



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Instituto de Ecología

EFFECTOS DE ESCALA EN LA
BIOLOGÍA REPRODUCTIVA, DINÁMICA
POBLACIONAL Y ESTRUCTURA
GENÉTICA DE *Stenocereus thurberi*
(Engelm.) Buxb. (CACTACEAE)

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

DOCTORA EN CIENCIAS

P R E S E N T A

ENRIQUENA BUSTAMANTE ORTEGA

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. JOSÉ ALBERTO BÚRQUEZ MONTIJO

COMITÉ TUTOR: DR. ALEJANDRO CASAS FERNÁNDEZ
DR. CARLOS MONTAÑA CARUBELLI

MÉXICO, D.F.

MES, 2012



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.

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 23 de noviembre de 2009, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de DOCTORA EN CIENCIAS de la alumna BUSTAMANTE ORTEGA ENRIQUENA con número de cuenta 501004116 con la tesis titulada: "EFECTOS DE ESCALA EN LA BIOLOGÍA REPRODUCTIVA, DINÁMICA POBLACIONAL Y ESTRUCTURA GENÉTICA DE *Stenocereus thurberi* (ENGELM) BUXB. (CACTACEAE)", realizada bajo la dirección del DR. JOSÉ ALBERTO BÚRQUEZ MONTIJO.

Presidente:	DR. JUAN NÚÑEZ FARFÁN
Vocal:	DR. DANIEL PIÑERO DALMAU
Secretario:	DR. ALBERTO BÚRQUEZ MONTIJO
Suplente:	DR. LUIS ENRIQUE EGUARTE FRUNS
Suplente	DR. ALEJANDRO CASAS FERNÁNDEZ

El Comité Académico, aprobó que la integración del jurado se realizara a solicitud de la alumna, con cinco sinodales, en apego a la nueva normatividad, acogiéndose al artículo QUINTO TRANSITORIO, con base en lo establecido en el Artículo 31 del Reglamento General de Estudios de Posgrado vigente.

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a 29 de mayo de 2012.

M^o del Coro Arizmendi
DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA

c.c.p. Expediente de la interesada.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al del Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) por el apoyo tanto académico como administrativo para llevar a cabo mis estudios de doctorado, así como por el soporte económico en distintas etapas del desarrollo de una estancia académica nacional y la presentación de algunas partes de esta investigación en distintos congresos nacionales e internacionales.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) (registro 158210), a la Dirección General de Estudios de Posgrado (DGEPE) de la UNAM y al Patronato Sonorense en el D. F. por las becas otorgadas para llevar a cabo mis estudios de doctorado. El proyecto de tesis fue financiado por el Instituto de Ecología, UNAM y por el proyecto SEMARNAT - CONACYT (C01-0580), a quienes también les agradezco por el apoyo económico brindado.

El presente trabajo se realizó en el laboratorio de Ecología de Zonas Áridas y Semiáridas del Instituto de Ecología-Unidad Hermosillo de la UNAM, bajo la dirección del Dr. José Alberto Búrquez Montijo. Le agradezco al Dr. Alberto Búrquez, mi asesor y amigo, por la ayuda en la concepción de este proyecto. Su apoyo, incentivos, y la oportunidad de discutir sobre el tema en innumerables ocasiones durante el trabajo de campo y escritura de esta tesis. *Pelos conhecimentos transmitidos, pela orientação, amizade e confiança, muito obrigado!*

A los miembros de mi comité tutorial, los doctores Alejandro Casas Fernandez del Centro de Estudios en Ecosistemas, UNAM, y Carlos Montaña Carubelli del Instituto de Ecología, A. C., por sus comentarios y sugerencias. Gracias a su gran disposición y compañía en todo el proceso de mi formación como doctora, fortalecieron a este proyecto de tesis y a mí como futura investigadora.

A los sinodales y miembros del jurado en mi examen de grado: los doctores Daniel Piñero Dalmau, Juan Nuñez Farfán, Luis Enrique Eguiarte Fruns, Alejandro Casas Fernandez y José Alberto Búrquez Montijo, por la revisión de esta tesis. Sus comentarios, ideas y valiosas aportaciones, sin duda alguna, ayudaron a mejorarla. Su disposición fue fundamental para que lograra graduarme en el menor tiempo posible.

Al Dr. Jorge Enrique Schondube Friedewold por la revisión y comentarios de la tesis.

A la comunidad Mayo de Masiaca, Sonora, al Patronato del Centro de Investigaciones Pecuarias del Estado de Sonora, así como al Club de Caza El Venadito en Sonoyta, Sonora por permitirme realizar el trabajo de campo en sus propiedades.

Los análisis genéticos se realizaron en el Laboratorio de Evolución Molecular y Experimental del Instituto de Ecología, UNAM, a cargo del Dr. Luis Enrique Eguiarte Fruns y la Dra. Valeria Souza Saldivar, a quienes les agradezco profundamente haberme permitido

integrarme en su laboratorio y por proveerme de un espacio para trabajar. Le agradezco especialmente al Dr. Luis Eguiarte sus consejos y su ayuda para realizar los análisis genéticos y la preparación del capítulo 5 de esta tesis.

A Aldo Valera por ayudarme y enseñarme a montar la técnica de ISSRs, y a Manuel Rosas y Ricardo Colín quienes amablemente dedicaron parte de su tiempo para que pudiera hacer los análisis de laboratorio; sobretodo después de la famosa contaminación de reactivos en el laboratorio. A Laura Espinoza Asuar por la preparación de reactivos y su ayuda en la descontaminación de mis muestras. A Enrique Scheinvar por ayudarme con el análisis de los datos genéticos y su interpretación.

A la Dra. Angelina Martínez Yrizar, por su amistad, sus sabios consejos, y el apoyo que me brindó en todo momento. ¡Muchas gracias!

Al Dr. David Yetman, por su confianza y apoyo, por las pláticas en campo y su disposición a mostrarme el maravilloso mundo de las cactáceas que no deja de sorprenderme.

A todos los que me ayudaron en distintas etapas de campo, que soportaron el calor y las espinas: Rita Dávila Vindiola, Rosalio León Carrasco, Consuelo María Orozco Urias, Vicente Tajia Yocupicio, Justino Flores, Eduardo Hinojosa, Deneb Antonio Duarte Rodríguez, Belem González Grijalva, Lilia Karina Morales Torres, Zulema Sánchez Ballesteros, Cynthia Esmeralda Armenta Espinoza, Azucena Bautista Ruiz, Sandra Josefina Pompa Torres, Romeo Méndez Estrella, Edgar Beltrán Flores, César Enrique Romero Higareda y Ricardo Efren.

A los miembros de la comunidad Mayo de Masiaca, la familia Tajia Moroyoqui y la familia Flores Buitimea por su hospitalidad y amistad. Especialmente a Don Vicente Tajia, quien fue mi guía muchas veces en el campo y me transmitió gran parte de su conocimiento sobre la región; y a Doña Teresa Moroyoqui, quien siempre nos esperaba con una deliciosa cena, por las *tascari suca* y el famoso café colado Moroyoqui.

A mis compañeros de laboratorio y amigos de ayer y hoy: Martha Marina Gómez Sapiens, Carmen Isela Ortega Rosas, Baruk G. Maldonado Leal, Daniel Morales Romero, Cesar Enrique Romero Higareda y Barbara Carolina Larrain Barrios, por su amistad y las discusiones académicas, por hacer más ameno el trabajo en el laboratorio. A mis amigos de siempre Itzia Fernandez, Bettsy García, Daniel Justiniani, Aejandra García Naranjo y Nicolas Palleiro, por su amistad y por estar al tanto durante todo el proceso.

A mis amigos de discusión evolutiva, Dr. Rafael Bello, M. C. Carlos Ibarra y Dr. Miguel Munguía, un poco en persona y otro tanto en pláticas virtuales, por discutir conmigo muchos temas de esta tesis, compartir sus ideas y darme su apoyo en todo momento.

Al Dr. Humberto Rendón Carmona, porque juntos compartimos todo el proceso de los estudios doctorales. ¡Por fin terminamos Beto!

A María Jesús García por la ayuda logística para realizar mi trabajo de campo y laboratorio. A Carolina Espinoza, Lilia Espinosa, Armando Rodríguez y Patricia Martínez por su ayuda con los trámites en el posgrado. A Bárbara Larrain, por ayudarme en la última etapa de esta tesis a corretear y entregar papeles para solicitar mi examen de grado.

A mis padres, Enriquena y Domingo, por su apoyo infinito en todos los aspectos de mi vida, por forjarme y hacer de mí una mejor persona, por su fortaleza y ejemplo.

A mis hermanos Domingo, Adelaida, Marcos Iván, Flavio, Alfredo y Erick y sus respectivas familias, por los ánimos y su apoyo en todas las etapas de mi vida.

A Omar, mi esposo, compañero y amigo. Amor, gracias por acompañarme de la mano todo este tiempo, por tu paciencia y comprensión. T. A.

A mi pequeño cachorro, David, quien con una simple sonrisa me impulsa y me da fuerzas para lograr todo lo que me proponga. Por ti, y por tu hermanito que está por llegar, son mi fortaleza.

DEDICATORIA

*Con cariño y admiración a mis padres
Enriquena Ortega Méndez y Domingo Bustamante García*

*A mi amado esposo
Omar Cadena Aragón*

*A mi pequeño David Augusto Rex
y su hermanito que esta por llegar*

*No wind. The heat bears down.
It has not rained for one year.
I love this dry land
Am caught even by blowing sand, reaches
Of hot winds. I am not the desert
But its name is not so far from mine.*

Desert Cenote
Bosque Redondo: The Encircled Grove
KEITH WILSON

ÍNDICE

	Página
Resumen	11
Abstract	13
Presentación	15
Hipótesis de investigación	16
Objetivo de la tesis	17
Estructura de la tesis	18
Literatura citada	22
Capítulo 1. Introducción general	24
1.1. Efecto de escala en los estudios ecológicos	25
1.2. Evolución de historias de vida	27
1.3. Biología reproductiva en plantas	29
1.3.1. Fenología reproductiva	29
1.3.2. Sistemas reproductivos y flujo génico	29
1.3.3. Interacción planta-polinizador	31
1.3.4. Síndromes de polinización	32
1.4. Dinámica poblacional	33
1.4.1. Descripción breve de la dinámica poblacional en cactáceas columnares	35
1.5. Consideraciones finales	36
Literatura citada	37
Capítulo 2. Variación espacial en la abundancia, estructura de tamaños y fecundidad de <i>Stenocereus thurberi</i>	49
2.1. Introducción	50
2.2. Metodología	53
2.2.1. Especie y sitios de estudio	53
2.2.2. Distribución y densidad	54
2.2.3. Crecimiento individual de brazos	54
	8

2.2.4. Estructura poblacional	55
2.2.5. Fecundidad	55
2.3. Resultados	56
2.3.1. Densidad y distribución de los individuos	56
2.3.2. Tamaño y forma de los individuos	56
2.3.3. Tasas de crecimiento de los brazos	57
2.3.4. Estructura de tamaños	57
2.3.5. Fecundidad	58
2.4. Discusión	59
2.4.1. Distribución espacial	59
2.4.2. Variación espacial y temporal en tamaño y tasas de crecimiento individual	60
2.4.3. Estructura poblacional y viabilidad de las poblaciones	62
Literatura citada	65
Capítulo 3. Efecto del tamaño de la planta y el clima en la fenología floral del pitayo (<i>Stenocereus thurberi</i>)	79
Resumen	80
3.1. Manuscrito: "Effects of plant size and weather on the flowering phenology of the organ pipe cactus (<i>Stenocereus thurberi</i>)". <i>Annals of botany</i> (2008) 102 (6): 1019-1030.	
Capítulo 4. Variación geográfica en el éxito reproductivo de <i>Stenocereus thurberi</i> (Cactaceae) en el Desierto Sonorense: efectos del tiempo de polinización y del gremio de polinizadores	95
Resumen	96
4.1. Manuscrito: Geographic variation in reproductive success of <i>Stenocereus thurberi</i> (Cactaceae): effects of timing of pollination and pollinator guild. <i>American Journal of Botany</i> (2010) 97(12): 2020-2030.	
Capítulo 5. Diversidad genética y flujo genético en poblaciones de una cactácea columnar de amplia distribución (<i>Stenocereus thurberi</i>) del Desierto Sonorense	108
Resumen	109
Abstract	109

5.1. Introducción	110
5.2. Metodología	113
5.2.1. Especie de estudio	113
5.2.2. Área de estudio	113
5.2.3. Obtención de muestras	114
5.2.4. Extracción de ADN	114
5.2.5. Amplificación del ADN por medio de Secuencias Repetidas Intersimples (ISSR=Inter Simple Sequence Repeats)	115
5.2.6. Análisis de los datos	116
5.2.6.1. <i>Variación genética</i>	116
5.2.6.2. <i>Estructura genética y flujo génico</i>	117
5.2.6.3. <i>Distancias genéticas y aislamiento por distancia</i>	118
5.3. Resultados	118
5.3.1. Variación genética	118
5.3.2. Estructura genética y flujo génico	119
5.3.3. Distancia genética entre poblaciones	119
5.4. Discusión	120
5.4.1. Diversidad genética	120
5.4.2. Estructura genética y flujo génico	121
5.4.3. Conclusiones	124
Literatura citada	125
Capítulo 6. Conclusiones y perspectivas	142
6.1. Descubrimientos claves y sus implicaciones	143
6.1.1. Estructura de tamaños	143
6.1.2. Ecología reproductiva	144
6.1.3. Variación genética y flujo génico	146
6.2. Investigación futura recomendada	147
6.3. Algunas reflexiones: conservación	149
Literatura citada	150
Apéndice 1. Preparación de reactivos para la extracción de ADN y corrimiento electroforético.	152

RESUMEN

Stenocereus thurberi es un cactus columnar con amplia distribución en el noroeste de México. La comparación entre poblaciones a lo largo de un gradiente latitudinal nos permitió evaluar el efecto de la variación espacial y temporal en la estructura poblacional, el éxito reproductivo y la estructura genética. En las poblaciones estudiadas se observó que las clases de tamaño no están distribuidas de manera estable. Esto produce distribuciones multimodales que reflejan eventos masivos pero poco frecuentes de reclutamiento que son únicos a la historia de cada población. El tamaño de los individuos reproductivos es altamente variable: los individuos en la población norteña, no solo son considerablemente más pequeños, sino que también inician su reproducción en tallas más pequeñas que en cualquier otra población. Las tasas promedio de crecimiento de los brazos reproductivos de los individuos muestran diferencias significativas entre las poblaciones (6.28, 8.76 y 8.33 cm año⁻¹ en el sitio Norte, Central y Sur, respectivamente; ANOVA $F_{(1,2)} = 8.407$, $P < 0.001$). Por lo tanto, los individuos reproductivos de un tamaño dado en la población norteña son probablemente más viejos que los individuos de tamaño similares en las poblaciones central y sureña. Esto parece estar relacionado con una mayor cobertura vegetal, la casi ausencia de heladas y condiciones más húmedas en el subtrópico del sur de Sonora. La gran producción de frutos y semillas indica un alto potencial reproductivo. Sin embargo, el reclutamiento episódico impide alcanzar una estructura estable de edades.

