha sido descrito para algunas especies de *Banksia* (Cowling y Lamont 1985).



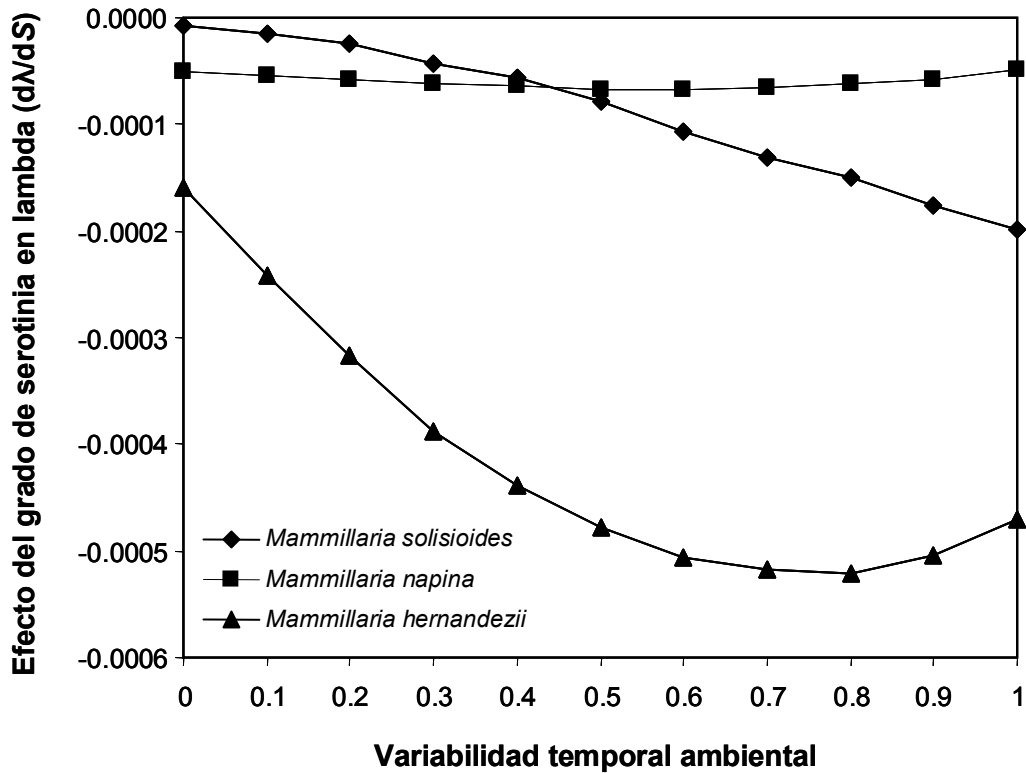
**Figura 3.10.** Topografía adaptativa del efecto del grado de serotinia y la variabilidad estocástica del ambiente sobre la adecuación ( $\lambda$ ) de los cactus de *Mammillaria napina*. Un valor igual a la unidad en la variabilidad ambiental denota un ambiente de años *benéficos* consecutivos, mientras que el cero hace referencia a un ambiente variable con años *intermedios* y *adversos* equiprobables.

### El grado de serotinia vs la variabilidad ambiental

En el caso de las mamilarias serótinas, se trabajó con la hipótesis de que la variabilidad temporal de las zonas áridas, caracterizada por la impredecibilidad del volumen de precipitación durante las temporadas de lluvias y entre temporadas (Whitford 2002), podría ser la fuerza detrás de la evolución de la serotinia, como ya se ha sugerido para algunas plantas serótinas del Desierto del Negev y el Namib (Ellner y Shmida 1981, Günster 1992). Para probarla, en este capítulo se abordaron dos líneas. Por un lado, a través del análisis de los datos climatológicos disponibles y su correlación con los grados de serotinia observados en las localidades naturales de las especies y, por otro, con el uso de la información demográfica y su incorporación en modelos estocásticos para simular los efectos del grado de serotinia y la variabilidad temporal del ambiente en la adecuación de las plantas.



**Figura 3.11.** Topografía adaptativa del efecto del grado de serotinia y la variabilidad estocástica del ambiente sobre la adecuación ( $\lambda$ ) de los cactos de *Mammillaria hernandezii*. Un valor igual a la unidad en la variabilidad ambiental denota un ambiente de años *benéficos* consecutivos, mientras que el cero hace referencia a un ambiente variable con años *intermedios* y *adversos* equiprobables.



**Figura 3.12.** La variabilidad temporal del ambiente *versus* el efecto de grado de serotinia sobre  $\lambda$  en las tres especies de *Mammillaria*. Valores cercanos a cero apuntan a efectos no significativos del aumento del grado de serotinia sobre lambda, mientras que valores más negativos indican reducciones de los valores de lambda con grados crecientes de serotinia. Un valor igual a la unidad en la variabilidad ambiental denota un ambiente de años *benéficos* consecutivos, mientras que el cero hace referencia a un ambiente variable con años *intermedios* y *adversos* equiprobables.

En el primer caso, los análisis de contrastes filogenéticamente independientes -que toman en cuenta el efecto del parentesco de las especies y sus poblaciones- no produjeron correlaciones significativas entre el grado de serotinia y las variables relacionadas con la productividad potencial (o por el contrario, la dureza del ambiente) y la variabilidad ambiental. Tan sólo los análisis que trataron a las especies y poblaciones como puntos independientes (TIPs) otorgaron significancia estadística a dos correlaciones con medidas relacionadas con la dureza del ambiente (evapotranspiración y la temperatura). En ambas correlaciones, *M. solisioides*, la especie más serótina de las *Mammillaria* estudiadas, resultó habitar los ambientes más extremos, con temperaturas medias anuales mayores entre 7 y 9°C que las

registradas en las poblaciones de *M. napina* y *M. hernandezii*, respectivamente, y con un déficit hídrico mayor entre 1,580 y 1,200 mm que en *M. napina* y *M. hernandezii*, respectivamente. Es probable que el pequeño tamaño muestral del análisis (basado en tres especies y cuatro poblaciones), aunado a series de datos climatológicos cortas e incompletas, hayan contribuido a la imposibilidad de comprobar exitosamente la relación entre variables.

#### *El valor de la serotinia en un ambiente constante*

El segundo análisis, que se enfocó en estudiar el efecto de la serotinia sobre la adecuación de los cactus, comprobó, como lo han hecho ya otros trabajos, que retardar la reproducción - como es el caso de las especies serótinas o las anuales de zonas áridas- constituye un rasgo no adaptativo en ambientes constantes (Cohen 1966, Tuljapurkar 1990, Rees 1994). En un ambiente en el que todos los años pueden ser adecuados para la germinación y el establecimiento de la progenie, cualquier retraso en la reproducción tiene un costo asociado, ya que se corre el riesgo de: 1) un genotipo particular desaparezca de la población por la muerte de sus portadores antes de que éstos se reproduzcan, y 2) ser aniquilado por la selección que, bajo estas condiciones y debido a la naturaleza multiplicativa del crecimiento poblacional, favorece la reproducción temprana (Rees 1994, 1996).

El efecto negativo del grado de serotinia sobre la tasa finita de crecimiento poblacional en un ambiente constante fue apenas perceptible en dos de las especies: en *M. napina*, la diferencia de adecuación entre los individuos con 0 y 100% de serotinia fue de tan sólo tres milésimas (0.957 vs 0.954, respectivamente), mientras que en *M. solisoides*, la diferencia fue de tan sólo seis (0.804 vs 0.798, en el mismo sentido). Claramente, la modificación de las entradas de la fecundidad que resulta de la modelación de la serotinia no tiene un impacto en la adecuación en estas especies en un ambiente constante, lo que puede explicarse por las diferencias de las contribuciones de las tasas vitales a  $\lambda$ . El cálculo de la elasticidad de las tasas vitales de las poblaciones de las tres especies de *Mammillaria* demuestra que, al igual que muchas perennes de larga vida, incluidas otras especies de cactáceas (ver Silvertown *et al.* 1993 y Franco y Silvertown 2004 para un amplio espectro de historias de vida en plantas, y Godínez-Álvarez *et al.* 2003 para cactáceas), la supervivencia es la tasa vital que más contribuye a  $\lambda$  (véase la Figura 3.6). La fecundidad, por su parte, nunca excedió, en las tres especies, el 5% del valor de la elasticidad total.

### *La serotinia en un ambiente estocástico simple*

El modelo estocástico desarrollado para evaluar el efecto sobre  $\lambda$  de un ambiente variable temporalmente y distintos grados de retención de semillas, falló en detectar valores máximos de adecuación (es decir, *EEE*, *estrategias* o *estados evolutivamente estables*) en combinaciones de alta variabilidad ambiental y niveles intermedios o altos de serotinia según lo predice la teoría de ambientes variables (ver Tuljapurkar 1990 y Rees 1994).

Al igual que en el ya referido ambiente constante, el impacto de cualquier combinación entre la variabilidad ambiental y la serotinia fue negativo si se toma como referencia el valor de  $\lambda$  en el escenario sin serotinia y variación ambiental. Aún más, los valores de la adecuación en este modelo fueron mayormente afectados por el efecto de las dos variables que en el caso de las simulaciones en ambientes constantes. Las diferencias en los valores de  $\lambda$  entre escenarios extremos (es decir, entre las combinaciones sin serotinia y sin variabilidad ambiental *versus* serotinia completa y con ambientes extremos) fueron de 0.15 unidades de adecuación en *M. solisoides*, 0.03 en *M. napina* y 0.1 en *M. hernandezii*.

Resulta interesante explorar el efecto de la serotinia en la Figura 3.12. En ella se graficaron los valores de las pendientes que relacionan el efecto del incremento del grado de serotinia con la adecuación de las plantas bajo distintos escenarios de variabilidad ambiental. En la especie más serótina (*M. solisoides*), el aumento de la variabilidad reduce de manera importante las pendientes que relacionan el efecto del grado de serotinia con la tasa finita de crecimiento, de tal manera que en el escenario donde los ambientes *intermedios* y *adversos* son equiprobables, la pendiente es cercana a cero. Ello significa que podrían coexistir plantas con distintos grados de serotinia en este tipo particular de ambiente, sin que ello produjese diferencias importantes en adecuación entre ellas. Para *M. hernandezii* esta coexistencia parecería no ser posible en virtud de las pendientes observadas a lo largo del gradiente de variación temporal.

Por otro lado, es razonable plantear dudas respecto a las bondades del modelo propuesto para representar la variabilidad natural de los ecosistemas en los que se encuentran estas especies de cactus. La imposibilidad de obtener series representativas y completas de datos climatológicos de las estaciones más cercanas a las localidades estudiadas condujo, en esta primera aproximación, a considerar un modelo estocástico simple. En este modelo, el ambiente en un momento particular es resultado del muestreo de una distribución fija de matrices, y en el que la selección de una de ellas en un momento es independiente de la selección de la matriz que le precedió (*modelo de secuencias*

*independientes e idénticamente distribuidas*, según Caswell 2001). Claramente, este modelo ignora cualquier tipo de autocorrelación en el ambiente, es decir, la posibilidad de que valores sucesivos de una variable en una serie de tiempo sean más o menos parecidos entre sí que lo que podría esperarse por azar, situación documentada en muchos ambientes naturales (ver Petchey 2000, Miramontes y Rohani 2002 y Rohani *et al.* 2004). En este sentido, es indispensable, antes de adelantar conclusiones al respecto, llevar a cabo nuevas simulaciones que permitan incorporar distintos tipos de variabilidad temporal en el ambiente de las *Mammillaria*. Sólo con base en el estudio de un amplio y completo conjunto de tipos de variabilidad ambiental y sus efectos sobre  $\lambda$ , será posible corroborar la aplicación de las predicciones de la teoría de ambientes variables con respecto al retraso de la reproducción en las especies de *Mammillaria* estudiadas.

#### *Consideraciones finales*

Además de tomar en cuenta para futuros modelos distintos tipos de variabilidad ambiental, existe al menos otra variable que podría merecer su inclusión en ellos: la mortalidad de los adultos. En la especie más serótina (*M. solisoides*), fue notable una variación importante en la mortalidad de los adultos entre temporadas: en 1999-2000, aproximadamente uno de cada dos adultos murió (Figura 3.3), lo que además de impactar significativamente el valor de la tasa de crecimiento de la población ( $\lambda = 0.772$ ), también provocó que la contribución de la elasticidad de esta categoría (Adultos:  $A1 + A2 + A3$ ) cayera significativamente, siendo de tan sólo el 0.2% de la elasticidad total para ese periodo. En 2000-2001 y 2001-2002, cuando se observó comparativamente una menor mortalidad de adultos, la elasticidad de las categorías de adultos aumentó considerablemente y sumó 48.2 y 74.4% de la elasticidad total, respectivamente. Esta variación en la mortalidad de los adultos merece especial atención. El interés se refuerza con las predicciones de los modelos numéricos de Rees (1994), quien encontró que la longevidad de plantas podría tener importantes repercusiones en la evolución del retraso reproductivo. (En su trabajo, Rees se concentra en la evolución de la latencia de las semillas, la cual es, sin duda, una forma de retraso reproductivo). Sus modelos predicen que, introduciendo variabilidad en la mortalidad de los adultos -lo cual modifica la longevidad de las plantas-, la selección podría favorecer el desarrollo de cohortes de semillas con mayores proporciones de semillas latentes. Sería esperable entonces, según Rees (1994) una correlación negativa entre la longevidad de las plantas y la fracción de semillas que

retienen en sus tallos. Sin duda, este factor resultará interesante de explorar en el caso de las *Mammillaria serótinas*.

Finalmente, también merece una atención particular el efecto que la iteroparidad podría tener en reducir la importancia de la serotinia en la adecuación de los cactus de estas especies. El hecho de que la reproducción ocurra en las mamilarias año tras año a lo largo de un largo periodo de tiempo indica que la dispersión del riesgo reproductivo ocurre en el tiempo aun en ausencia de retención de semillas en los tallos. Sería esperable entonces, según Rees (1994), una correlación negativa entre la longevidad de las plantas y la fracción de semillas que retienen en sus tallos.