La fenología y el éxito reproductivo pueden ser muy variables en espacio y tiempo, tanto por la variación climática como por la abundancia y tipo de polinizadores. En este estudio se reporta por primera vez que la varianza en las temperaturas pasadas (varios meses antes de la floración), en lugar de los valores promedios, se asocian con el inicio de la floración: un resultado esperado considerando la capacidad de almacenamiento de agua de este cactus columnar. El tamaño de las plantas afecta la fecundidad individual, así como el tiempo de floración. Las plantas grandes producen más flores, y florecen más temprano y por un mayor periodo que las plantas pequeñas. Por lo tanto, la estructura poblacional afecta fuertemente la fenología floral. La variación clinal en la duración de la floración (cuatro meses en la población sureña y solo dos meses en la norteña) y el esfuerzo reproductivo, sugieren presiones selectivas en el tiempo de arribo de los polinizadores migratorios, clima, y economía de recursos en un ambiente desértico. Es probable que estas presiones sean menores en poblaciones donde los individuos alcanzan tamaños grandes.

La variación espacial y temporal en la producción de frutos y semillas muestra la variación geográfica y estacional del papel de los polinizadores en el éxito reproductivo de *S. thurberi*. Experimentos de exclusión muestran que *S. thurberi* tiene un sistema reproductivo xenógamo obligado. Existen diferencias significativas en el tiempo, tipo y eficiencia relativa de los polinizadores entre sitios. Aunque *S. thurberi* tiene un síndrome de polinización quiropterófilo, las aves percheras, colibríes y esfíngidos son también polinizadores efectivos. Contrario a la hipótesis aceptada de un gradiente de menor a mayor especialización en el sistema de polinización por murciélagos de los desiertos extratropicales a los tropicales, respectivamente, en las poblaciones norteña y central el éxito reproductivo depende del murciélago nectarívoro *Leptonycteris yerbabuena* (polinizador migratorio especializado). En la población sureña, los polinizadores generalistas (colibríes, aves percheras, esfíngidos) son frecuentemente más efectivos. En los sitios Norte y Central, la falta de diferencias entre los tratamientos abiertos (natural) y los de polinización cruzada manual indican que no existe limitación de polen, mientras que en el sitio Sur sí hay una clara limitación. La limitación de polen está relacionada con diferencias temporales en la abundancia de los polinizadores y/o el tiempo de su llegada a los sitios, dado su carácter migratorio. La gran variación en la composición de los polinizadores y en el éxito reproductivo en *S. thurberi*, sugiere que los procesos locales pueden afectar en gran medida la evolución de la especialización de los sistemas de polinización.

Comparado con angiospermas en general y especies leñosas en particular, se encontraron niveles altos de variación genética ($H_{sp} = 0.207 \pm 0.016$) y bajos de estructuración. La xenogamia junto con la alta movilidad de los polinizadores (y también con una alta dispersión por murciélagos) tiene un fuerte efecto en la estructura y diversidad genética. El flujo génico entre poblaciones ($Nm_{(0)} = 1.22$ y $Nm_{(FST)} = 1.03$) ha sido suficiente para evitar diferenciación poblacional y explica porque la mayor parte de la variación genética de la especie se encuentra al interior de las poblaciones. En conclusión, los factores ecológicos como cambios en el comportamiento de los polinizadores y dispersores de semillas, y el desfase en el tiempo de floración y fructificación entre poblaciones pueden afectar el flujo génico de las poblaciones de *S. thurberi* jugando un papel importante en la biología evolutiva de esta especie emblemática del Desierto Sonorense.

ABSTRACT

Stenocereus thurberi is a columnar cactus with a wide distribution in northwestern Mexico. The comparison between populations along a latitudinal gradient allowed the assessment of the effect of the spatial and temporal variation in the population's size and genetic structure, the phenology, and the reproductive success. The size classes do not fit a stable distribution in any population, showing instead multimodal distributions that reflect massive, but infrequent events of recruitment that are unique to each site. The size of reproductive individuals is highly variable: individuals in the northern site are considerably smaller than any other population. The average growth rates of the stems of reproductive individuals show significant differences between populations (6.28, 8.76 and 8.33 cm yr⁻¹ site in North, Central and South, respectively, ANOVA $F_{(1,2)} = 8407$, $P < 0.001$). Therefore, reproductive individuals of a given size in the northern site are probably older than similar-sized individuals in central and southern populations. This could be associated to the increased vegetation cover, the near absence of frost and the more mesic subtropics of southern Sonora. The large production of fruits and seeds indicates a high reproductive potential. However, episodic recruitment precludes any population from achieving a stable age structure.

Reproductive phenology and reproductive success can be highly variable in space and time, both because of the climatic variation and the variation in the abundance and type of pollinators. This study reports for the first time that the variance in past temperatures (several months before flowering), rather than the mean values, are associated with the onset of flowering: an expected result given the water storage capacity of columnar cacti. The size of individual plants affects fertility as well as flowering time. Large plants produce more flowers, flower earlier, and reproduce for a longer period than small plants. Therefore, the population structure strongly affects the floral phenology. Clinal variation in flowering time (four months in the southern population and only two months in the northern) and reproductive effort suggest selection pressures related to the time of arrival of migratory pollinators, the climate, and the economy of resources. It is likely that these pressures are lower in the central and southern populations where individuals attain large sizes.

The spatial and temporal variation in fruit and seed production shows the importance of pollinators in the reproductive success of *S. thurberi*. Exclusion experiments show that *S. thurberi* has a xenogamous reproductive system. There are significant differences in the timing, type and relative efficiency of pollinators between sites. Although *S. thurberi* has a bat pollination syndrome, perching birds, hummingbirds and sphingid moths are also effective pollinators.

Contrary to the accepted hypothesis of the N-S gradient of specialization in the pollination system of bats, in the northern and central populations the reproductive success depends almost exclusively on the pollination by *Leptonycteris yerbabuena* (the specialist bat pollinator). In the southern population, generalist pollinators are often more effective. In the northern and central sites, the lack of differences between the open (natural) and manual cross-pollination treatments indicated no pollen limitation, but in the southern sites there is evidence of strong limitation of pollen at the end of the season. This limitation is related to temporal differences in the abundance of pollinators and / or their time of arrival. The large variation in the composition of pollinators and the reproductive success in *S. thurberi*, suggests that local processes can greatly affect the evolution of specialized pollination systems.

Compared with angiosperms in general and woody species in particular, we found high levels of genetic variation ($H_{sp} = 0.207 \pm 0.016$) and low genetic structure. Xenogamy coupled with high pollinator mobility (and also high dispersal by bats) has had a strong effect on the structure and genetic diversity. Gene flow between populations ($Nm_{(\theta)} = 1.22$ y $Nm_{(FST)} = 1.03$) has been high enough to prevent population differentiation and explains why most of the genetic variation of the species is found within populations. In conclusion, ecological factors such as small changes in pollinator, and seed disperser behavior, and/or lags in the timing of flowering and fruiting among populations can seriously affect the gene flow among populations *S. thurberi* playing an important role in the evolutionary biology of of this emblematic species of the Sonoran Desert.

PRESENTACIÓN

"The problem of pattern and scale is the central problem in ecology, unifying population biology and ecosystems science, and marrying basic and applied ecology. Applied challenges... require the interfacing of phenomena that occur on very different scales of space, time, and ecological organization." (Levin, 1992)

Diversos estudios han sugerido que existe un patrón en la abundancia y distribución de las especies, en donde el número de individuos tiende a disminuir del centro hacia los márgenes de su distribución geográfica (Whittaker y Niering, 1965; Hengeveld y Haeck, 1982; Brown, 1984). Dicho patrón puede ser el resultado de la respuesta de las poblaciones a condiciones locales (bióticas y abióticas) que son más adecuadas para su reproducción y supervivencia, lo que ocasiona que la abundancia sea más alta en las poblaciones centrales donde las condiciones son más favorables, y disminuya hacia las poblaciones periféricas donde las condiciones ambientales que limitan su distribución suelen ser más variables (Brown, 1995). Sin embargo, la evidencia de este patrón es contradictorio, sugiriendo que los sitios geográficamente periféricos, pueden no ser ecológicamente periféricos (Sagarin y Gaines, 2002). Las poblaciones pueden crecer en un hábitat adecuado en los límites de los rangos de distribución o pueden estar adaptadas localmente a las condiciones periféricas. A estas poblaciones periféricas se les reconoce también un alto valor como almacenes de una importante diversidad genética, con un papel indiscutible en eventos de especiación, así como en la supervivencia y expansión de las especies durante los cambios climáticos (Safriel *et al.*, 1994; Hampe y Petit, 2005).

De igual manera, existen razones que promueven la variación intraespecífica en la historia de vida de las plantas, tanto a escala espacial como temporal. La variación fenotípica en las plantas es el resultado de condiciones ambientales como tipo de suelo, humedad y temperatura o de interacciones ecológicas como herbivoría, competencia, polinización y dispersión de semillas (Hamrick *et al.*, 1992; Linhart y Grant, 1996). Aun cuando las características macroambientales pueden parecer relativamente homogéneas, el microambiente en que las plantas habitan puede cambiar dramáticamente en una distancia geográfica relativamente corta (Davies y Snaydon, 1976; Grubb, 1977) o variar de un año al siguiente (Fishbein y Venable, 1996).

Un tema central en la ecología de plantas es comprender cómo los factores ambientales influyen en la dinámica de las poblaciones. Dicho conocimiento puede ser útil para entender

procesos básicos de carácter biológico como la evolución de las historias de vida o para controlar procesos ecológicos que son valiosos para el manejo de especies o para la biología de la conservación. La natalidad, el crecimiento, la reproducción y la mortalidad son las tasas vitales que describen el desarrollo de los individuos a través de su ciclo de vida. Las respuestas de estas tasas al ambiente o a factores experimentales determinan la dinámica poblacional (Van der Wal *et al.*, 2000; Caswell, 2000, 2001; Horvitz y Schemske, 2002). Tanto la importancia de las distintas tasas vitales para el desarrollo de las poblaciones como sus cambios actuales debidos a los factores ambientales necesitan ser examinados para comprender la distribución y abundancia de las plantas.

La conservación y aprovechamiento de la diversidad constituyen un desafío complejo que requiere del conocimiento básico sobre la distribución y abundancia de las especies, sus interacciones mutualistas, su biología reproductiva y la estructura genética de las poblaciones. Un amplio conocimiento de las características demográficas y de la variabilidad de la especie es fundamental para su conservación y manejo sustentable. Dentro de las características más importantes para la conservación se destacan el conocimiento del flujo genético, los sistemas reproductivos y la diversidad entre poblaciones. Dichos temas han sido integrados en el presente trabajo, intitulado "*Efecto de escala en la biología reproductiva, dinámica poblacional y estructura genética de *Stenocereus thurberi* (Engelm.) Buxb. (Cactaceae)*", siendo una tesis en la cual, a través de la teoría de historias de vida, se examinan los mecanismos que esta especie usa para maximizar la adecuación individual frente a la variación ambiental (biótica o abiótica) en espacio y tiempo.

Hipótesis de investigación

En *Stenocereus thurberi* la variación morfológica de las plantas en diferentes ambientes es el resultado de adaptación local a las condiciones del ambiente físico y los componentes genéticos que le permiten explorar diferentes estrategias de historia de vida o son sólo el resultado de expresiones plásticas que se expresan de diferente manera en distintos ambientes.

Stenocereus thurberi es una especie autoincompatible y la polinización y dispersión de semillas depende de la interacción con animales (Fleming *et al.*, 2001). Aspectos como la direccionalidad en las rutas migratorias, movilidad de los polinizadores a nivel local y tipo de polinizadores afectan de manera diferencial el flujo génico entre poblaciones. Por ello en algunos casos se podría encontrar una gran diferenciación genética y fenotípica entre

poblaciones y en otros casos la variabilidad genética dentro de las poblaciones podría ser tan grande como entre poblaciones.

Consistente con estos enunciados, es razonable suponer que existirá una mayor variabilidad genética y fenotípica en poblaciones centrales con mayor disponibilidad de recursos y polinizadores, mientras que en poblaciones periféricas con menos recursos, mayores limitantes en su ambiente físico y de polinizadores y dispersores, existirán menores índices de variación genética y fenotípica.

También, el efecto de los polinizadores coevolucionados de hábito nocturno deberá ser mayor en poblaciones centrales, mientras que en poblaciones periféricas los polinizadores generalistas tendrán mayor participación. La fecundidad de los individuos será mayor en poblaciones centrales y menor en poblaciones marginales, ya sea por efectos de limitación de recursos o por limitación de polinizadores.

Por último, el reclutamiento episódico será menos marcado en poblaciones centrales y más marcado en poblaciones periféricas.

Objetivo de la tesis

El objetivo central de esta tesis fue comprender el efecto de la variación ambiental en algunas características claves de la historia de vida de *Stenocereus thurberi*, un cactus columnar del Noroeste de México. *Stenocereus thurberi* está presente en un amplio ámbito y enfrenta diferentes condiciones ambientales en distintas porciones de su distribución. Además del componente espacial, las condiciones e interacciones ecológicas también son variables en el tiempo. Una pregunta central es ¿cómo la especie y las poblaciones se mantienen? La persistencia en tiempo y espacio también tiene un componente genético y la variabilidad molecular de las poblaciones de una especie determinarán tanto a corto como a largo plazo la habilidad para responder a fluctuaciones ambientales. Esto puede ser descrito en términos del conjunto de poblaciones de una especie como la capacidad adaptativa y el potencial evolutivo para amortiguar un cambio. Es ampliamente aceptado que los factores genéticos y demográficos sinérgicamente determinan la dinámica de poblaciones de una planta y que ambos factores tienden a ser optimizados por selección natural, minimizando el riesgo de extinción.

Dado que *S. thurberi* presenta una amplia distribución donde cada población está expuesta a diversos factores del medio ambiente físico y biológico, la comparación entre poblaciones centrales y periféricas en el análisis de distribución permitirá evaluar la importancia

de estos factores en la evolución de las características de historia de vida de esta especie. En particular se pretende estudiar el efecto de la variación espacial y temporal de los recursos (*sensu lato*) en la estructura poblacional, el éxito reproductivo y la estructura genética. Este conocimiento básico también podrá ser utilizado para diseñar medidas apropiadas de conservación de la especie o de especies con ecología similar. Las preguntas, hipótesis y objetivos específicos sobre los temas principales que trata esta tesis se plantean en los capítulos correspondientes (Capítulos 2-5).