## DISCUSIÓN GENERAL

### *Las mamilarias serótinas*

Todos los organismos viven en ambientes variables tanto en el tiempo como en el espacio. Sin embargo, dentro de la gama de ecosistemas, las zonas áridas son consideradas como los ambientes variables por excelencia, debido principalmente a sus patrones impredecibles de lluvias dentro y entre años. Para las plantas de estos ecosistemas, la variabilidad puede tener consecuencias demográficas importantes, entre ellas, series de años consecutivos sin condiciones favorables para el establecimiento y la reproducción (Ellner y Shmida 1981).

Dentro de las estrategias de historia de vida que han desarrollado las plantas para lidiar con la variabilidad temporal de sus ambientes, destaca el caso del retraso de la reproducción (Cohen 1966, 1967; Tuljapurkar 1990; Stearns 1992; Rees 1994). Esta estrategia es fácilmente reconocible en la germinación diferencial de las semillas en el tiempo -latencia-, como ocurre en muchas especies de anuales o hierbas de los campos agrícolas, o en la retención por más de un año de los propágulos en los conos o frutos de sus plantas madres -serotinia- (Muir y Lotan 1985, Lamont *et al.* 1991, Enright *et al.* 1998a, Clauss y Venable 2000, Venable 2007).

Detrás de ambas estrategias está la idea de que los ambientes variables favorecen soluciones que disminuyen la varianza en la adecuación, con el subsecuente costo en su valor promedio, en una estrategia conocida en la literatura como *bet hedging* (Venable 1985, Stearns 1992, Philippi 1993a, Adondakis y Venable 2004, Venable 2007). Dicho en otras



palabras, los organismos evolucionan rasgos que reducen el éxito reproductivo en el corto plazo a favor de una reducción del riesgo a largo plazo (Venable 2007).

De los dos tipos de retraso reproductivo citados, el más documentado es, sin duda, el de la latencia de las semillas, específicamente en las plantas anuales de zonas áridas, que ha estimulado abundantes estudios teóricos y experimentales (ver, por ejemplo, Cohen 1966, 1967; Venable y Lawlor 1980; Venable y Brown 1988; Philippi 1993a, b; Venable 2007). En el caso de las especies serótinas, se conoce con detalle la ecología de las especies de ambientes susceptibles al fuego -como las de los géneros *Banksia* o *Pinus*- (Lamont *et al.* 1991, Enright *et al.* 1996, 1998a, b; Lamont y Enright 2000), pero muy poco respecto a las especies de las zonas áridas.

La serotinia en las especies del género *Mammillaria* (Cactaceae) constituye un fenómeno muy interesante de explorar. Su reconocimiento formal en algunas especies se ha documentado recientemente (ver Rodríguez-Ortega y Franco 2001, *Anexo I*) y unos cuantos detalles respecto a su ecología han sido publicados (Rodríguez-Ortega *et al.* 1996, *Anexo II*). El actual trabajo constituye la continuación de este esfuerzo, pretendiendo entender con mayor detalle sus consecuencias ecológicas y las causas que pudieron promover su evolución y mantenimiento. También es, hasta donde se tiene noticia, el primero que trata en detalle las consecuencias demográficas de la serotinia en especies de zonas áridas.

A diferencia de la mayoría de las especies del género, los frutos maduros de las mamilarias serótinas no se exhiben sobre la cubierta de espinas, sino que permanecen parcialmente incluidos dentro de los tallos de las plantas. Si las semillas no consiguen dispersarse, los frutos intactos o las semillas desnudas quedan en los tallos, formando un banco de semillas en su interior. Conforme los cactus crecen, los tubérculos generados en el ápice desplazan a los tubérculos viejos hacia la parte inferior del tallo, con lo que las semillas retenidas migran y quedan, eventualmente, dentro de los tallos por debajo de la superficie del suelo. Tan sólo la herbivoría o la muerte de las plantas consiguen liberar las semillas, por lo que podrían considerarse como serótinas *necriscentes* (*sensu* Lamont 1991), un tipo de serotinia no estudiado en profundidad hasta la fecha.

#### *Grado de serotinia, germinación y latencia de las semillas en los cactus seróticos*

La serotinia debe ser sin duda un rasgo importante de la historia de vida de los cactus de las especies estudiadas, y prueba de ello es la cantidad de semillas -del total que una planta produce durante su vida reproductiva- que puede quedar dentro de sus tallos. En la muestra

de plantas colectada para conocer la magnitud de la serotinia en las tres especies, el 13% de los individuos de *M. solisoides* (la especie más serótina), retuvieron entre el 70 y 80% de las semillas producidas durante su vida reproductiva, mientras que en una de las especies menos serótinas (*M. napina*), el 2.5% de la muestra de individuos retuvo entre el 30 y 40% de las semillas producidas.

Aunque a primera vista la retención de las semillas por los cactus podría parecer débil en comparación a los niveles registrados en otras especies serótinas (e. g., *Banksia* y *Pinus*; ver McMaster y Zedler 1981, Cowling y Lamont 1985), los cactus seróticos podrían ser más efectivos custodiando a su progenie. En las tres especies estudiadas, más del 70% de las semillas estuvieron vivas después de permanecer ocho años en los tallos de sus plantas madre, mientras que en *Banksia hookeriana*, por ejemplo, se ha encontrado que el 50% de las semillas acumuladas puede perderse después de diez años (Enright *et al.* 1996) y en *Pinus torreyana*, solamente el 5% de las semillas permanece en las plantas madre después de quince años (McMaster y Zedler 1981). Las observaciones efectuadas en campo sugieren que una pequeña fracción de las semillas muere por agentes externos a sus plantas madre, con lo que el factor más importante afectando la supervivencia de las semillas en las *Mammillaria* serótinas es su propia senescencia. En consecuencia, las proporciones de semillas retenidas por vida reproductiva en los cactus podrían no ser del todo diferentes a las observadas en otras especies serótinas.

#### *Germinación, viabilidad y latencia*

Los resultados obtenidos de los experimentos de germinación también parecen reforzar la importancia de la serotinia como posible respuesta de las plantas a la variabilidad temporal ambiental. Aun cuando la longevidad de las semillas parece ser un rasgo común a las Cactaceae (Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes 2000), uno de los resultados más interesantes mostró que después de ocho años de retención más del 70% de las semillas de las tres especies están vivas. Además, una alta fracción de ellas permanece en estado latente: en *M. solisoides*, la especie más serótina, se registraron las mayores fracciones de semillas latentes, con valores cercanos al 70% de las semillas de ocho años de edad recuperadas. En contraste, las especies con las fracciones latentes más pequeñas fueron también las especies menos serótinas. Este hecho permite suponer que, de sobrevivir en el suelo, las semillas liberadas de sus plantas madre podrían, dada la latencia que presentan, extender su

periodo de germinación por al menos uno o varios años más, lo que incrementaría aún más la probabilidad de encontrar un año benéfico para su germinación y establecimiento.