Estructura de la tesis

La tesis esta compuesta por seis capítulos que juntos constituyen un estudio monográfico sobre la variación espacial y temporal en la reproducción de una especie de larga vida. El primer capítulo incluye una revisión general de los temas que se tratan en los subsecuentes cuatro capítulos interrelacionados (capítulos 2-5), cada uno de ellos enfocado en una pregunta o preguntas específicas. Finalmente, se incluye un sexto y breve capítulo con conclusiones generales y perspectivas. En este, se discuten las consecuencias ecológicas y evolutivas de los aspectos discutidos en los capítulos anteriores. El contexto y contenido de los capítulos, su estado de publicación y coautoría en los casos en los que aplica, se muestra a continuación.

Capítulo 1 Introducción general

En este primer capítulo se presenta una introducción a los temas que son relevantes para este estudio. Debido a que la tesis combina enfoques complementarios (ecológicos y genéticos), esta introducción contiene temas variados, pero con repercusiones para la comprensión de la ecología evolutiva de las cactáceas columnares, tales como, evolución de historias de vida, dinámica de poblaciones y biología reproductiva en plantas que incluye tópicos como fenología, interacciones planta-polinizador, síndromes de polinización, sistemas reproductivos y sus efectos en la diversidad y diferenciación genética.

Capítulo 2 Variación espacial en la abundancia, estructura de tamaños y fecundidad de *Stenocereus thurberi*: efectos en la dinámica poblacional

La supervivencia y la fecundidad de cada edad o estado de historia de vida determinan la producción de descendencia, la cual define a la adecuación (Metcalf y Pavard, 1997). La adecuación puede ser estimada en un solo individuo, una subpoblación de individuos que comparten un genotipo o fenotipo, o en una población completa. De igual forma, puede ser medida en ambientes constantes o fluctuantes y en un contexto denso-dependiente o independiente, lo cual complica su medición. Esto también complica uno de los objetivos últimos en ecología evolutiva, que es, entender el establecimiento de una historia de vida dada y la diversidad de historias de vida entre especies (Metcalf y Pavard, 1997). La heterogeneidad en la supervivencia y fecundidad entre individuos y a través de las generaciones pueden modificar profundamente las estimaciones individuales de la adecuación (Metcalf y Pavard, 1997). La estructura poblacional es reflejada por la conformación de edades y tamaños de los organismos, y su análisis ayuda a discutir y comprender sobre los procesos evolutivos a corto y mediano plazo y determinar el estatus biológico de la especie.

En este capítulo se analiza la estructura poblacional y la abundancia en tres sitios que representan a dos poblaciones marginales y una central de *Stenocereus thurberi* con la finalidad de definir y comparar el estado actual de las poblaciones bajo diferentes presiones ambientales. El diagnóstico de su estado biológico a través del análisis de la estructura poblacional nos permitirá, por un lado, determinar los factores del medio que inciden directamente en el nacimiento y muerte de los individuos, y por otro, predecir el comportamiento de las poblaciones a corto y mediano plazo.

Capítulo 3

E. Bustamante y A. Búrquez

Effects of plant size and weather on the flowering phenology of the organ pipe cactus (*Stenocereus thurberi*)

Annals of Botany (2008) 102(6):1019-1030

Como parte de este trabajo, publiqué un artículo en la revista *Annals of Botany* como primer autor en colaboración con el Dr. Alberto Búrquez, sobre la variación espacial y temporal en la fenología reproductiva de *Stenocereus thurberi* y sus asociaciones con el tamaño de las plantas y señales ambientales. Con el cambio global, la floración en muchas localidades ha cambiado. Estos cambios fenológicos pueden tener un impacto substancial en las comunidades de plantas y animales en el Desierto Sonorense, especialmente en los polinizadores migratorios y la dinámica poblacional de plantas que dependen de estos polinizadores para su éxito reproductivo. Entender los efectos de los cambios en la fenología,

como aparentemente sucede con el pitayo (*S. thurberi*) y muchos otros cactus columnares, es esencial para modelar las repuestas de las plantas al cambio climático, para probar los efectos del cambio en la función del ecosistema, y para entender la conectividad y sincronización de las especies. El clima influye en la fenología de las plantas, tanto estacional como geográficamente. Pocos estudios en ecología reproductiva exploran escalas mayores que una sola localidad, dado que miden la fenología con una muestra estadística representativa, la floración a través de la estación reproductiva, o prueban la variación temporal de las características reproductivas por un tiempo mayor a una estación reproductiva. En este capítulo, se muestra el estudio sobre la variación geográfica y temporal en la fenología reproductiva de un cactus columnar del Desierto Sonorense, encontrándose que existe una considerable variación intraespecífica en los parámetros fenológicos dentro y entre poblaciones, y se reporta por primera vez que la varianza climática (varios meses antes de la floración) está cercanamente asociada con el inicio de la floración. La variación geográfica en el tamaño de las plantas y su efecto en la fecundidad individual de las plantas, así como en el tiempo de floración son también considerados.

Capítulo 4

E. Bustamante, A. Casas y A. Búrquez

Geographic variation in reproductive success of *Stenocereus thurberi* (Cactaceae): effects of pollination timing and pollinator guild

American Journal of Botany (2010) 97(12): 2020-2030

Evaluar la eficiencia e importancia de los polinizadores para una población de una planta en particular, provee una indicación de la influencia relativa de cada visitante en la selección de los caracteres florales y el éxito reproductivo de las poblaciones. Estas características son esenciales para estudiar la dinámica poblacional. La variación espacial y/o temporal en los gremios de los polinizadores de una planta puede afectar su adecuación debido a la variación en la eficiencia de los polinizadores. Las diferencias en la composición de especies de los gremios, pueden ejercer diferentes presiones de selección en la planta, creando un mosaico de regímenes de selección (Herrera, 1988; Thompson, 1994). Parece evidente entonces, que para entender la evolución de un sistema de planta-polinizador necesitamos determinar la variación, a cualquier escala, en la composición de los polinizadores de la especie de planta.

Este capítulo, incluye una publicación realizada en colaboración con el Dr. Alejandro Casas y el Dr. Alberto Búrquez, en la cual se examinan los efectos de distintos gremios de polinizadores en tiempo y espacio sobre el éxito reproductivo de *S. thurberi*. Examinando las

relaciones entre la producción de frutos y semillas con la actividad de los polinizadores en un contexto espacial y temporal, provee ideas de cómo los polinizadores influyen en la evolución de los sistemas de polinización. Las principales preguntas que se formulan en este manuscrito están relacionadas con el efecto de la localización y el tiempo en el éxito reproductivo: 1) ¿cuál es la importancia relativa de los murciélagos, aves e insectos como polinizadores de *S. thurberi*? 2) ¿cómo la variación temporal y espacial en el gremio de polinizadores afecta el éxito reproductivo de *S. thurberi*? y 3) ¿cómo la producción de frutos y semillas varía en relación con el tiempo de floración? Este manuscrito tiene un énfasis en la variabilidad en el éxito reproductivo en espacio (contexto geográfico) y tiempo (dentro y entre estaciones reproductivas). Estos son temas que la mayoría de los ecólogos siempre tratan de integrar, pero que raramente se ven en conjunto cuando se desarrolla investigación sobre los factores determinantes del éxito reproductivo en plantas, y eventualmente en la evolución de la especie de estudio.

Capítulo 5 Diversidad genética y flujo genético en poblaciones de una cactácea columnar de amplia distribución (*Stenocereus thurberi*) del Desierto Sonorense

La distribución de la diversidad genética de una especie dentro y entre poblaciones está influenciada por la interacción de su biología reproductiva y la estructura espacial que presenta, siendo la combinación de estos dos factores a través de los procesos evolutivos lo que provoca, a su vez, variaciones en el patrón reproductivo de dicha especie (Hamrick y Murawski, 1990; Loveless, 1992).

El conocimiento del sistema reproductivo y del flujo genético de las especies, así como de los procesos implicados en la estructuración genética de las poblaciones, son imprescindibles para comprender la distribución de la variabilidad genética entre individuos y/o poblaciones, y van a proporcionar pautas de manejo que favorezcan la conservación de dicha variabilidad (Hamrick y Godt, 1995). La mayoría de la información generada sobre cactáceas columnares ha estado sesgada a los estudios de biología reproductiva y poco se sabe sobre su variación genética. En este capítulo, para el cual, además de mi asesor, conté con la asesoría y apoyo técnico del Dr. Luis Eguiarte Fruns, se examinan y comparan los niveles y patrones de variación genética de *S. thurberi* a lo largo de su rango de distribución continental, con la finalidad de explorar las vías de diferenciación evolutiva y de conocer el efecto de la movilidad espacial de los polinizadores y dispersores en la estructura genética de una especie clave de

sistemas desérticos, además de generar información para la conservación y uso sustentable de un recurso genético de gran importancia económica y ecológica en el noroeste de México.

Capítulo 6 Conclusiones y perspectivas

En este capítulo se resumen los principales hallazgos encontrados en los capítulos anteriores, de los cuales se desprenden una serie de conclusiones sobre aspectos ecológicos, reproductivos y genéticos de *Stenocereus thurberi*, ofreciéndonos un panorama general de los mecanismos que esta especie usa para maximizar la adecuación individual frente a la variación ambiental (biótica y abiótica) en espacio y tiempo. Además, se proponen vías de desarrollo de proyectos futuros que son necesarios para continuar con el entendimiento ecológico y evolutivo de esta especie.

Literatura citada

- Brown, J. H. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *American Naturalist*, 124: 255-279.
- Brown, J. H. 1995. *Macroecology*. University of Chicago Press. United States.
- Caswell, H. 2000. Prospective and retrospective perturbation analyses: their roles in conservation biology. *Ecology*, 81: 619-627.
- Caswell, H. 2001. *Matrix population models*. 2nd Edition. Sinauer associates, Inc., Sunderland, MA, USA.
- Davies, M. S. y R. W. Snaydon. 1976. Rapid population differentiation in a mosaic environment. III. Measurements of selection pressures. *Heredity* 36: 59-66.
- Grubb, P. J. 1977. The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Review*, 52: 107-145.
- Hamrick, J. L. y M. J. W. Godt. 1995. Conservation genetic of endemic species. En J. C. Avise y J. L. Hamrick (eds.), *Conservation genetics*. Pp. 281-304. Chapman and Hall, New York, NY.
- Hamrick, J. L., M. J. W. Godt y S. L. Sherman-Broyles. 1992. Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species. *New Forests*, 6: 95-124.
- Hamrick, J. L. y D. A. Murawski. 1993. The breeding structure of tropical tree populations. *Plant Species Biology*, 5(1): 157-165
- Herrera, C. M. 1988. Variation in mutualisms: the spatio-temporal mosaic of a pollinator assemblage. *Biological Journal of the Linnean Society*, 35: 95-125.

- Hengeveld, R. y J. Haeck. 1982. The distribution of abundance. I. Measurements. *Journal of Biogeography*, 9: 303-316.
- Horvitz, C. C. y D. W. Schemske. 2002. Effects of plant size, leaf herbivory, local competition and fruit production on survival, growth and future reproduction of a neotropical herb. *Journal of Ecology*, 90: 279-290.
- Fishbein, M. y L. Venable. 1996. Diversity and temporal change in the effective pollinators of *Asclepias tuberosa*. *Ecology*, 77: 1061-1073.
- Fleming, T. H., C. T. Sahley, J. N. Holland, J. D. Nason y J. L. Hamrick. 2001. Sonoran Desert columnar cacti and the evolution of generalized pollination systems. *Ecological Monographs*, 71: 511-530.
- Hampe, A. y R. Petit. 2005. Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecology Letters*, 8: 461-467.
- Linhart, Y. B. y M. C. Grant. 1996. Evolutionary significance of local genetic differentiation in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27: 237-277
- Loveless, M. D. 1992. Isozyme variation in tropical trees: patterns of genetic organization. *New Forests*, 6: 67-94.
- Metcalf, C. J y S. Pavard. 2007. Why evolutionary biologist should be demographers. *Trends in Ecology and Evolution*, 22: 205-212.
- Safriel, U. N., S. Volis y S. Karkl. 1994. Core and peripheral populations and global climate change. *Israel Journal of Plant Sciences*, 42: 331-345.
- Sagarin, R. D. y S. D. Gaines. 2002. The 'abundance centre' distribution: to what extent is a biogeographical rule? *Ecology Letters*, 5: 137-147.
- Thompson, J. N. 1994. *The coevolutionary process*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- Van der Wal R., M. Egas, A. Van der Veen y J. Bakker. 2000. Effects of competition and herbivory on plant performance along a natural productivity gradient. *Journal of Ecology*, 88: 317-330.
- Whittaker, R. H. y W. A. Niering. 1965. Vegetation of the Santa Catalina Mountains, Arizona: a gradient analysis of the south slope. *Ecology*, 46: 429-452.

CAPÍTULO 1



INTRODUCCIÓN GENERAL

Los atributos ecológicos de las plantas y sus interacciones con el ambiente pueden afectar su ciclo de vida. Estos atributos están vinculados directamente con la dinámica de las poblaciones. La compleja red de interacciones en un mismo tiempo y espacio involucra interacciones intra- e inter- específicas de competencia, depredación y/o mutualistas (Herrera, 1993; Aizen *et al.*, 2002; Strauss e Irwin, 2004; Bronstein *et al.*, 2006). La polinización es el primer paso de la reproducción sexual en las plantas con flores, siendo más del 90% de las especies las que requieren de animales como vectores para dispersar el polen y que se lleve a cabo la polinización (Buchmann y Nabhan, 1996). Los productos de la polinización son expresados en número y calidad de las semillas. Un mayor número y calidad de semillas permiten una mejor oportunidad para la persistencia de las poblaciones. La dispersión es el segundo paso crucial en el ciclo de vida de las plantas, determinando la habilidad para desprenderse de la planta madre, de colonizar nuevos lugares, de encontrar lugares seguros o favorables para su germinación, y en última instancia, de moldear la estructura genética de las poblaciones (van der Pijl, 1982). A través de la dispersión del polen y semillas, que en conjunto representan el flujo génico, se estructura la composición genética de las poblaciones (Rozzi *et al.*, 1997). Por lo tanto, comprender los procesos de polinización y dispersión provee información relevante no solo para la conservación de las especies, sino también para entender los procesos involucrados en la evolución de las mismas (Schemske *et al.*, 1994).

En esta introducción, reviso de manera general los procesos antes descritos con el propósito de comprender el contexto en el que se desarrolla el contenido de los capítulos subsecuentes de esta tesis. Primero comienzo con la importancia de estudiar la variación biológica a diferentes escalas espaciales y temporales. Sigo con una explicación sobre la teoría de historias de vida y la biología reproductiva en plantas, y las relaciono con el flujo génico y la estructura poblacional. Por último, exploro cómo todos estos procesos afectan la dinámica de las poblaciones, deteniéndome en la dinámica poblacional de cactáceas columnares. Cada uno de estos temas ha sido integrado en los capítulos subsecuentes de esta tesis.

1.1. Efecto de escala en los estudios ecológicos

La relación entre patrones y procesos es de gran interés en todas las ciencias naturales o sociales, y la escala es una parte integral de esta relación (Wu y Li, 2006). Está bien documentado que los patrones y procesos de los sistemas naturales operan en un amplio rango de escalas espaciales, temporales y de complejidad organizacional (Wiens, 1989; Levin, 1992; Wagenet, 1998; Huston, 1999; Wu, 1999; Whittaker *et al.*, 2001; Philips, 2002). El espacio y el

tiempo son los dos ejes fundamentales de la escala, mientras que las jerarquías de organización son usualmente construidas por el observador.

Un problema muy importante en la ecología es la determinación de la escala apropiada de análisis, la cual permita documentar y entender los fenómenos ecológicos. Según Jaksic (2001) el no considerar la escala o no elegir la escala correcta, conlleva “una alta probabilidad de malinterpretar” los resultados obtenidos de un análisis. Sin embargo, no existe tal cosa como “la escala correcta” de análisis para describir a los sistemas ecológicos, puesto que cada población “percibe” el ambiente bajo su propio y único conjunto de escalas de tiempo y espacio (Levin, 1992). Además, hay que tener en cuenta que la elección de la escala de análisis está directamente influenciada por nuestras capacidades de percepción, de tecnología y de logística (Levin, 1992).

A medida que las escalas cambian, nuevos patrones y procesos pueden emerger, y los factores que los controlan pueden cambiar aún para un mismo fenómeno (Wu y Li, 2006). Por lo tanto, las observaciones hechas a escalas finas pueden perder patrones y procesos importantes que operan en escalas mayores. Al contrario, escalas muy amplias de observación pueden no tener el detalle suficiente para entender las dinámicas a escalas muy finas. Desde el punto de vista de la escala, la ecología, está interesada en describir patrones, entender los procesos responsables de estos patrones, y explorar los efectos ecológicos de los patrones (Levin, 1992; Jenerette y Wu, 2000). Por otra parte, el concepto de efecto de escala que usualmente se refiere al cambio en el resultado de un estudio, debido al cambio en la escala en la que se lleva a cabo el mismo, es relevante; ya que la mayoría de los estudios ecológicos ocurren sólo para una cantidad de tiempo corta y en escalas espaciales pequeñas (e.g. parcelas) (Jenerette y Wu, 2000). Para entender los efectos de escala ecológicos es necesario comparar esta información localizada con los procesos que ocurren a escalas regionales, continentales y globales y de mayor periodo de tiempo (Jenerette y Wu, 2000). Por lo tanto, para relacionar los procesos con los patrones, necesitamos considerar como estos patrones varían con los cambios en la escala.

El tiempo y el espacio no son constantes en los sistemas ecológicos. El ambiente varía, pero también varían la amplitud, la periodicidad, y el grado de estocasticidad en el tiempo, y los patrones y la extensión de la variación en estas variables también cambia en espacio (Wiens, 1986). Las especies difieren unas de otras en su respuesta al ambiente promedio y a su variación (Wiens, 1986). Por esta razón, la escala espacial o temporal de una investigación puede tener profundos efectos en los patrones de distribución y abundancia de los organismos, y en los procesos que los subyacen (Wiens, 1989; Levin, 1992; Gardner *et al.*, 2001; Fraschetti

et al., 2005). La importancia relativa de los procesos ecológicos, e.g. interacciones interespecíficas e intraespecíficas, selección del hábitat, heterogeneidad ambiental y eventos estocásticos, son altamente dependientes de la escala. Por ello, la detección de patrones, depende de la unidad de muestreo y la extensión de su estudio (Gardner *et al.*, 2001; Frascetti *et al.*, 2005).

Todos los organismos enfrentan el mismo dilema: para estados particulares de historia de vida, el efecto de la variabilidad ambiental será una consecuencia de la escala de experiencia (Levin, 1992). Varias adaptaciones de historia de vida, como la dispersión, la latencia, y las formas de reproducción (iterópara o semélpara), tienen el efecto de modificarse y percibirse de distinta manera de acuerdo a la escala de observación (Levin, 1992). La variabilidad ambiental dirige la evolución de ciertas características de historia de vida; éstas, a su vez, modifican la escala de experiencia, y por lo tanto la variabilidad ambiental observada. Dado que la variabilidad no es absoluta, solamente tiene un significado relativo a una escala particular de observación. Por ejemplo, la dispersión o latencia, pueden expresarse en términos de procesos coevolutivos entre un organismo y su ambiente. La consecuencia de las respuestas diferenciales de las especies a la variabilidad es una consecuencia de la partición de recursos, y el aumento de la coexistencia (Levin, 1992).

1.2. Evolución de historias de vida

La historia de vida de un individuo es lo que ocurre entre su nacimiento y su muerte (Roff, 2002). La teoría de historias de vida postula que muchas de las preguntas ecológicas y evolutivas sobre los individuos se entienden mejor en términos de las características reproductivas claves que definen el curso de la vida de los individuos (Stearns, 1992; Roff, 2002). Estas características incluyen, entre otras, la edad de maduración y primera reproducción, el tamaño de los adultos, los intervalos entre eventos reproductivos, el número de descendientes, y el tiempo de vida (Roff, 2002). Los investigadores que estudian la ecología de historias de vida están interesados en analizar las diferencias en la adecuación resultado de las distintas variantes en la característica de historia de vida, así como en comprender los factores que mantienen la variación de dicha característica (Roff, 2002). La variación en las características de historia de vida es típicamente mayor entre especies que dentro de especies. Por lo tanto, no es sorprendente que los estudios tradicionales sobre la ecología de historias de vida se enfoquen en explicar la variación entre especies. Sin embargo, los estudios recientes han mostrado que también existe variación considerable en las historias de vida entre poblaciones de la misma especie (Roff, 2002).

La variación en las características de historia de vida entre especies y poblaciones de la misma especie refleja distinta asignación de recursos entre los individuos, como tiempo, esfuerzo y energía, para mantener las funciones de historia de vida, especialmente crecimiento, mantenimiento y reproducción (Silvertown, *et al.*, 1993). A la vez que el tiempo, esfuerzo y energía son usados para un propósito se disminuye el tiempo, esfuerzo y energía disponibles para otro, uno de los supuestos claves de los modelos de evolución de historias de vida es que las características están constreñidas por esta inherente asignación de *trade-off* (Zera y Harshman, 2001). Esto se llama “Principio de Asignación”, termino atribuido en Cody (1966) a R. Levins y R. H. MacArthur el cual básicamente implica que la evolución producirá fenotipos que asignan recursos limitados entre procesos fisiológicos que compiten para maximizar la adecuación.

Un concepto central en la teoría de historias de vida es que el fenotipo de un individuo consiste de numerosas características que se encuentran correlacionadas unas con otras (Stearns, 1992; Roff, 2002). Algunas de las características pueden estar correlacionadas negativamente produciendo entonces un balance que no resulta óptimo para grupos particulares de caracteres (Stearns, 1992; Roff, 2002). Las correlaciones entre las características pueden tener componentes genéticos y fenotípicos, los cuales pueden ser importantes en moldear la trayectoria de la historia de vida (Roff, 2002). Las correlaciones negativas, i.e. *trade-off*, entre características, no son únicamente interesantes dado sus efectos restrictivos, sino también porque se puede esperar que mantengan la variación en las características de historia de vida en las poblaciones naturales (Reznick, 1985; Stearns, 1992; Roff, 2002;). Sin embargo, los *trade-off* no son los únicos mecanismos que mantienen la variación de las características de historia de vida. Por ejemplo, la variación espacial y temporal en las presiones de selección que afectan la evolución de historias de vida es probable que tengan efectos significativos en la variación de las poblaciones naturales (Ronce y Olivieri, 2004). El estudio de estos efectos ha demostrado ser logísticamente difícil, y por lo tanto la teoría sobre los procesos espaciales que moldean la evolución de las características de historia de vida es mucho mayor que los datos empíricos y las evidencias.

El estudio de la evolución de historias de vida se ha enfocado tradicionalmente en la variación fenotípica de las características de interés y cómo esta variación cambia a través de distintos ambientes. Recientemente se ha desarrollado un enfoque más mecanicista para entender cómo varias características morfológicas, fisiológicas y de comportamiento se combinan para afectar la historia de vida de un individuo, cómo las distintas características pueden correlacionarse, y cuáles son los mecanismos que subyacen a los cambios evolutivos

en las características de historia de vida (Prasad y Joshi, 2003). Este enfoque de la ecología de historias de vida requiere la integración de varias disciplinas de la biología, como también ocurre en otros campos de la ecología y evolución biológica.

1.3. Biología reproductiva en plantas

1.3.1. Fenología reproductiva

La fenología es el estudio de los eventos cíclicos biológicos (Rathcke y Lacey, 1985). El conocimiento del comportamiento fenológico reproductivo, como los periodos de floración o fructificación, es fundamental para entender la disponibilidad de recursos para sus polinizadores y dispersores (Schaik *et al.*, 1993). Especialmente en plantas que se entrecruzan o plantas dioicas, el tiempo de solapamiento entre conoespecíficos es extremadamente importante para una exitosa producción de frutos. El número de flores producidas limita al número de semillas que pueden producirse, y por lo tanto, está positivamente correlacionado con la adecuación cuantificada como el éxito reproductivo femenino (Johnston, 1991; Conner *et al.*, 1996; Worley y Barrett, 2000).

El tiempo de floración puede influir de varias maneras en el éxito reproductivo de las plantas (Rathcke y Lacey, 1985). Dichos efectos pueden ser mediados por factores que operan dentro de las plantas (por ejemplo, plantas muy jóvenes que florecen pueden no tener suficientes recursos para la maduración de los frutos), entre individuos (las plantas que florecen en el tiempo equivocado pueden no ser visitadas por los polinizadores, o pueden ser afectadas desproporcionalmente por los depredadores de semillas), entre poblaciones (la asincronía de la floración de las plantas puede ocasionar que no encuentren parejas), o factores abióticos (plantas que florecen muy tarde en la estación pueden ser afectadas por heladas antes de que maduren los frutos) (Rathcke y Lacey, 1985). Por lo tanto, la fenología floral puede afectar la ecología de las plantas en niveles múltiples, incluyendo el éxito reproductivo individual, la interacción de las plantas con otros organismos, la dinámica de las poblaciones, y el funcionamiento de los ecosistemas (Marquis, 1988; Bronstein, 1995; Pilsen, 2000). Por lo tanto, los análisis de los patrones de floración temporal a cualquier nivel de organización, son esenciales para una comprensión de la situación reproductiva y funcionalidad de las especies.

1.3.2. Sistemas reproductivos y flujo génico

Para los biólogos evolutivos, el estudio del sistema reproductivo es de gran interés, dado que la reproducción controla la transmisión de los genes en tiempo y espacio, y por lo

tanto la distribución de la diversidad genética en las poblaciones naturales (Hamrick y Godt, 1990). Las plantas con flores exhiben una diversidad excepcional en caracteres florales y mecanismos reproductivos, donde incluso especies cercanamente relacionadas poseen diferentes modos de reproducción sexual (desde entrecruza obligada hasta autopolinización predominante) y asexual, contrastándose sistemas de polinización y reproducción, y diversas estrategias de género (Wyatt, 1983; Bawa y Beach, 1981; Barrett, 2008). Los patrones de reproducción pueden algunas veces también variar mucho entre poblaciones o individuos dentro de las poblaciones. Una amplia variación intraespecífica puede deberse tanto a factores ecológicos como genéticos (Barrett y Eckert, 1990).

En las plantas, los factores genéticos que regulan la reproducción incluyen mecanismos fisiológicos y morfológicos que influyen en los niveles de autofertilización y entrecruzamiento. Dichos mecanismos incluyen la autoincompatibilidad (Dulberger, 1992) y la separación espacial y temporal de los órganos masculinos y femeninos (hercogamia y dicogamia, respectivamente; Wyatt, 1983; Lloyd y Webb, 1986; Webb y Lloyd, 1986). Los factores ecológicos, tales como el tamaño y la densidad de las poblaciones, también influyen considerablemente en los patrones reproductivos; influyendo tanto en los polinizadores como en la disponibilidad de parejas (Sih y Baltus, 1987; Jennersten, 1988; Sowing, 1989; Barrett y Eckert, 1990). La reducción del tamaño de las poblaciones o densidad puede llevar a una mayor autopolinización resultando en una reducción del vigor de las plantas (a través de la expresión de depresión por endogamia), lo que puede afectar negativamente la supervivencia, reproducción y otros parámetros demográficos (Charlesworth y Charlesworth, 1987).

El tamaño de la población y su tipo de sistema reproductivo, también pueden alterar la diversidad y diferenciación genética (Hamrick y Godt, 1996). La deriva génica, definida como el cambio aleatorio en las frecuencias alélicas, puede ser mayor en poblaciones pequeñas, lo cual puede llevar a la extinción de alelos y pérdida de variabilidad genética (Barrett y Kohn, 1991; Ellstrand y Elam, 1993; Lowe *et al.*, 2004). Además, los sistemas reproductivos pueden tener un alto impacto en la variabilidad genética de plantas. Las especies que se entrecruzan usualmente tienen una alta diversidad dentro de las poblaciones y niveles bajos de diferenciación poblacional, mientras que las plantas que se autopolinizan tienen una diversidad baja dentro de las poblaciones y una alta diferenciación entre poblaciones (Hamrick y Godt, 1996; Booy *et al.*, 2000).

Por lo tanto, descontando la presión de mutación, la selección natural y la deriva genética, el tipo de sistema reproductivo y la magnitud del flujo genético son mecanismos que afectan directamente la expresión de la variación genética y consecuentemente, la capacidad

de adaptación a cambios ambientales en espacio y tiempo (Boshier, 2000). Ambos definen el modo de transmisión genética entre generaciones, e influyen de forma determinante en la distribución de la variación genética dentro y entre poblaciones, afectando con ello su estructura genética (Schoen y Brown, 1991; Holsinger, 2000; Glémin *et al.*, 2006). La identificación de los factores que afectan al sistema reproductivo y la determinación de su escala de actuación son, por lo tanto, necesarias para entender el curso evolutivo, el correcto manejo de las poblaciones naturales y el diseño de estrategias de conservación.

1.3.3. Interacción planta-polinizador

Dado que la producción de semillas en una gran proporción de las angiospermas, depende de las interacciones mutualistas planta-polinizador (Kearns *et al.*, 1998), los servicios de los polinizadores son esenciales para el reclutamiento y persistencia de la gran mayoría de las poblaciones de plantas (Ashman *et al.*, 2004; Biesmeijer *et al.*, 2006; Fontaine *et al.*, 2006). Además de la extinción directa de las poblaciones asociadas a la pérdida de hábitat, las perturbaciones y la fragmentación del hábitat por la expansión antrópica provocan efectos en cascada en las poblaciones silvestres de plantas, alterando las interacciones mutualistas tales como la de planta-polinizador (Allen-Wardell *et al.*, 1998; Kearns *et al.*, 1998; Tilman *et al.*, 2001; Kremen *et al.*, 2007).