#### *Serotinia y variación ambiental versus lambda*

El modelo desarrollado para conocer el efecto del grado de la serotinia en la tasa finita de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) en un ambiente constante, ratificó las predicciones de los trabajos que señalan a la serotinia como un rasgo no adaptativo en ambientes constantes (e. g., Cohen 1966, Tuljapurkar 1990, Rees 1994, 1996). En ellos, la selección natural podría actuar implacablemente sobre los fenotipos serótinicos, eliminándolos y provocando que eventualmente la proporción de ellos en la población sea insignificante en comparación a aquéllos que se reprodujeron rápidamente. Claramente, la selección natural favorecerá la reproducción temprana en ambientes estables (Rees 1996).

En el mismo sentido, y en contra de las predicciones de la teoría de ambientes variables (Tuljapurkar 1990, Rees 1994), el modelo estocástico propuesto para evaluar el efecto conjunto de un ambiente variable en el tiempo y la retención de semillas falló en detectar valores máximos de adecuación (es decir, *estrategias* o *estados evolutivamente estables*, *EEE*) en combinaciones de niveles intermedios o altos de variabilidad ambiental y serotinia.

Parece probable que el modelo estocástico elegido, el más simple en su concepción dentro de la familia de los modelos estocásticos (ver Caswell 2001), resultara inapropiado para capturar la esencia de la variabilidad temporal que impera en los ambientes naturales de estas plantas. El modelo, que supone la independencia entre ambientes sucesivos debido a la selección de las matrices con base en una distribución fija, podría ser muy restrictivo. Como se ha discutido en el *Capítulo III*, este modelo podría haber ignorado cualquier tipo de autocorrelación en el ambiente. En particular, la posibilidad de que valores sucesivos de una variable en una serie de tiempo sean más parecidos entre sí que lo que podría esperarse por azar, situación documentada en otros ambientes naturales, podría ser factible de observarse en los hábitats de estas especies de cactáceas (ver Petchey 2000, Miramontes y Rohani 2002 y Rohani *et al.* 2004). El examen de las series de tiempo obtenidas para las distintas estaciones meteorológicas parecerían comprobarlo en algunos casos, pero resultan muy cortas para llevar a cabo análisis que permitan encontrar patrones de variación claros.

En este sentido, antes de adelantar conclusiones que descarten a la variabilidad ambiental como la fuerza más importante detrás de la serotinia en estas especies de cactáceas, debe estudiarse la variabilidad temporal de las localidades de estas plantas y

formularse nuevos modelos que incorporen esta información. Sólo así podrán comprobarse, o refutarse tal vez, si las predicciones de la teoría de ambientes variables con respecto al retraso de la reproducción se cumplen en las especies serótinas de *Mammillaria* estudiadas.

#### *Variabilidad en la mortalidad de los adultos e iteroparidad versus serotinia*

En la parte final de la discusión del *Capítulo III*, se adelantó la importancia de la inclusión de dos variables más en los nuevos estudios que aborden el efecto de la variabilidad ambiental en el grado de serotinia de estas especies. Por un lado, está la alta mortalidad observada en los adultos de la especie más serótina (*M. solisioides*) durante la temporada 1999-2000 (Figura 3.3), en la que una de cada dos plantas adultas no sobrevivieron al siguiente censo. Tal contingencia demográfica, además de afectar significativamente a la tasa de crecimiento poblacional, también redujo significativamente la contribución de la categoría a la tasa hasta un valor cercano al 0.2% de la elasticidad total, la cual fue absorbida por la categoría de semillas, que en ese año sumó poco más del 99% de la elasticidad total.

Rees (1994) ha demostrado, a través de simulaciones numéricas, que la supervivencia de los adultos podría tener un efecto importante en la evolución del retraso de la reproducción: introduciendo variabilidad en la mortalidad de los adultos la selección natural podría operar seleccionando fenotipos con altas proporciones de semillas latentes. En el caso de las mamilarias, esta selección podría orientarse hacia la retención de un mayor número de semillas en cada temporada reproductiva.

El segundo aspecto que merece consideración y estudio es el que se refiere a la valoración de la importancia que la iteroparidad podría tener en reducir el valor de la serotinia en la adecuación de los cactus de estas especies. El hecho de que las plantas de estas especies puedan sobrevivir por muchos años y se reproduzcan año tras año una vez alcanzada la madurez sexual, indica que la dispersión del riesgo reproductivo podría ya ocurrir en el tiempo -al dispersar cohortes de semillas latentes al ambiente- sin la necesidad de retener las semillas en los tallos.

#### *Consideraciones finales*

Los resultados obtenidos en las tres especies y presentados aquí, que incluyen el grado de serotinia, así como los patrones de germinación, viabilidad y latencia de las semillas, sugieren que el secuestro de las semillas podría representar para estas *Mammillaria* un mecanismo eficaz para sobrevivir a los ambientes temporalmente variables en sus localidades naturales.

Sin embargo, aunque el modelo estocástico empleado para evaluar el impacto del grado de serotinia y la variabilidad temporal ambiental en  $\lambda$  no permitió concluir de manera definitiva que la retención de las semillas en las plantas de estas especies sea un rasgo adaptativo, deja ver resultados interesantes. La sensibilidad de  $\lambda$  al grado de serotinia (S, Figura 3.12), por ejemplo, demostró que plantas con distintos grados de retención de semillas de la especie más serótina (*M. solisoides*) podrían coexistir en ambientes altamente variables en virtud de la similitud de sus valores de adecuación, un resultado predicho en otros trabajos (e. g., Tuljapurkar 1990).

No obstante, es probable que el modelo elegido haya fallado en representar de manera realista la variabilidad temporal que viven las plantas de estas especies en sus ambientes naturales. En este sentido, es necesario que, antes de descartar que las predicciones de la teoría de ambientes variables se cumplan para el caso de las mamilarias serótinas, se estudie con más detalle, por un lado, la variabilidad temporal ambiental de las localidades de estas especies; y por otro, se incorpore la información así obtenida a nuevos modelos que reflejen fielmente las condiciones que experimentan las plantas de estas especies en sus ambientes naturales. Esto sin duda permitirá comprobar sin lugar a dudas si la serotinia es un rasgo de historia de vida que ayuda a las plantas de estas especies a sobrevivir en ambientes variables en el tiempo.

## REFERENCIAS

Adondakis, S. y D. L. Venable. 2004. Dormancy and germination in a guild of Sonoran Desert annuals. *Ecology* **85**: 2582-2590.

Álvarez-Buylla, E. R. y M. Slatkin. 1991. Finding Confidence Limits on Population Growth Rates. *Trends in Ecology and Evolution* **6**: 221-224.

Anderson, E. F. 2001. *The Cactus Family*. First edition. Timber Press. U.S.A. 776 pp.

Anderson, E. F., S. Arias y N. P. Taylor. 1994. *Threatened cacti of Mexico*. Royal Botanic Gardens, Kew. United Kingdom. 135 pp.

Baskin, C. C. y J. M. Baskin. 1998. *Seeds. Ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. Academic Press. U. S. A. 666 pp.

Begon, M., C. R. Townsend y J. L. Harper. 2005. *Ecology*. Fourth edition. Blackwell Publishing. United Kingdom. 738 pp.

Bowers, J. E. 2000. Does *Ferocactus wislizeni* (Cactaceae) have a between-year seed bank? *Journal of Arid Environments* **45**: 197-205.