El éxito reproductivo de las plantas depende directamente de la cantidad y calidad de polen recibido (Colling *et al.*, 2004; Aizen y Harder, 2007). Revisiones recientes han reportado que existe limitación de polen en más del 60% de las angiospermas que han sido estudiadas (Burd, 1994; Knight *et al.*, 2005). Los mecanismos de incompatibilidad, que promueven variabilidad genética, hacen a muchas especies sensibles a la alteración en la interacción planta-polinizador. Esto se debe a que las especies auto-incompatibles generalmente carecen de mecanismos para responder a servicios de polinización inadecuados como lo hacen las especies auto-compatibles que tienen una fuente adicional de polen (su propio polen; Larson y Barrett, 2000). Sin embargo, en un ambiente estocástico de polinización, la limitación de polen puede también reflejar la evolución del sistema reproductivo hacia una estrategia de bet-hedging, por ejemplo, incrementando la adecuación de las plantas a través de la producción de óvulos en exceso para canalizarlo en episodios raros de una abundante transferencia de polen (Burd, 1995).

Mientras que un gran número de estudios empíricos han documentado el efecto de la limitación del polen en la reproducción de plantas (revisado en Knight *et al.*, 2005), la magnitud de este fenómeno es altamente variable en espacio y tiempo (Baker *et al.*, 2000, Price *et al.*,

2005), siendo influenciado por varios factores, tales como la morfología de la planta (Vanhoenacker *et al.*, 2006), la densidad de flores (Knight, 2003), el tamaño de las poblaciones (Kunin, 1997), el aislamiento de las poblaciones (Steffan-Dewenter y Tschamntke, 1999; Duncan *et al.*, 2004; Aguilar *et al.*, 2006) y el contexto del paisaje (Steffan-Dewenter *et al.*, 2002; Chacoff y Aizen, 2006), por lo que los estudios que incluyen el análisis de varias poblaciones y en distintos tiempos son de una gran importancia para comprender mejor las interacciones planta-polinizador.

1.3.4. Síndromes de polinización

Actualmente, uno de los puntos más estudiados en las plantas con flores son las interacciones planta–polinizador. Estas interacciones están relacionadas con los llamados “síndromes de polinización” propuestos por van der Pijl (Faegri y van der Pijl, 1979), en los cuales grupos distintos de plantas convergen en un tipo de flor y de recompensa adecuados a sólo un tipo de polinizador. Asimismo, hay grupos de animales que dependen en mayor o menor grado de las flores para obtener su alimento que también presentan una convergencia morfológica y conductual en la utilización de las flores como recurso. Como resultado de esta interacción, las flores pueden tener diferentes longitudes, formas y colores que atraen a tipos específicos de polinizadores.

Estos síndromes pueden ser un primer indicador de posibles vectores de polen de las plantas, pero han sido criticados por ser frecuentemente erróneos, cuestionando su validez como una interpretación directa de adaptación (Waser *et al.*, 1996; Herrera, 1996; Ollerton, 1998; Johnson y Steiner, 2000), ya que están basados en comparaciones interespecíficas que sólo sugieren patrones cualitativos generales (de nuevo el problema de escala). La primera objeción radica en que este concepto requiere de una alta especificidad sobre determinado tipo de polinizador y existe evidencia de que muchas especies de plantas son visitadas por un número muy variado de polinizadores (Thompson y Pellmyr, 1992). Varios de éstos polinizadores podrían ser igualmente eficientes, o una misma especie puede presentar comportamientos alternativos en sus patrones de visitas (Temeles, 1996; Bruneau, 1997), haciendo difícil determinar el polinizador efectivo al que responde la planta. Ahora bien, esto nos lleva a la posibilidad de que el origen de varios de estos caracteres florales sencillamente sea distinto al de los polinizadores actuales. Estas llamadas exaptaciones evolucionaron por interacciones con polinizadores del pasado y los caracteres se mantienen sin modificación, ya sea porque resultan más o menos adecuados con los visitantes presentes o por restricciones filogenéticas (Gould y Vbra, 1982; Herrera, 1996). Son pocos los estudios que logran medir el

efecto relativo de los polinizadores y otros visitantes sobre la reproducción en plantas, en función de determinar si los atributos florales corresponden al polinizador más efectivo (Pellmyr y Thompson, 1996). En este contexto, las plantas que son visitadas por animales diurnos y nocturnos ofrecen la posibilidad de examinar con mayor facilidad dicha contribución dada la separación en el tiempo de actividad de estos gremios (Eguiarte y Búrquez, 1987; Groman y Pellmyr, 1999), tomando en cuenta que al interior de estas categorías podría haber también mucha variación.

El segundo punto relevante respecto a las dificultades de los estudios acerca del síndrome de polinización, se refiere a la necesidad de llevar a cabo estudios cuantitativos a nivel intra e interpoblacional para demostrar que los caracteres florales son adaptaciones actuales. Básicamente porque las diferencias entre poblaciones en la expresión de esos caracteres, denotan la variabilidad requerida por la selección natural y el valor adaptativo que presentan a condiciones locales diferentes (Thompson, 1997). De esta manera, las interacciones planta-polinizador pueden variar entre las poblaciones reflejando un patrón adaptativo complejo. Este tipo de escenario subraya la importancia de relacionar la ecología reproductiva con la estructura genética de las poblaciones. En este contexto, son muy importantes los estudios geográficos que incluyan varias poblaciones en condiciones ecológicas contrastantes.

Sin embargo, los síndromes de polinización son una herramienta necesaria para, por ejemplo, evaluar la diversidad funcional de los ecosistemas (Machado y Lopes, 2004; Girão *et al.*, 2007) o comprender los procesos de especialización floral (Proctor, 1978; Fenster *et al.*, 2004).

1.4. Dinámica poblacional

Comprender cómo las poblaciones de plantas responden a la variación ambiental espacial y temporal es un objetivo importante en los estudios de ecología de plantas (Harper, 1977; Crawley, 1990; Jongejans y de Kroon, 2005). Se ha mostrado que las poblaciones de plantas varían enormemente en espacio y tiempo en respuesta a la variación ambiental en sus hábitats (van Groenendael y Slim, 1988; Horvitz y Schemske, 1995). Además de la diversificación, debido a los cambios estocásticos en las condiciones ambientales, el destino – tarde o temprano – de todas las poblaciones es la extinción (Lande *et al.*, 2003). Por lo tanto, la dinámica regional de las especies de plantas es usualmente una combinación de extinción local y colonización de nuevos sitios: un sistema modelado por el estudio de metapoblaciones (Hanski, 1999). En la actualidad, en muchos ecosistemas, la fragmentación y degradación de

los hábitats han incrementado el riesgo de extinción de las poblaciones de plantas adaptadas a condiciones ambientales específicas (Pitman y Jørgensen, 2002), mientras que la probabilidad de colonizaciones de nuevos sitios por estas especies han decrecido enormemente (Hanski *et al.*, 1996; Milden *et al.*, 2006). En el futuro, el cambio climático puede acelerar la extinción antropogénica de las especies, principalmente aquellas con nichos ecológicos restringidos (Parmesan, 2006).

La dinámica de las poblaciones en plantas está determinada por factores demográficos (sobrevivencia, mortalidad, éxito reproductivo, densidad poblacional, etc.), genéticos (variabilidad genética de los individuos, selección natural, deriva genética y/o depresión por endogamia), del ambiente físico (precipitación, temperaturas máximas y mínimas, condiciones edafológicas) y del ambiente biológico (interacciones mutualistas, competencia, herbivoría) (Schemske *et al.*, 1994). Entender los efectos de estos factores sobre la tasa de cambio poblacional es básico para diseñar planes de conservación efectivos que reduzcan la probabilidad de extinción, especialmente en especies vulnerables con hábitats restringidos o muy específicos, especies con tasas de crecimiento individual bajas y/o especies con estadios tempranos de desarrollo altamente vulnerables, y sujetas a colecta y comercio ilegal como las cactáceas (Hernández y Godínez Álvarez, 1994; Esparza-Olguín *et al.*, 2002) y las cicadáceas (González-Astorga *et al.*, 2008; Álvarez-Yépez *et al.*, 2011).

La tasa de crecimiento de una población está determinada por la suma del destino de todos los individuos de la misma (Caswell, 2001). Por lo tanto, para entender la dinámica de una población, todos los procesos demográficos que ocurren en una población necesitan ser tomados en cuenta (Schemske *et al.*, 1994). En las poblaciones de plantas, estos procesos pueden dividirse en cuatro apartados fundamentales del ciclo de vida: supervivencia, crecimiento, reproducción y reclutamiento (Silvertown *et al.*, 1993; Franco y Silvertown, 2004). Para la persistencia de las poblaciones locales, la supervivencia y el crecimiento de las plantas establecidas son los componentes más importantes del ciclo de vida (Eriksson, 1996; Silvertown *et al.*, 1996). El crecimiento individual de las plantas afecta positivamente el crecimiento de las poblaciones, debido a que tanto la probabilidad de supervivencia como la reproducción se incrementan con el tamaño de la planta (Silvertown y Charlesworth, 2001). En las plantas clonales, el crecimiento puede darse también por propagación vegetativa de los “ramets”, lo que incrementa la probabilidad de persistencia local (Eriksson, 1994; Eriksson y Ehrlén, 2001). En contraste con la propagación clonal, la reproducción sexual (entendida como la formación de semillas y el subsecuente reclutamiento de plántulas) mantiene la diversidad genética de una población (Honnay y Bossuyt, 2005; Honnay *et al.*, 2006). Varios estudios han mostrado que el

reclutamiento de plántulas varía tanto en tiempo como en espacio (Horvitz y Schemske, 1995; Jongejans y de Kroon, 2005), pero la longevidad de las semillas en latencia puede tener un efecto estabilizador en las poblaciones de plantas (Venable y Brown, 1988; Stöcklin y Fischer, 1999).

Por lo tanto, el estudio de los procesos poblacionales como la supervivencia, la fecundidad y la dinámica poblacional, así como su variación a lo largo del ciclo de vida de los organismos, son una herramienta crucial para los biólogos evolutivos, puesto que, dichos procesos definen en última instancia la adecuación de las poblaciones y su persistencia en el tiempo (Metcalf y Pavard, 2007).

1.4.1. Descripción breve de la dinámica poblacional en cactáceas columnares

La dinámica poblacional de muchas especies de cactáceas columnares está fuertemente relacionada con interacciones ecológicas tanto de animales como de plantas y, a nivel geográfico, los factores abióticos juegan también un papel importante; lo cual hace que varíen las características inter- e intrapoblacionales (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003). Por estas razones, conocer los factores que controlan su abundancia y distribución es importante para entender su dinámica ecológica.

En un contexto geográfico, la variabilidad climática (principalmente en términos de precipitación) se ha relacionado como el factor que mayormente determina el reclutamiento episódico en plantas leñosas de ambientes áridos, incluyendo a cactáceas; y como resultado, se asume que la estructura de edades de una población refleja los años o periodos favorables para el establecimiento de individuos (Brum, 1973; Steenbergh y Lowe, 1977; Jordan y Nobel, 1981, 1982; Turner, 1990; Parker, 1993; Bowers, 1997; Pierson y Turner, 1998; Swetnam y Betancourt, 1998). Sin embargo, a escala local, la dinámica poblacional se encuentra además fuertemente asociada a factores bióticos que incluyen procesos de competencia inter- e intraespecífica. Por lo anterior, se ha propuesto que el estudio de varias poblaciones puede mostrar mejor los efectos combinados del ambiente biótico y físico, y el estudio de una población local destaca los efectos de las interacciones ecológicas con otras especies (Bowers y Turner, 2002).

En el caso de las cactáceas columnares, es importante considerar los aspectos del ciclo de vida que pueden ser críticos para el mantenimiento de sus poblaciones. El establecimiento de cactáceas columnares es episódico, asociándolo principalmente con el régimen de lluvias (Steenbergh y Lowe, 1977; Jordan y Nobel, 1982 (Turner *et al.*, 1966; Steenberg y Lowe, 1969; Hutto *et al.*, 1986; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991, Godínez-Álvarez *et al.*, 1999). La

germinación sólo ocurre bajo ciertas condiciones adecuadas de humedad (Gibson y Nobel, 1986; Dubrovsky, 1996, 1998), radiación solar y temperatura (Gibson y Nobel, 1986; Nolasco *et al.*, 1997). Las fases tempranas del desarrollo presentan una gran mortalidad (Pierson y Turner, 1988; Esparza, 1998); esta mortalidad se ve reducida cuando las plántulas se establecen bajo la cobertura de otras especies que funcionan como “nodrizas”, las cuales ofrecen condiciones microambientales de humedad y temperatura favorables para su desarrollo (Shreve 1931; Turner *et al.*, 1966; Steenberg y Lowe, 1977; Franco y Nobel, 1989; Valiente-Banuet y Escurra, 1991; Valiente-Banuet *et al.*, 1991; Flores y Jurado, 2003). Asimismo, la mortalidad de semillas y plántulas que son capaces de escapar de la variabilidad del ambiente físico se enfrentan a una elevada depredación (Valiente-Banuet y Escurra 1991, Mandujano, 1995; Esparza, 1998).

Otras etapas importantes en la dinámica poblacional de las cactáceas columnares son la polinización y dispersión, ambos factores fuertemente asociados a interacción con animales (Gibson y Nobel, 1986; Valiente-Banuet *et al.*, 1996). Se ha hipotetizado que los murciélagos son polinizadores especializados de las especies tropicales de cactáceas columnares, mientras que en las áreas extratropicales –dada la imprevisibilidad en su migración– otras especies como los colibríes, aves percheras, e insectos son capaces de polinizarlos en ausencia de murciélagos. En Norteamérica, la gran mayoría de las cactáceas columnares son polinizadas por diferentes especies de murciélagos y aves (Valiente-Banuet, *et al.*, 1996; Fleming *et al.*, 2001). Tal es el caso de *Carnegiea gigantea*, *Stenocereus thurberi* y *Pachycereus pringlei* (Fleming *et al.*, 2001). Otras especies como *Lophocereus schottii* y *Stenocereus alamosensis* pueden tener relaciones planta-polinizador muy estrictas con otros polinizadores (Holland y Fleming, 1999; Búrquez y Bustamante datos no publicados).

Además de la polinización, se sabe que en la dispersión de semillas participan tanto murciélagos como aves, lo que nos muestra que la interacción planta-animal tiene un papel importante en la permanencia de sus poblaciones (Valiente-Banuet *et al.*, 1996). Como se ha visto en algunas cactáceas, la dispersión por animales aumenta la variabilidad genética local a través del reclutamiento de “genets” que vienen de distintas poblaciones, reduciéndose la probabilidad de endogamia y extinción local (Mandujano *et al.*, 1997; Fleming *et al.*, 1998).

1.5. Consideraciones finales

Las cactáceas columnares, como muchas otras especies de larga vida, tienen una compleja biología. Dada la heterogeneidad ambiental (abiótica y biótica) en las que estas especies habitan, relacionar los procesos físicos y ecológicos con la observación de patrones

requiere que adaptemos una perspectiva múltiple de escala, considerando que estos patrones varían con los cambios en la escala tanto espacial como temporal. El éxito reproductivo en las plantas es un carácter de historia de vida que requiere ser estudiado desde esta perspectiva múltiple de escala. La teoría de historias de vida provee un lente a través del cual podemos examinar los mecanismos que los organismos usan para maximizar la adecuación individual frente a la variación ambiental. Las plantas han evolucionado en varias estrategias de historia de vida en respuesta a la variación espacio-temporal causada por la variabilidad en los factores abióticos y las interacciones bióticas como la competencia, infección de patógenos, herbivoría, polinización o dispersión de semillas (Silvertown y Charlesworth, 2001; Ehrlén, 2002), y las cactáceas columnares son un excelente organismo modelo para estudiar estas relaciones.

La distribución de las especies y sus límites no pueden comprenderse de manera aislada, porque las especies y los individuos interactúan con cada uno de manera compleja. Las interacciones intra- e interespecificas (directas o indirectas) restringen (e.g. competencia, depredación) o permiten (e.g. facilitación, mutualismos) la expansión del ámbito de distribución y los parámetros demográficos (densidad, supervivencia y fecundidad) (Holt y Keitt, 2005; Case et al., 2005). Por lo tanto, comprender la distribución de las especies y sus límites es complejo; requiere el estudio de distintas escalas espaciales y temporales. Es por esto que, la conservación y manejo de la diversidad, constituye un desafío complejo que requiere del conocimiento básico sobre los procesos que afectan la distribución y la abundancia de las poblaciones, sus interacciones mutualistas, su biología reproductiva y su estructura genética. Todos estos factores, son tratados en esta tesis, utilizando como modelo de estudio a una cactácea columnar, *Stenocereus thurberi*.

Literatura citada

- Allen-Wardell, G., P. Bernhardt, R. Bitner, A. Búrquez, S. Buchmann, J. Cane, P. A. Cox, V. Dalton, P. Feinsinger, M. Ingram, D. Inouye, C. E Jones, K. Kennedy, P. Kevan, H. Koopowitz, R. Medellín, S. Medellín-Morales y G. P. Nabhan. 1998. The potential consequences of pollinator declines on the conservation of biodiversity and stability of food crop yields. *Conservation Biology*, 12(1): 8-17.
- Aguilar, R., L. Ashworth, L. Galetto y M. A. Aizen. 2006. Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: Review and synthesis through a meta-analysis. *Ecology Letters*, 9: 968-980.

- Álvarez-Yépez, J. C., M. Dovciak y A. Búrquez. 2011. Persistence of a rare ancient cycad: Effects of environment and demography. *Biological Conservation*, 144: 122-130.
- Aizen, M. A. y L. D. Harder. 2007. Expanding the limits of the pollen-limitation concept: Effects of pollen quantity and quality. *Ecology*, 88: 271-281.
- Aizen, M. A., D. P. Vásquez y C. Smith-Ramírez. 2002. Natural history and conservation of plant-animal mutualisms in the temperate forest of southern South America. *Revista Chilena de Historia Natural*, 75: 79-97.
- Ashman, T. L., T. M. Knight, J. A. Steets, P. Amarasekare, M. Burd, D. R. Campbell, M. R. Dudash, M. O. Johnston, S. J. Mazer, R. J. Mitchell, M. T. Morgan y W.G. Wilson. 2004. Pollen limitation of plant reproduction: Ecological and evolutionary causes and consequences. *Ecology*, 85: 2408-2421.
- Baker, A. M., S. C. H. Barrett y J. D. Thompson. 2000. Variation of pollen limitation in the early flowering Mediterranean geophyte *Narcissus assoanus* (Amaryllidaceae). *Oecologia*, 124: 529-535.
- Barrett, S. C. H. 2008. Major Evolutionary Transitions in Flowering Plant Reproduction: An Overview. *International Journal of Plant Sciences*, 169 (1): 1-5.
- Barrett, S. C. H. y C. G. Eckert. 1990. Current issues in plant reproductive ecology. *Israel Journal of Botany*, 39: 5-12.
- Barrett, S. C. H. y J. K. Kohn. 1991. Genetic and evolutionary consequences of small population size in plants: implications for conservation. En D. A. Falk y K. H. Holsinger (eds.). *Genetics and conservation of rare plants*. Pp. 3-30. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom.
- Bawa, K. S. y J. H. Beach. 1981. Evolution of sexual systems in flowering plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 68: 254-274.
- Biesmeijer, J. C., S. P. M. Roberts, M. Reemer, R. Ohlemuller, M. Edwards, T. Peeters, A. P. Schaffers, S. G. Potts, R. Kleukers, C. D. Thomas, J. Settele y W. E. Kunin. 2006. Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. *Science*, 313: 351-354.
- Booy, G. R. J. J. Hendriks, M. J. M. Smulders, J.M. Van Groenendael y B. Vosman. 2000. Genetic diversity and the survival of populations. *Plant Biology*, 2: 379-395.
- Bowers, J. E. 1997. Demographic patterns of *Ferocactus cylindraceus* in relation to substrate age and grazing history. *Plant Ecology*, 133: 37-48.

- Bronstein, J. L. 1995. The plant-pollinator landscape. En L. Hansson, L. Fahrig y G. Merriam (eds.) *Mosaic landscape and ecological processes*. Pp. 256-288. Chapman & Hall, London.
- Bronstein, J. L., R. Alarcon y M. Geber. 2006. The evolution of plant-insect mutualisms. *New Phytologist*, 172: 412-428.
- Brum, G. D. 1973. Ecology of the saguaro (*Carnegiea gigantea*): Phenology and establishment in marginal populations. *Madroño*, 22: 195-204.
- Boshier, D. H. 2000. Mating systems. En T. B. D Boshier y A. Young (eds.). *Forest conservation genetics: principles and practice*. Pp. 63-79. CSIRO Publishing, Collingwood. Australia.
- Bowers, J. A. y R. M. Turner. 2002. The influence of climatic variability on local population dynamics of *Cercidium microphyllum* (foothill paloverde). *Oecologia*, 130: 105-113.
- Bruneau, A. 1997. Evolution and homology of bird pollination syndromes in *Erythrina* (Leguminosae). *American Journal of Botany*, 84: 54-71.
- Buchmann, S. L. y G. P. Nabhan. 1996. *The Forgotten Pollinators*. Washington, DC: Island.
- Burd, M. 1994. Bateman's principle and plant reproduction: The role of pollen limitation in fruit and seed set. *Botanical Review*, 60: 83-139.
- Burd, M. 1995. Ovule packaging in stochastic pollination and fertilization environments. *Evolution*, 49: 100-109.
- Case, T. J., R. D. Holt, M. A. McPeck y T. H. Keitt. 2005. The community context of species' borders: ecological and evolutionary perspectives. *Oikos*, 108: 28-46.
- Caswell, H. 2001. *Matrix population models: construction, analysis, and interpretation*. Second edition. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, USA.
- Chacoff, N. P. y M. A. Aizen. 2006. Edge effects on flower-visiting insects in grapefruit plantations bordering premontane subtropical forest. *Journal of Applied Ecology*, 43: 18-27.
- Charlesworth, D. y B. Charlesworth. 1987. Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18: 237-268.
- Colling, G., C. Reckinger y D. Matthies. 2004. Effects of pollen quantity and quality on reproduction and offspring vigor in the rare plant *Scorzonera humilis* (Asteraceae). *American Journal of Botany*, 91: 1774-1782.
- Conner, J. K., S. Rush y P. Jennetten. 1996. Measurements of natural selection on floral traits in wild radish (*Raphanus raphanistrum*). I. Selection through lifetime female fitness. *Evolution*, 50: 1127-1136.

- Crawley, M. J. 1990. The population dynamics of plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society, London B*, 330: 125-140.
- Dubrovsky, J. G. 1996. Seed hydration memory in Sonoran Desert cacti and its ecological implication. *American Journal of Botany*, 83: 624-632.
- Dubrovsky, J. G. 1998. Discontinuous hydration as a facultative requirement for seed germination in two cactus species of the Sonoran Desert. *Journal of the Torrey Botanical Society*, 125: 33-39.
- Dulberger, R. 1992. Floral polymorphisms and their functional significance in the heterostylous syndrome. En S. C. H. Barrett (ed.) *Evolution and function of heterostyly*. Pp. 41-84. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- Duncan, D. H., A. B. Nicotra, J. T. Wood y S. A. Cunningham. 2004. Plant isolation reduces outcross pollen receipt in a partially self-compatible herb. *Journal of Ecology*, 92: 977-985.
- Eguiarte, L. y A. Búrquez. 1988. Reducción en la fecundidad de *Manfreda brachystachya*, (Cav.) Rose, una agavácea polinizada por murciélagos: los riesgos de la especialización en la polinización. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 48: 147-149.
- Ehrlén, J. 2002. Assessing the lifetime consequences of plant-animal interactions for the perennial herb *Lathyrus vernus* (Fabaceae). *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*, 5: 145-163.
- Ellstrand, N. C. y D. R. Elam. 1993. Population genetic consequences of small population size: implications for plant conservation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24: 217-242.
- Eriksson, O. 1994. Stochastic population dynamics of clonal plants: Numerical experiments with ramet and genet models. *Ecological Research*, 9: 257-268.
- Eriksson, O. 1996. Regional dynamics of plants: A review of evidence for remnant, source-sink and metapopulations. *Oikos*, 77: 248-258.
- Eriksson, O. y J. Ehrlén. 2001. Landscape fragmentation and the viability of plant populations. En J. Silvertown y J. Antonovics (eds.) *Integrating ecology and evolution in a spatial context*. Pp. 157-175. Blackwell, Oxford, UK.
- Esparza-Olguín, L., T. Valverde y E. Vichis Anaya. 2002. Demographic analysis of a rare columnar cactus (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, Mexico. *Biological Conservation*, 103: 349-359.
- Faegri K y L. van der Pijl. 1979. *The Principles of Pollination Ecology*. Pergamon, Oxford.

- Fenster C. B, W. S. Armbruster, P. Wilson, M. R. Dudash y J. D. Thomson. 2004. Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 35: 375-403.
- Fleming, T. H., S. Maurice y J. L. Hamrick. 1998. Geographic variation in the breeding system and the evolutionary stability of trioecy in *Pachycereus pringlei* (Cactaceae). *Evolutionary Ecology*, 12: 279-289.
- Fleming, T. H., C. T. Sahley, J. N. Holland, J. D. Nason y J. L. Hamrick. 2001. Sonoran Desert columnar cacti and the evolution of generalized pollination systems. *Ecological Monographs*, 71: 511-530.
- Flores, J. y E. Jurado. 2003. Are nurse-protégé interactions more common among plants from arid environments? *Journal of Vegetation Science*, 14: 911-916.
- Fontaine, C., I. Dajoz, J. Meriguet y M. Loreau. 2006. Functional diversity of plant-pollinator interaction webs enhances the persistence of plant communities. *Plos Biology*, 4: 129-135.
- Franco, M. y J. Silvertown. 2004. Comparative demography of plants based upon elasticities of vital rates. *Ecology*, 85: 531-538.
- Fraschetti S, A. Terlizzi y L. Benedetti-Cecchi. 2005. Patterns of distribution of marine assemblages from rocky shores: evidence of relevant scales of variation. *Marine Ecology Progress Series*, 296: 13-29
- Gardner, R. H, W. M. Kemp, V. S. Kennedy y J. E. Petersen. 2001. *Scaling relationships in experimental ecology*. Columbia University Press, New York.
- Gibson, A. C. y P. S. Nobel. 1986. *The cactus Primer*. Harvard University Press. Cambridge.
- Girão, L. C., A. V. Lopes, M. Tabarelli y E. M. Bruna. 2007. Changes in tree reproductive traits reduce functional diversity in a fragmented Atlantic Forest landscape. *PLoS ONE*, 2: e908.
- Glémin, S., E. Bazin y D. Charlesworth. 2006. Impact of mating systems on patterns of sequence polymorphism in flowering plants. *Proceedings of the Royal Society B*, 273: 3011-3019.
- Godínez-Álvarez, H. A. Valiente-Banuet y L. Valiente Banuet. 1999. Biotic interaction and the population dynamics of the long lived cactus *Neobuxbaumia tetetzo* in the Tehuacán Valley, Mexico. *Canadian Journal of Botany*, 77: 203-208.
- Godínez-Álvarez, H., T. Valverde y P. Ortega-Baez. 2003. Demographic trends in the Cactaceae. *Botanical Review*, 69: 173-203.

- González-Astorga, J., A. P. Vovides, D. Cabrera-Toledo y F. Nicolalde-Morejón. 2009. Diversity and genetic structure of the endangered cycad *Dioon sonorensis* (Zamiaceae) from Sonora, Mexico: evolutionary and conservation implications. *Biochemical Systematics and Ecology*, 36: 891-899.
- Gould, S. y E. Vrba. 1982. Exaptation: a missing term in the science of form. *Paleobiology*, 8: 4-15.
- Groman, J. D. y O. Pellmyr. 1999. The pollination biology of *Manfreda virginica* (Agavaceae): relative contribution of diurnal and nocturnal visitors. *Oikos*, 87: 373-381.
- Hamrick, J. L. y M. J. Godt. 1990. Allozyme diversity in plant species. En A. H. D. Brown, M. T. Clegg, A. L. Kahler y B. S. Weir (eds.) *Plant population genetics, breeding, and genetic resources*. Pp. 43-63. Sinauer, Sunderland, MA, U.S.A.
- Hamrick, J. L. y M. J. W. Godt. 1996. Effects of life history traits on genetic diversity in plant species. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Biological Sciences*, 351: 1291-1298.
- Harper, J. L. 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, London, UK.
- Hanski, I. 1999. *Metapopulation Ecology*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Hanski, I., A. Moilanen y M. Gyllenberg. 1996. Minimum viable metapopulation size. *American Naturalist*, 147: 527-541.
- Hernández, H. M. y H. Godínez-Álvarez. 1994. Contribución al conocimiento de las Cactáceas mexicanas amenazadas. *Acta Botánica Mexicana*, 26: 33-52.
- Herrera, C. M. 1993. Selection on floral morphology and environmental determinants of fecundity in a hawk moth-pollinated violet. *Ecological Monographs*, 63: 251-275.
- Herrera, C. 1996. Floral traits and plant adaptation to insect pollinators: a devil's advocate approach. En D. Lloyd y S. Barrett (eds.), *Floral biology: studies in floral evolution of animal-pollinated plants*. Pp. 65-87. Chapman and Hall, New York, New York, USA.
- Holland, J. N. y T. H. Fleming. 1999. Mutualistic interactions between *Upiga virescens* (Pyralidae), a pollination seed-consumer and *Lophocereus schottii* (Cactaceae). *Ecology*, 80: 2074-2084.
- Holsinger, K. E. 2000. Reproductive systems and evolution in vascular plants. *Proceedings of the National Academy of Science USA*, 97: 7037-7042.
- Holt, R. D. y T. H. Keitt. 2005. Species' borders: a unifying theme in ecology. *Oikos*, 108: 3-6.
- Honnay, O. y B. Bossuyt. 2005. Prolonged clonal growth: escape route or route to extinction? *Oikos*, 108: 427-432.