Boyce, M. S. y C. M. Perrins. 1987. Optimizing Great Tit size in a fluctuating environment. *Ecology* **68**: 142-153.

Bravo-Hollis, H. 1978. *Las Cactáceas de México*. Volumen I. Primera edición. Universidad Nacional Autónoma de México. México D. F. 743 pp.

Bravo-Hollis, H. y H. Sánchez-Mejorada. 1991a. *Las Cactáceas de México*. Volumen II. Primera edición. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 404 pp.

- Bravo-Hollis, H. y H. Sánchez-Mejorada. 1991b. *Las Cactáceas de México*. Volumen III. Primera edición. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 643 pp.
- Cáceres, C. y A. J. Tessier. 2003. How long to rest: the ecology of optimal dormancy and environmental constraint. *Ecology* **84**: 1189-1198.
- Caswell, H. 1978. A general formula for the sensitivity of population growth rate to changes in life history parameters. *Theoretical Population Biology* **14**: 215-230.
- Caswell, H. 2001. *Matrix Population Models. Construction, analysis, and interpretation*. Second edition. Sinauer Associates Inc. U.S.A. 722 pp.
- Clauss, M. J. y D. L. Venable. 2000. Seed germination in desert annuals: an empirical test of adaptive bet hedging. *American Naturalist* **155**: 168-185.
- Cohen, D. 1966. Optimizing reproduction in a randomly varying environment. *Journal of Theoretical Biology* **12**: 119-129.
- Cohen, D. 1967. Optimizing reproduction in a randomly varying environment when a correlation may exist between the conditions at the time a choice has to be made and the subsequent outcome. *Journal of Theoretical Biology* **16**: 1-14.
- Contreras, C. y T. Valverde. 2002. Evaluation of the conservation status of a rare cactus (*Mammillaria crucigera*) through the analysis of its population dynamics. *Journal of Arid Environments* **51**: 89-102.
- Cortes Figueira, J. E., J. Vasconcellos-Neto, M. A. Garcia y A. L. Texeira de Souza. 1994. Saucory in *Melocactus violaceus* (Cactaceae). *Biotropica* **26**: 295-301.
- Cowling, R. M. y B. B. Lamont. 1985. Variation in serotiny of three *Banksia* species along a climatic gradient. *Australian Journal of Ecology* **10**: 345-350.
- Crawley, M. B. 1993. *GLIM for ecologists*. First edition. Blackwell Scientific Publications. United Kingdom. 379 pp.
- Ellner, S. y A. Shmida. 1981. Why are adaptation for long-range seed dispersal rare in desert plants? *Oecologia* **51**: 133-144.

Enright, N. J. y B. B. Lamont. 1989. Seed banks, fire season, safe sites and seedling recruitment in five co-occurring *Banksia* species. *Journal of Ecology* **77**: 1111-1122.

Enright, N. J., B. B. Lamont y R. Marsula. 1996. Canopy seed bank dynamics and optimum fire regime for the highly serotinous shrub, *Banksia hookeriana*. *Journal of Ecology* **84**: 9-17.

Enright, N. J., R. Marsula, B. B. Lamont y C. Wissel. 1998a. The ecological significance of canopy seed storage in fire-prone environments: a model for non-sprouting shrubs. *Journal of Ecology* **86**: 946-959.

Enright, N. J., R. Marsula, B. B. Lamont y C. Wissel. 1998b. The ecological significance of canopy seed storage in fire-prone environments: a model for resprouting shrubs. *Journal of Ecology* **86**: 960-973.

Evenari, M., L. Shanan y N. Tadmor. 1982. *The Negev. The challenge of a desert*. Second edition. Harvard University Press. U. S. A.

Franco, M. y J. Silvertown. 2004. A comparative demography of plants based upon elasticities of vital rates. *Ecology* **85**: 531-538.

Fuentes, M. 2000. Frugivory, seed dispersal and plant community ecology. *Trends in Ecology and Evolution*. **15**: 487-488.

Gauthier, S., Y. Bergeron y J. P. Simon. 1996. Effects of fire regime on the serotiny level of jack pine. *Journal of Ecology* **84**: 539-548.

Glass, C. 1998. *Guía para la identificación de cactáceas amenazadas de México*. Conabio-Cante. México.

Godínez-Álvarez, H., T. Valverde y P. Ortega-Baes. 2003. Demographic trends in the Cactaceae. *The Botanical Review* **69**: 173-203.

Goubitz, S, R. Nathan, R. Roitemberg, A. Shmida y G. Ne'eman. 2004. Canopy seed bank structure in relation to: fire, tree size and density. *Plant Ecology* **173**: 191-201.

Günster, A. 1992. Aerial seed banks in the central Namib: distribution of serotinous plants in relation to climate and habitat. *Journal of Biogeography* **19**: 563-572.



Günster, A. 1994. Variability in life history parameters of four serotinous species in the Namib Desert. *Vegetatio* **114**: 149-160.

Guzmán, U., S. Arias y P. Dávila. 2003. *Catálogo de cactáceas mexicanas*. Conabio-UNAM. México. 315 pp.

Habrouk, A., J. Retana y J. M. Espelta. 1999. Role of heat tolerance and cone protection of seeds in the response of three pine species to wildfires. *Plant Ecology* **145**: 91-99.

Hadley, N. F. 1972. Desert species and adaptation. *American Scientist* **60**: 338-347.

Howe, H. F. y L. C. Westley. 1997. Ecology of Pollination and Seed Dispersal. En: Crawley, M. J. *Plant Ecology*. Second edition. Blackwell. United Kingdom. 716 pp.

Hunt, D. R. 1987. A new review of *Mammillaria* names S-Z. *Bradleya* **5**: 17-31.

Hyatt, L. A. y A. S. Evans. 1998. Is decreased germination fraction associated with risk of sibling competition? *Oikos* **83**: 29-35.

Jaramillo Luque, V. y F. González Medrano. 1983. Análisis de la vegetación arbórea en la provincia florística de Tehuacán-Cuicatlán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **45**: 49-64.

Keeley, J. E. y S. C. Keeley. 1988. Chaparral. En: Barbour, M. G. y W. D. Billings (eds.). *North American Terrestrial Vegetation*. Cambridge University Press. U.S.A. 165-208 pp.

Kuno, E. 1981. Dispersal and the persistence of populations in unstable habitats: a theoretical note. *Oecologia* **49**: 123-126.

Lamont, B. B. 1991. Canopy seed storage - what's in a name? *Oikos* **60**: 266-268.

Lamont, B. B., D. C. Le Maitre, R. M. Cowling y N. J. Enright. 1991. Canopy seed storage in woody plants. *The Botanical Review* **57**: 277-317.

Lamont, B. B. y N. J. Enright. 2000. Adaptive advantages of aerial seed banks. *Plant Species Biology* **15**: 157-166.

Lefkovitch, L. P. 1965. The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics* **21**: 1-18.

Lundberg, S., P. Nilsson y T. Fagerström. 1996. Seed dormancy and frequency-dependent selection due the sib competition: the effect of age-specific gene-expression. *Journal of Theoretical Biology* **183**: 9-17.

Mandujano, M. C., J. Golubov y C. Montaña. 1997. Dormancy and endozoochorous dispersal of *Opuntia rastrera* seeds in the Chihuahuan Desert. *Journal of Arid Environments* **36**: 259-266.

Mathias, A. y E. Kisdi. 2002. Adaptive diversification of germination strategies. *Proceedings of the Royal Society of London* **269**: 151-155.

Mathworks Inc. 2002. *MATLAB*, versión 6.5. U.S.A.

McMaster, G. S. y P. H. Zedler. 1981. Delayed seed dispersal in *Pinus torreyana* (Torrey pine). *Oecologia* **51**: 62-66.

Miramontes, O. 2002. Estimating  $1/f^{\alpha}$  scaling exponents from short time-series. *Physica D* **166**: 147-154.

Muir, P. S. y J. E. Lotan. 1985. Disturbance history and serotiny of *Pinus contorta* in western Montana. *Ecology* **66**: 1658-1668.

Narita, K. 1998. Effects of seed release timing on plant life-history and seed production in a population of a desert annual, *Blepharis sindica* (Acanthaceae). *Plant Ecology* **136**: 195-223.

Nathan, R. y H. C. Muller-Landau. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution* **15**: 278-285.

Nilsson, P., T. Fagerström, J. Tuomi y M. Astrom. 1994. Does seed dormancy benefit the mother plant by reducing sib competition? *Evolutionary Ecology* **8**: 422-430.

Nobel, P. S. 1980. Morphology, nurse plants, and minimum apical temperatures for young *Carnegiea gigantea*. *Botanical Gazette* **141**: 188-191.

Nobel, P. S. 1988. *Environmental biology of agaves and cacti*. Cambridge University Press. U.S.A.

Noy-Meir, I. 1973. Deserts ecosystems: environment and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics* **4**: 25-51.

Pake, C. E. y D. L. Venable. 1996. Seed banks in desert annuals: implications for persistence and coexistence in variable environments. *Ecology* **77**: 1427-1435.

Peet, R. K. 1988. Forests of the Rocky Mountains. En: Barbour, M. G. y W. D. Billings (eds.). *North American Terrestrial Vegetation*. Cambridge University Press. U.S.A. 62-102 pp.

Perry, D. A. y J. E. Lotan. 1979. A model of fire selection for serotiny in lodgepole pine. *Evolution* **33**: 958-968.

Petchey, O. L. 2000. Environmental colour affects aspects of single-species population dynamics. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* **267**: 747-754.

Petit, S. 1997. The diet and reproductive schedules of *Leptonycteris curasoe* and *Glossophaga longirostris elongata* (Chiroptera: Glossophaginae) on Curacao. *Biotropica* **29**: 214-223.

Philippi, T. 1993a. Bet hedging germination of desert annuals: beyond the first year. *American Naturalist* **142**: 474-487.

Philippi, T. 1993b. Bet-hedging germination of desert annual: variation among populations and maternal effects. *American Naturalist* **142**: 488-507.

Philippi, T. y J. Seger. 1989. Hedging one's evolutionary bets, revisited. *Trends in Ecology and Evolution* **4**: 41-44.

Pickett, S. T. A., M. L. Cadenasso y C. G. Jones. 2000. Generation of heterogeneity by organisms: creation, maintenance and transformation. En: Hutchings, M. J., E. A. John y A. J. A. Stewart (eds.). *The Ecological Consequences of Environmental Heterogeneity*. British Ecological Society-Blackwell Science. United Kingdom. 434 pp.

Polis, G. A. 1991. Desert Communities: An overview of Pattern and Processes. En: Polis, G. A. (ed.). *The Ecology of Desert Communities*. The University of Arizona Press. U.S.A. 456 pp.

Pons, T. L. 1992. Seed responses to light. En: Fenner, M. (ed.). *Seeds: the Ecology of Regeneration in Plant Communities*. United Kingdom. Commonwealth Agricultural Bureau.

- Purvis, A. y A. Rambaut. 1995. Comparative analysis by independent contrasts (CAIC): an Apple Macintosh application for analysing comparative data. *Computer Appl. Biosciences* **11**: 247-251.
- Rees, M. 1994. Delayed germination of seeds: a look at the effects of adult longevity, the timing of reproduction, and population age/stage structure. *The American Naturalist* **144**: 43-64.
- Rees, M. 1996. Evolutionary ecology of seed dormancy. En: Silvertown, J., M. Franco y J. L. Harper. *Plant Life Histories. Ecology, Phylogeny and Evolution*. The Royal Society. United Kingdom. 313 pp.
- Rees, M. y M. J. Long. 1993. The analysis and interpretation of seedling recruitment curves. *The American Naturalist* **141**: 233-262.
- Rodríguez-Ortega, C. y M. Franco. 2001. La retención de semillas en el género *Mammillaria* (Cactaceae). *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **XLVI**: 63-67.
- Rodríguez-Ortega, C., M. Franco y M. C. Mandujano. 2006. Serotiny and seed germination in three threatened species of *Mammillaria* (Cactaceae). *Basic and Applied Ecology* **7**: 533-544.
- Rohani, P., O. Miramontes y M. J. Keeling. 2004. The colour of noise in short ecological time series data. *Mathematical Medicine and Biology* **21**: 63-72.
- Rojas-Aréchiga, M. y C. Vázquez-Yanes, C. 2000. Cactus seed germination: a review. *Journal of Arid Environments* **44**: 85-104.
- Silvertown, J. 1982. *Introduction to Plant Population Ecology*. First edition. Longman. U.S.A. 209 pp.
- Silvertown, J. y M. Dodd. 1996. Comparing plants and connecting traits. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* **351**: 1233-1239.
- Silvius, K. M. 1995. Avian consumers of carbon fruits (*Stenocereus griseus*: Cactaceae) on Margarita Island, Venezuela. *Biotropica* **27**: 96-105.
- Stearns, S. C. 1992. *The Evolution of Life Histories*. First edition. Oxford University Press. U.S.A. 249 pp.

Steenbergh, W. H. y C. H. Lowe. 1977. *Ecology of the Saguaro: II. Reproduction, Germination, Establishment, Growth and Survival of the Young Plant*. National Park Service Scientific Monograph Series, 8. U. S. Government Printing office. U.S.A. 242 pp.

Stewart, A. J. A., E. A. John y M. J. Hutchings. 2000. The world is heterogeneous: ecological consequences of living in a patchy environment. En: Hutchings, M. J., E. A. John y A. J. A. Stewart (eds.). *The Ecological Consequences of Environmental Heterogeneity*. First edition. British Ecological Society-Blackwell Science. United Kingdom. 434 pp.

Tuljapurkar, S. 1989. An uncertain life: demography in random environments. *Theoretical Population Biology* **35**: 221-294.

Tuljapurkar, S. 1990. Delayed reproduction and fitness in variable environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **87**: 1139-1143.

Valiente-Banuet, A. y H. Godínez-Álvarez. 2002. Population and community ecology. En: Nobel, P. (ed.). *Cacti. Biology and uses*. University of California Press. U.S.A. 91-108 pp.

Valverde, P. L. y A. Zavala H. 2006. Assessing the ecological status of *Mammillaria pectinifera* Weber (Cactaceae), a rare and threatened species endemic of the Tehuacán-Cuicatlán Region in Central Mexico. *Journal of Arid Environments* **64**: 193-208.