- Honnay, O., H. Jacquemyn, I. Roldan-Ruiz y M. Hermy. 2006. Consequences of prolonged clonal growth on local and regional genetic structure and fruiting success of the forest perennial *Maianthemum bifolium*. *Oikos*, 112: 21-30.
- Horvitz, C. C. y D. W. Schemske. 1995. Spatiotemporal variation in demographic transitions of a tropical understory herb: projection matrix analysis. *Ecological Monographs*, 65: 155-192.
- Huston, M. A. 1999. Local processes and regional patterns: appropriate scales for understanding variation in the diversity of plant and animals. *Oikos*, 86: 393-401.
- Hutto, R. L., J. R. McAuliffe y L. Hogan. 1986. Distributional associates of the saguaro (*Carnegiea gigantea*). *The Southwestern Naturalist*, 31: 469-476.
- Jaksic, F. M. 2001. Ecological effects of El Niño in terrestrial ecosystems of western South America. *Ecography*, 24: 241-250.
- Jenerette, G. D. y J. Wu. 2000. On the definitions of scale. *Bulletin of the Ecological Society of America*, 81: 104-105.
- Jennerston, O. 1988. Pollination in *Dianthus deltoides* (Caryophyllaceae): effects of habitat fragmentation on visitation and seed set. *Conservation Biology*, 2: 359-366.
- Johnston, M. O. 1991. Natural selection on floral traits in two species of *Lobelia* with different pollinators. *Evolution*, 45: 1468-1479.
- Johnson, S. D. y K. E Steiner. 2000. Generalization versus specialization in plant pollination systems. *Trends in Ecology and Evolution*, 15: 140-143.
- Jongejans, E. y H. de Kroon. 2005. Space versus time variation in the population dynamics of three co-occurring perennial herbs. *Journal of Ecology*, 93: 681-692.
- Jordan, P. W. y P. S. Nobel. 1981. Seedling establishment of *Ferocactus acanthodes* in relation to drought. *Ecology*, 62: 901-906
- Jordan, P. W. y P. S. Nobel. 1982. Height distributions of two species of cacti in relation to rainfall, seedling establishment and growth. *Botanical Gazette*, 143: 511-517.
- Kearns, C. A., D. W. Inouye y N. M. Waser. 1998. Endangered mutualisms: The conservation of plant-pollinator interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 29: 83-112.
- Knight, T. M. 2003. Floral density, pollen limitation, and reproductive success in *Trillium grandiflorum*. *Oecologia*, 137: 557-563.
- Knight, T. M., J. A. Steets, J. C. Vamosi, S. J. Mazer, M. Burd, D. R. Campbell, M. R. Dudash, M. O. Johnston, R. J. Mitchell y T. L. Ashman. 2005. Pollen limitation of plant reproduction: Pattern and process. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 36: 467-497.

- Kremen, C., N. M. Williams, M. A. Aizen, B. Gemmill-Herren, G. LeBuhn, R. Minckley, L. Packer, S. G. Potts, T. Roulston, I. Steffan-Dewenter, D. P. Vazquez, R. Winfree, L. Adams, E. E. Crone, S. S. Greenleaf, T. H. Keitt, A. M. Klein, J. Regetz y T. H. Ricketts. 2007. Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: A conceptual framework for the effects of land-use change. *Ecology Letters*, 10: 299-314.
- Lande, R., S. Engen y B. E. Saether. 2003. *Stochastic population dynamics in ecology and conservation*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Larson, B. M. H. y S. C. H. Barrett. 2000. A comparative analysis of pollen limitation in flowering plants. *Biological Journal of the Linnean Society*, 69: 503-520.
- Levin, S. A. 1992. The problem of pattern and scale in Ecology: The Robert H. MacArthur Award Lecture. *Ecology*, 73: 1943-1967.
- Lloyd, D. G. y C. J. Webb. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms. 1. Dichogamy. *New Zealand Journal of Botany*, 24: 135-162.
- Lowe, A. S. Harris y P. Ashton. 2004. *Ecological Genetics: Design, Analysis, and Application*. Blackwell Publishing, Oxford, UK.
- Machado, I. C. y A. V. Lopes. 2004. Floral traits and pollination systems in the *Caatinga*, a Brazilian tropical dry forest. *Annals of Botany*, 94: 365-376.
- Mandujano, M. C., J. Golubov y C. Montaña. 1997. Dormancy and endozoochorous dispersal of *Opuntia rastrera* seeds in the southern Chihuahuan Desert. *Journal of Arid Environments*, 36: 259-266.
- Marquis, R. J. 1988. Phenological variation in the neotropical understory shrub *Piper arielanum*: causes and consequences. *Ecology*, 69: 1552-1565.
- Metcalf, C. J. y S. Pavard. 2007. Why evolutionary biologist should be demographers. *Trends in Ecology and Evolution*, 22: 205-212.
- Milden, M., Z. Münzbergova, T. Herben y J. Ehrlén. 2006. Metapopulation dynamics of a perennial plant, *Succisa pratensis*, in an agricultural landscape. *Ecological Modelling*, 199: 464-475.
- Nolasco, H., F. Vega-Villasante y A. Díaz-Rondero. 1977. Seed germination of *Stenocereus thurberi* (Cactaceae) under different solar irradiation levels. *Journal of Arid Environments*, 36: 123-132.
- Ollerton, J. 1998. Sunbird surprise for syndromes. *Nature*, 394: 726-727.
- Parker, K. C. 1993. Climatic effects on regeneration trends for two columnar cacti in the northern Sonoran Desert. *Annals of the Association of American Geographers*, 83: 452-474.

- Parmesan, C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 37: 637-669.
- Pellmyr, O. y J. N. Thompson. 1996. Sources of variation in pollinator contribution within a guild: the effects of plant and pollinator factors. *Oecologia*, 107: 595-604.
- Philips, J. D. 2002. Global and local factors in earth surface systems. *Ecological Modelling*, 149: 257-272
- Pierson, E. A. y R. M. Turner. 1998. An 85-year study of saguaro (*Carnegiea gigantea*) demography at the Desert Laboratory, Tumamoc Hill. *Ecology*, 79: 2676-2693.
- Pilson, D. 2000. Herbivory and natural selection on flowering phenology in wild sunflower, *Helianthus annuus*. *Oecologia*, 122: 72-82.
- Pitman, N. C. A. y P. M. Jørgensen (2002) Estimating the size of the world's threatened flora. *Science*, 298: 989.
- Prasad, N. G. y A. Joshi. 2003. What have two decades of laboratory life-history evolution studies on *Drosophila melanogaster* taught us? *Journal of Genetics*, 82: 45-76
- Price, M. V., N. M. Waser, R. E. Irwin, D. R. Campbell, A. K. Brody. 2005. Temporal and spatial variation in pollination of a montane herb: A seven-year study. *Ecology*, 86: 2106-2116.
- Proctor, M. C. F. 1978. Insect pollination syndromes in an evolutionary and ecosystemic context. En A. J. Richards (ed.), *The Pollination of Flowers by Insects*. Pp. 105-116. Academic, London.
- Rathcke, B. J. y E. P. Lacey. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16: 179-214
- Reznick, D. 1985. Cost of reproduction: an evaluation of the empirical evidence. *Oikos*, 44: 257-267.
- Roff, D. A. 2002. *Life history evolution*. Sunderland, MA, Sinauer Associates.
- Ronce, O. y I. Olivieri. 2004. Life history evolution in metapopulations. En I. Hanski y O. E. Gaggiotti (eds.) *Ecology, Genetics, and Evolution of Metapopulations*. Pp. 227-257. Elsevier Academic Press. San Diego, USA.
- Rozzi R, M. K Arroyo y J. J. Armesto. 1997. Ecological factors affecting gene flow between populations of *Anarthrophyllum cumingii* (Papilionaceae) growing on equatorial- and polar-facing slopes in the Andes of central Chile. *Plant Ecology*, 132: 171-179.

- Schaik C. P., J. W. Terborgh y S. J. Wright. 1993. The phenology of tropical forest: adaptive significance and consequence for primary consumers. *Annual review of Ecology and Systematic*, 24: 352-377.
- Schemske, D. W., B. C. Husband, M. H. Ruckelshaus, C. Goodwillie, I. M. Parker, J. G. Bishop. 1994. Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology*, 75: 584-606.
- Schoen, D. J. y A. H. D. Brown. 1991. Intraspecific variation in population gene diversity and effective population size correlates with the mating systems in plants. *Proceedings of the Natural Academy of Sciences of USA*, 88: 4494-4497.
- Shreve, F. 1931. Physical conditions in sun and shade. *Ecology*, 12: 96-104.
- Sih, A. y M. Baltus. 1987. Patch size, pollinator behavior and pollinator limitation in catnip. *Ecology*, 68: 1679-1690.
- Silvertown, J. y D. Charlesworth. 2001. *Introduction to Plant Population Biology*, 4^{ta} edición. Blackwell Science, Oxford, UK.
- Silvertown, J., M. Franco y E. Menges. 1996. Interpretation of elasticity matrices as an aid to the management of plant populations for conservation. *Conservation Biology*, 10: 591-597.
- Silvertown, J., M. Franco, I. Pisanty y A. Mendoza. 1993. Comparative plant demography – relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology*, 81: 465-476.
- Sowig, P. 1989. Effects of flowering plant's patch size on species composition of pollinator communities, foraging strategies, and resource partitioning in bumblebees (Hymenoptera: Apidae). *Oecologia*, 78: 550-558
- Stearns, S. C. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press, New York.
- Steenbergh, W. F. y C. H. Lowe. 1969. Critical factors during the first years of life of the saguaro (*Cereus giganteus*) at Saguaro National Monument, Arizona. *Ecology*, 50: 825-834.
- Steenbergh, W. F. 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 No. 8. Government Printing Office. Washington, D. C.
- Steffan-Dewenter, I., U. Munzenberg, C. Burger, C. Thies y T. Tschardtke. 2002. Scale-dependent effects of landscape context on three pollinator guilds. *Ecology*, 83: 1421-1432.
- Steffan-Dewenter, I. y T. Tschardtke. 1999. Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set. *Oecologia*, 121: 432-440.

- Stöcklin, J. y M. Fischer. 1999. Plants with longer-lived seeds have lower local extinction rates in grassland remnants 1950-1985. *Oecologia*, 120: 539-543.
- Strauss, S. Y., R. E. Irwin .2004. Ecological and evolutionary consequences of multispecies plant-animal interactions. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 35: 435-466.
- Swetnam, T. W. y J. L. Betancourt. 1998. Mesoscale disturbance and ecological response to decadal climatic variability in the American Southwest. *Journal of Climate*, 11: 3128-3147.
- Temeles, E. 1996. A new dimension to hummingbird-flower relationships. *Oecologia*, 105: 517-523.
- Thompson, J. 1997. Evaluating the dynamics of coevolution among geographically structured populations. *Ecology*, 78: 1619–1623.
- Thompson, J. y O. Pellymer. 1992. Mutualism with pollinating seed parasites amid co-pollinators: constraints on specialization. *Ecology*, 73: 1780-1791.
- Tilman, D., J. Fargione, B. Wolff, C. D'Antonio, A. Dobson, R. Howarth, D. Schindler, W. H. Schlesinger, D. Simberloff, D. Swackhamer. 2001. Forecasting agriculturally driven global environmental change. *Science*, 292: 281-284.
- Turner, R. M. 1990. Long-term vegetation change at a fully protected Sonoran Desert site. *Ecology*, 71: 464–477.
- Turner, R. M., S. M. Alcorn, G. Olin y J. A. Booth. 1966. The influence of shade, soil and water on saguaro seedling establishment. *Botanical Gazete*, 127: 95-102.
- Valiente-Banuet, A., Ma. del C. Arizmendi, A. Rojas-Martínez y I. Domínguez-Canseco. 1996. Ecological relationships between columnar cacti and nectar-feeding bats in Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 12: 103-119.
- van der Pijl, L. 1982. *Principles of dispersal in higher plants*. Berlin, Heidelberg, New York: Springer-Verlag.
- Van Groenendael, J. y P. Slim. 1988. The contrasting dynamics of two populations of *Plantago lanceolata* classified by age and size. *Journal of Ecology*, 76: 585-599.
- Vanhoenacker, D., J. Ågren y J. Ehrlén. 2006. Spatio-temporal variation in pollen limitation and reproductive success of two scape morphs in *Primula farinosa*. *New Phytologist*, 169: 615-621.

- 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(3): 360-384.
- Wagenet, R. J. 1998. Scale issues in agroecological research chains. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 50: 23-34
- Waser, N. M., L. Chittka y M. V. Price. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology*, 77: 1043-1060.
- Webb, C. J. y D. G. Lloyd. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms. II. Herkogamy. *New Zealand Journal of Botany*, 24: 163-178.
- Whittaker, R. J., K. J. Willis, R. Field. 2001. Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography*, 28: 453-470.
- Wiens, J. A., J. F. Addicott, T. J. Case, y J. Diamond. 1986. Capitulo 8: Overview: the importance of spatial and temporal scale in ecological investigations. En J. Diamond y T. J. Case (eds.). *Community Ecology*. Pp. 145-153. Harper y Row, Publishers, New York.
- Wiens, J. A. 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional ecology*, 3: 385-397.
- Worley, A. C. y S. C. H. Barrett. 2000. Evolution of floral display in *Eichhornia paniculata* (Pontederiaceae): Direct and correlated responses to selection on flower size and number. *Evolution*, 54: 1533-1545.
- Wu, J. 1999. Hierarchy and scaling: extrapolating information along a scaling ladder. *Canadian Journal of Remote Sensing*, 25: 367-380.
- Wu, J. y H. Li. 2006. Concepts and scale and scaling. En J. Wu, K. Bruce Jones, H. Li, y O. L. Loucks (eds). *Scaling and Uncertainty Analysis in Ecology: Methods and Applications*. Pp. 3-15. Springer, Dordrecht, The Netherlands.
- Wyatt, R. 1983. Pollinator-plant interactions and the evolution of breeding systems. En L. Real (ed.). *Pollination Biology*. Pp. 51-95. Academic Press, Orlando, USA.
- Zera, A. J., y L. G. Harshman. 2001. The physiology of life history trade-offs in animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 32: 95-126.