Venable, D. L. 1985. The evolutionary ecology of seed heteromorphism. *The American Naturalist* **126**: 577-595.

Venable, L. 2007. Bet hedging in a guild of deserts annuals. *Ecology* **88**: 1086-1090.

Venable, D. L. y L. Lawlor. 1980. Delayed germination and dispersal in desert annuals: escape in space and time. *Oecologia* **46**: 272-282.

Venable, D. L. y J. S. Brown. 1988. The selective interactions of dispersal, dormancy, and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments. *The American Naturalist* **131**: 360-384.

Wiens, J. A. 2000. Ecological heterogeneity: an ontogeny of concepts and approaches. En: Hutchings, M. J., E. A. John y A. J. A. Stewart (eds.). *The Ecological Consequences of Environmental Heterogeneity*. British Ecological Society-Blackwell Science. United Kingdom. 434 pp.

Whitford, W. G. 2002. *Ecology of Desert Systems*. Academic Press. United Kingdom. 343 pp.

Wilson, S. D. 2000. Heterogeneity, diversity and scale in plant communities. En: Hutchings, M. J., E. A. John y A. J. A. Stewart (eds.). *The Ecological Consequences of Environmental Heterogeneity*. British Ecological Society-Blackwell Science. United Kingdom. 434 pp.

Zavala-Hurtado, J. A. y P. L. Valverde. 2003. Habitat restriction in *Mammillaria pectinifera*, a threatened endemic cactus. *Journal of Vegetation Science* **14**: 891-898.

Zuidema, P. y M. Franco. 2001. Integrating vital rate variability into perturbation analysis: an evaluation for matrix population models of six plant species. *Journal of Ecology* **89**: 995-1005.

## **A N E X O I**

**Rodríguez-Ortega, C. y M. Franco. 2001. La retención de semillas en el género *Mammillaria* (Cactaceae). *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* XLVI: 63-67.**

## **A N E X O  I I**

**Rodríguez-Ortega, C., M. Franco y M. C. Mandujano. 2006. Serotiny and seed germination in three threatened species of *Mammillaria* (Cactaceae). *Basic and Applied Ecology* 7: 533-544.**



## ANEXO III

### Descripciones de las especies

Las descripciones presentadas provienen de la obra *Las Cactáceas de México, volumen III* de Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991). Sin embargo, se ha corregido la información relativa al tamaño de las plantas y a su forma de crecimiento, las cuales no coinciden con las observaciones realizadas en las poblaciones silvestres estudiadas en el trabajo. Se ha complementado también con información relativa a su categoría de riesgo según la normatividad vigente y con las principales actividades que amenazan la existencia de sus poblaciones silvestres.

#### ***Mammillaria hernandezii* Glass et Foster**



Es una cactácea globosa de tallo pequeño, que crece enterrada en el suelo y rara vez sobresale de éste. Las plantas maduras alcanzan, como máximo, los dos centímetros de diámetro, siendo su tallo generalmente simple, aunque pueden encontrarse plantas con más de una cabeza. Las areolas están situadas en el ápice de los tubérculos, son ligeramente adpresas, ovales, de hasta 2.5 milímetros longitud y 1.7 milímetros de anchura. Sus espinas son cerca de 25, moderadamente gruesas, recurvas, horizontales y radiadas en todas direcciones. Sus flores alcanzan aproximadamente los dos centímetros de diámetro y longitud, de color cereza a rojo purpúreo; las cuales salen cerca del ápice de las plantas en los meses de octubre y noviembre. El fruto se desarrolla dentro de los tallos de las plantas, lo cual facilita, al parecer, que alguna parte de las semillas permanezcan dentro de los tallos varias temporadas después de ser producidas. Las semillas son negras de muy pequeño tamaño, alcanzando el milímetro de longitud. La planta fue descubierta a principios de los años ochenta y es endémica al estado de Oaxaca. Sus poblaciones se restringen a una pequeña zona geográfica dominada por pastizales de suelos someros y pedregosos.

En la actualidad, las plantas de esta especie se encuentran amenazadas en sus poblaciones naturales por dos problemas principales: la colecta ilegal, fomentada por su valor

como plantas de ornato, así como por el deterioro de su hábitat, el cual enfrenta severos problemas de degradación del suelo. La Norma Oficial Mexicana (NOM-059-SEMARNAT-2001) la clasifica como especie “bajo protección especial” y está listada dentro del Apéndice II de la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES, por sus siglas en inglés).

### ***Mammillaria napina* Purpus**



Las plantas de esta especie alcanzan en sus localidades naturales los cinco centímetros de diámetro. Sus tallos son simples, no sobresalen significativamente de la superficie del suelo y bajo ella desarrollan raíces carnosas a manera de “nabos” de hasta 15 centímetros de longitud. Sus areolas son ovales, y sus espinas, de color amarillento claro, son radiales y de hasta un centímetro de longitud. Las flores surgen lateralmente en las cercanías del ápice de las plantas, alcanzando los cuatro centímetros de diámetro. Su forma es campanulada y su color varía desde el rosa hasta el violeta rosado. El fruto se desarrolla dentro de los tallos de las plantas, reteniendo así a muchas de las semillas por varios años después de su formación. Las semillas son negras y alcanzan los 1.5 milímetros de longitud. Las poblaciones conocidas de esta especie se ubican dentro de los límites del estado de Puebla, en matorrales de suelos calizos y pedregosos. De igual forma que muchas suculentas de la región, las de esta especie se encuentran en serio peligro debido a la destrucción de su hábitat y a la colecta ilegal. La especie se encuentra protegida por la Norma Oficial Mexicana (NOM-059-SEMARNAT-2001) como especie “amenazada” y forma parte del Apéndice II de la CITES.

## ***Mammillaria solisioides* Backeberg**



Los cactus de esta especie alcanzan los 4.5 centímetros de diámetro en sus localidades naturales. Sus tallos son simples y su forma puede ser desde globosa hasta aplanada, saliendo ligeramente por arriba de la superficie del suelo. Sus areolas tienen un milímetro de longitud, son de color café claro y sus espinas son cerca de 25, todas radiales, de forma pectinada y de hasta cinco milímetros de longitud. Sus flores alcanzan los 15 milímetros de diámetro y 14 de longitud; su color es blanco-amarillento y se originan en los tubérculos laterales de las plantas. Los frutos producidos permanecen entre los tubérculos de las plantas con los restos del perianto unidos a ellos. Sus semillas son negras y menores al milímetro de longitud. Sus poblaciones conocidas se localizan en los estados de Puebla y Oaxaca. De igual forma que las plantas antes descritas, las de esta especie se encuentran en serio peligro debido a la destrucción de su hábitat y a la colecta ilegal. La especie se encuentra protegida por la Norma Oficial Mexicana (NOM-059-SEMARNAT-2001) en la categoría de especie “amenazada” y forma parte del Apéndice I de la CITES.

## ANEXO IV

**Matrices de proyección anuales y promedio (periodo 1999-2002)  
empleadas para calcular los parámetros demográficos de tres  
especies de *Mammillaria*.**

*Mammillaria solisioides*

**Petlalcingo, Puebla**

**1999 - 2000**

	S	P	I	J	A1	A2	A3
S	0.771	0.000	0.000	0.000	17.275	44.573	43.234
P	0.001	0.098	0.000	0.000	0.013	0.033	0.032
I	0.000	0.063	0.379	0.000	0.000	0.000	0.000
J	0.000	0.000	0.105	0.442	0.000	0.000	0.000
A1	0.000	0.000	0.011	0.096	0.495	0.017	0.000
A2	0.000	0.000	0.000	0.000	0.037	0.353	0.000
A3	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.017	0.566

**2000 - 2001**

	S	P	I	J	A1	A2	A3
S	0.771	0.000	0.000	0.000	13.623	33.644	36.716
P	0.006	0.138	0.000	0.000	0.079	0.195	0.213
I	0.000	0.063	0.346	0.000	0.004	0.000	0.000
J	0.000	0.000	0.049	0.362	0.000	0.000	0.000
A1	0.000	0.000	0.012	0.255	0.557	0.008	0.000
A2	0.000	0.000	0.000	0.000	0.106	0.496	0.000
A3	0.000	0.000	0.000	0.000	0.004	0.092	0.774

**2001 - 2002**

	S	P	I	J	A1	A2	A3
S	0.771	0.000	0.000	0.000	8.722	19.491	43.823
P	0.005	0.219	0.000	0.000	0.043	0.096	0.216
I	0.000	0.063	0.406	0.026	0.000	0.000	0.000
J	0.000	0.000	0.130	0.316	0.000	0.000	0.000
A1	0.000	0.000	0.014	0.368	0.732	0.015	0.000
A2	0.000	0.000	0.000	0.000	0.148	0.729	0.000
A3	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.150	0.857

**Promedio**

	S	P	I	J	A1	A2	A3
S	0.771	0.000	0.000	0.000	13.207	32.569	41.258
P	0.004	0.152	0.000	0.000	0.045	0.108	0.154
I	0.000	0.063	0.377	0.009	0.001	0.000	0.000
J	0.000	0.000	0.095	0.373	0.000	0.000	0.000
A1	0.000	0.000	0.012	0.240	0.595	0.014	0.000
A2	0.000	0.000	0.000	0.000	0.097	0.526	0.000
A3	0.000	0.000	0.000	0.000	0.001	0.087	0.732



*Mammillaria hernandezii*

**Loma de la Estrella, Oaxaca**

**1999 - 2000**

	S	P	I	J	A1	A2	A3
S	0.680	0.000	0.000	2.050	3.101	6.805	15.158
P	0.001	0.467	0.000	0.001	0.002	0.004	0.009
I	0.000	0.063	0.625	0.000	0.000	0.000	0.000
J	0.000	0.000	0.094	0.597	0.000	0.000	0.014
A1	0.000	0.000	0.063	0.274	0.704	0.000	0.000
A2	0.000	0.000	0.000	0.032	0.191	0.730	0.000
A3	0.000	0.000	0.000	0.016	0.017	0.189	0.936

**2000 - 2001**

	S	P	I	J	A1	A2	A3
S	0.680	0.000	0.000	0.992	2.170	5.745	12.638
P	0.000	0.548	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
I	0.000	0.065	0.435	0.000	0.000	0.009	0.019
J	0.000	0.000	0.391	0.805	0.000	0.009	0.000
A1	0.000	0.000	0.043	0.098	0.775	0.009	0.000
A2	0.000	0.000	0.000	0.024	0.176	0.822	0.000
A3	0.000	0.000	0.000	0.000	0.010	0.093	0.828

**2001 - 2002**

	S	P	I	J	A1	A2	A3
S	0.680	0.000	0.000	0.000	1.273	2.702	5.071
P	0.022	0.273	0.000	0.000	0.028	0.060	0.113
I	0.000	0.045	0.563	0.024	0.012	0.000	0.029
J	0.000	0.136	0.125	0.756	0.012	0.010	0.019
A1	0.000	0.182	0.063	0.122	0.729	0.010	0.010
A2	0.000	0.045	0.063	0.000	0.106	0.786	0.000
A3	0.000	0.000	0.063	0.000	0.012	0.071	0.788

**Promedio**

	S	P	I	J	A1	A2	A3
S	0.680	0.000	0.000	1.014	2.181	5.084	10.956
P	0.008	0.429	0.000	0.000	0.010	0.021	0.041
I	0.000	0.057	0.541	0.008	0.004	0.003	0.016
J	0.000	0.045	0.203	0.719	0.004	0.007	0.011
A1	0.000	0.061	0.056	0.165	0.736	0.007	0.003
A2	0.000	0.015	0.021	0.019	0.158	0.779	0.000
A3	0.000	0.000	0.021	0.005	0.013	0.118	0.851

*Mammillaria hernandezii*

La Pedrera, Oaxaca

1999 - 2000

	S	P	I	J	A1	A2	A3
S	0.680	0.000	0.000	0.000	0.472	2.152	4.104
P	0.022	0.384	0.000	0.000	0.011	0.048	0.092
I	0.000	0.096	0.886	0.047	0.010	0.000	0.000
J	0.000	0.000	0.068	0.766	0.000	0.000	0.013
A1	0.000	0.000	0.000	0.109	0.709	0.010	0.013
A2	0.000	0.000	0.000	0.000	0.214	0.885	0.000
A3	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.058	0.913

2000 - 2001

	S	P	I	J	A1	A2	A3
S	0.680	0.000	0.000	0.000	0.188	0.582	2.196
P	0.024	0.661	0.000	0.000	0.005	0.014	0.053
I	0.000	0.000	0.854	0.000	0.000	0.009	0.013
J	0.000	0.018	0.042	0.774	0.000	0.000	0.013
A1	0.000	0.000	0.000	0.170	0.783	0.000	0.000
A2	0.000	0.000	0.000	0.000	0.120	0.904	0.000
A3	0.000	0.000	0.000	0.019	0.000	0.053	0.924

2001 - 2002

	S	P	I	J	A1	A2	A3
S	0.680	0.000	0.000	0.000	0.578	0.673	1.774
P	0.062	0.478	0.000	0.000	0.036	0.041	0.109
I	0.000	0.043	0.679	0.000	0.000	0.000	0.000
J	0.000	0.029	0.245	0.741	0.000	0.008	0.022
A1	0.000	0.000	0.019	0.185	0.816	0.000	0.000
A2	0.000	0.000	0.000	0.037	0.149	0.891	0.000
A3	0.000	0.000	0.000	0.000	0.011	0.078	0.923

Promedio

	S	P	I	J	A1	A2	A3
S	0.680	0.000	0.000	0.000	0.413	1.136	2.691
P	0.036	0.508	0.000	0.000	0.017	0.035	0.085
I	0.000	0.046	0.807	0.016	0.003	0.003	0.004
J	0.000	0.016	0.118	0.760	0.000	0.003	0.016
A1	0.000	0.000	0.006	0.155	0.769	0.003	0.004
A2	0.000	0.000	0.000	0.012	0.161	0.893	0.000
A3	0.000	0.000	0.000	0.006	0.004	0.063	0.920