CAPÍTULO 2



VARIACIÓN ESPACIAL EN LA ABUNDANCIA, ESTRUCTURA DE TAMAÑOS
Y FECUNDIDAD DE *STENOCEREUS THURBERI*

2.1. Introducción

Estudiar la historia de vida de una especie en un contexto demográfico o de dinámica de poblaciones, requiere que se traslade la conducta individual al nivel de la población. Los organismos individuales nacen, crecen, maduran, se reproducen, y mueren. La probabilidad de cada uno de estos eventos depende del ambiente y de las herramientas con las que cuenta ese fenotipo para relacionarse con el ambiente. En el conjunto de la población, la suma de estas probabilidades determina las tasas de nacimiento, crecimiento, maduración, fecundidad y mortalidad que ocasionan que las poblaciones persistan o se extingan localmente. Estas tasas, que describen la dinámica colectiva de los individuos, son llamadas tasas vitales (Tuljapurkar y Caswell, 1997; Caswell, 2001). Dichas tasas, pueden cambiar a través del tiempo y el espacio debido a los cambios en los factores abióticos como los disturbios, el clima y la heterogeneidad de recursos (Rhodes *et al.*, 1996; Kéry y Gregg, 2004), así como, a los factores bióticos como la disponibilidad de polinizadores, herbivoría y competencia intra- e interespecifica (Begon *et al.*, 1996; Caswell, 2001). Los factores que afectan los parámetros demográficos finalmente determinan la dinámica poblacional en tiempo ecológico y establecen la evolución de las historias de vida en tiempo evolutivo (Caswell, 2000, 2001; Van der Wal *et al.*, 2000; Horvitz y Schemske, 2002). Tanto la importancia de las diferentes tasas vitales para el desarrollo de las poblaciones como sus cambios actuales debido a los factores ambientales necesitan ser examinados para comprender la distribución y la abundancia de las plantas.

La demografía integra las tasas vitales que describen la dinámica en la estructura de las poblaciones (Tuljapurkar y Caswell, 1997; Caswell, 2001). La existencia de diferencias demográficamente importantes entre grupos de individuos de diferentes edades, tamaños, sexos, o estados de desarrollo, hace importante estructurar a las poblaciones para tener una mejor comprensión de su dinámica. Un modelo estructurado de una población describe la distribución de los individuos en la población a través de sus posibles categorías dependiendo de las diferencias individuales que representan fases importantes en el ciclo de vida (edad, tamaño y/o estado de desarrollo; Tuljapurkar y Caswell, 1997). Los individuos de diferentes categorías de edad, tamaño, o estadio de desarrollo contribuyen de manera diferencial a los distintos parámetros demográficos de las poblaciones, ya sea en lo que respecta a la fecundidad, la supervivencia y/o crecimiento (Tuljapurkar y Caswell, 1997). En plantas, no todos los organismos de una misma edad están sujetos a las mismas presiones ambientales; de hecho, es común encontrar organismos de la misma edad con tamaños muy variables. Las diferencias en el tamaño pueden ser causadas por la constitución genética de los organismos, o

más comúnmente, por diferencias en las tasas de crecimiento a su vez causadas por la heterogeneidad en la distribución de recursos, la herbivoría, la facilitación, la competencia y otros factores de interacción (Weiner, 1985, 1986). Como el tamaño frecuentemente determina el comportamiento demográfico de muchas plantas (e. g. su supervivencia y fecundidad), esta variable generalmente resulta un mejor indicador de la estructura poblacional que la edad (Harper y White, 1974; Werner y Caswell, 1977; Weiner, 1988; Silvertown y Lovett-Doust, 1993).

Además de la estructura poblacional analizada a través de la edad y/o tamaños, los individuos pueden clasificarse por su genotipo y/o su sexo. La estructura poblacional genética es la manera en que una población es subdividida dentro de grupos locales que se reproducen o subpoblaciones, el tamaño de estas subpoblaciones en términos del número de individuos que se reproducen, y la cantidad de migración y flujo génico entre subpoblaciones (Loveless y Hamrick, 1984). Finalmente, las poblaciones pueden estar también estructuradas por agentes del ambiente físico (efecto espacial), esto es, como están distribuidos los individuos en el espacio (por ejemplo, en parches o al azar) y cuantos individuos hay en diferentes tipos de hábitats (Silvertown y Lovett-Doust, 1993; Krebs, 1994).

La medición de atributos demográficos como la densidad, la estructura poblacional, la producción de semillas y frutos, y la supervivencia de los individuos permiten evaluar fácilmente el estado de las poblaciones y proporciona información para el diseño de planes de manejo y conservación. También permite conocer los puntos más importantes del ciclo de vida, lo cual es importante en el caso de especies invasoras o no deseadas. El análisis de las poblaciones conjuntamente con otras herramientas como los modelos matriciales, permite conocer detalladamente el efecto de ciertas etapas del ciclo de vida sobre la tasa de crecimiento poblacional (Caswell, 2001). Sin embargo, el uso de estas herramientas no es siempre factible, especialmente cuando el tiempo y los recursos económicos son limitados, por lo que son necesarias otras alternativas para la evaluación de las poblaciones, particularmente en especies que presentan crecimiento muy lento, ciclos de vida largos y bajas tasas de reclutamiento como las cactáceas. Una herramienta importante y sencilla en el estudio de la estructura y dinámica poblacional de plantas son las tablas de vida, que consisten en un registro de las probabilidades de mortalidad y reproducción de los individuos de una población, subdividiendo a la población en categorías de edad o tamaños (Silvertown y Lovett-Doust, 1993; Gotelli, 1995; Begon *et al.*, 1996). Las tablas de vida muestran las tasas de supervivencia y mortalidad de manera directa, indicándonos el estado actual de las poblaciones en términos numéricos (Silvertown y Lovett-Doust, 1993; Gotelli, 1995; Begon *et al.*, 1996).

En el caso de las cactáceas, los estudios demográficos muestran que el número de plantas que se regeneran exitosamente en un año dado es controlado por una compleja interacción de factores ambientales y biológicos que afectan la producción de flores, la polinización, germinación y supervivencia de plántulas (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003). Las condiciones abióticas y bióticas que prevalecen en un año dado pueden influir en la tasa de establecimiento de semillas para los años futuros. Al pitayo (*Stenocereus thurberi* (Engelm.) Buxb.), al igual que otras cactáceas columnares, le toma varias décadas llegar a la edad reproductiva (Steenbergh y Lowe, 1977; Parker 1987, 1988, 1993). Su floración comienza a principios del verano y los frutos maduran durante o justo antes de la estación de lluvias cuando se incrementa la humedad del suelo y promueve la germinación y el crecimiento de las plántulas (Steenberg y Lowe, 1977). La producción de flores en las plantas individuales se extiende por varias semanas, y cada flor abre en la noche y cierra al siguiente día (Fleming *et al.*, 2001). Muchas flores de esta especie son polinizadas por murciélagos nectarívoros, principalmente *Leptonycteris yerbabuena*, pero algunas especies de aves también pueden polinizar las flores durante el día (Fleming *et al.* 2001; Bustamante *et al.*, 2010). Nuestro conocimiento sobre la demografía de esta especie es limitado y ha estado restringido a estudios en su límite de distribución norteña en el suroeste de Estados Unidos de America en Organ Pipe Cactus National Monument (Parker 1987, 1988, 1993). Sin embargo, para una mejor comprensión de la demografía de esta especie, es necesario incorporar estudios demográficos de las poblaciones en el rango completo de hábitats en los que se encuentra, dada la variación ambiental espacial y temporal a la que están expuestas y que puede afectar el crecimiento, sobrevivencia y fecundidad de los individuos de manera diferencial.

En este capítulo se describe la estructura poblacional y el patrón espacial en tres poblaciones contrastantes de *Stenocereus thurberi*, que incluyen dos poblaciones en sus límites geográficos de distribución Norte y Sur, y una población Central. Además, se explora la variación espacial en las características morfológicas a nivel individual y poblacional, y se establece la relación entre la estructura de tamaños y la fecundidad de los individuos. Varios estudios han mostrado que las poblaciones en los límites de distribución geográfica pueden mostrar limitación de polen, y que esta se incrementa en especies con entrecruza obligada (ver Knight *et al.*, 2005), por lo que se esperaría que las poblaciones periféricas de *S. thurberi* en este estudio mostraran una fecundidad mas baja que la población central. La comparación entre poblaciones centrales y periféricas en el análisis de distribución permitirá evaluar la importancia de estos factores en la evolución de las características de historia de vida de esta especie.

2.2. Metodología

2.2.1. Especie y sitios de estudio

Stenocereus thurberi, comúnmente llamado pitaya dulce, es un cactus columnar de 3 a 8 m de altura, con numerosos brazos verticales que emergen desde la base o de un tronco pequeño (Turner *et al.*, 1995). Se distribuye desde el norte de Sinaloa y oeste de Chihuahua hasta el sudoeste de Arizona, incluyendo también la mitad sur de Baja California (Turner *et al.*, 1995). Hacia el sur, las poblaciones son grandes y cubren muchos kilómetros cuadrados, pero en su límite norte, son pequeñas y están separadas ampliamente (Turner *et al.*, 1995). Debido a su amplia distribución, cada población está expuesta a diferentes factores del medio ambiente físico y biológico. Estudios previos de la ecología de *S. thurberi* han mostrado que en el límite norte de distribución –en una población en Organ Pipe Cactus National Monument– la edad reproductiva comienza cuando los individuos tienen entre 2 a 2.5 m de altura y presentan entre 4 y 10 brazos (Parker, 1987). En dicha población, los individuos adultos pueden producir más de 50 frutos en una estación reproductiva, con un promedio de 1669 semillas por fruto, lo que nos indica un alto potencial reproductivo (Parker, 1987). Parker (1988) relaciona una baja tasa de crecimiento individual con una baja precipitación de invierno y un aumento en la frecuencia de heladas, por lo que es posible que en las condiciones más méxicas y con menos restricciones ambientales en el sur de Sonora los individuos crezcan más rápido y alcancen la edad reproductiva más pronto.

Se seleccionaron y muestrearon tres poblaciones de *S. thurberi* en su distribución continental, dos de ellas que representan a poblaciones en su límite de distribución norte (31° 48' 17" N, 112° 51' 56" O, 550 m altitud) y sur (26° 38' 12" N, 109° 18' 39" O, 60 m), y otra a una población central (29° 34' 06" N, 111° 05' 29" O, 525 m) en un transecto que cubre aproximadamente 800 km y 5° de latitud (ver Figura 1 en el Capítulo 3), referidos a partir de aquí como Sitio Norte (SN), Sitio Sur (SS) y Sitio Central (SC), respectivamente. Debido a la gran extensión latitudinal, las poblaciones estudiadas muestran una notable variación ambiental en las que destaca la disponibilidad de agua y las temperaturas mínimas invernales. El sitio Norte presenta las condiciones más xéricas con un promedio de precipitación anual de 202 mm, una temperatura promedio anual de 21.4 °C y ocasionales periodos de temperaturas de congelación durante el invierno (al menos 10 eventos en el año; CONAGUA: estación meteorológica Sonoyta). La población Central presenta mayor precipitación anual (348 mm) concentrada durante el verano y temperatura promedio anual más alta (22.1 °C), con muy escasa incidencia de temperaturas invernales muy bajas. Finalmente, el sitio Sur es el que

muestra las condiciones más mésicas, con mayor precipitación anual (419 mm), y de temperatura promedio anual más alta con una virtual ausencia de heladas (24.7 °C). El sitio Norte se ubica a 6 km al sureste del pueblo de Sonoyta en la margen oeste del desierto crasicaulescente en la subdivisión del Desierto Sonorense conocida como Altiplano de Arizona. El sitio Central es una comunidad arbosufrutescente típica de la subdivisión del Desierto Sonorense Planicies de Sonora, localizado cerca del pueblo de Carbó en Sonora central. El sitio Sur es un matorral espinoso costero (Shreve, 1951; Búrquez *et al.*, 1999) con vegetación más densa y alta que cualquiera de los otros dos sitios del Desierto Sonorense. Está localizado cerca de la comunidad de Coteco, una villa Mayo en el suroeste de Sonora, casi en el límite con Sinaloa. Dichas poblaciones fueron arbitrariamente seleccionadas con base en la elevada abundancia de individuos, accesibilidad y estado de conservación.

2.2.2. Distribución y densidad

El muestreo consistió en la elección sistemática de los individuos de todas las categorías de tamaño tal como iban apareciendo en parcelas anidadas que se iniciaban en una parcela de 20 x 20 m (400 m²; Mueller-Dumbois y Ellenberg, 1974). La adición de unidades de muestreo se continuó hasta obtener una muestra de al menos 200 individuos. Todos los individuos fueron etiquetados y georeferenciados para obtener una base de datos con la ubicación espacial de cada uno de ellos. Con dichos datos, se calculó la densidad de individuos por hectárea y la distribución espacial de los individuos en cada población. Para evaluar el grado de variación espacial se utilizó el cociente varianza sobre promedio, también conocido como coeficiente de dispersión (Whittaker, 1975).

2.2.3. Crecimiento individual de brazos

Para comparar los sitios en términos del crecimiento de los brazos de los individuos reproductivos, se eligieron 92, 74 y 63 individuos en el SN, SC y SS, respectivamente. En cada uno de los individuos seleccionados en los tres sitios se marcaron dos brazos durante la primavera del 2004 (un brazo “chico” menor de 1 m de longitud y un brazo “grande” mayor de 1m de longitud) y se midió el incremento anual durante tres años consecutivos, considerándose un año de crecimiento a partir de mayo del año anterior (antes de las lluvias de verano) hasta abril del año de medición (2005, 2006 y 2007). Con los datos obtenidos se obtuvieron las tasas promedio de crecimiento anual de cada uno de los brazos marcados en cada uno de los sitios.

Utilizando el programa SPSS versión 13.00, se hizo un ANOVA y una prueba *post hoc* Student-Neuman-Keuls para evaluar la existencia de diferencias significativas entre sitios en las tasas promedio de crecimiento anual por brazo, y entre las dos categorías de tamaño de brazos (chicos y grandes) dentro de los sitios.

2.2.4. Estructura poblacional

La estructura poblacional de *S. thurberi* se evaluó en términos de la distribución de tamaños. El total de individuos muestreados del sitio Norte (n=223), sitio Central (n=216) y sitio Sur (n=211) se dividió en 10 clases de altura en metros (0-0.15, 0.16-0.50, 0.51-1.00, 1.01-2.00, 2.01-3.00, 3.01-4.00, 4.01-5.00, 5.01-6.00, 6.01-7.00, 7.01-8.00) y 10 clases de número de brazos (1, 2, 3-4, 5-8, 9-16, 17-32, 33-64, 65-128, 129-256, >256). La subdivisión se hizo de esta manera tomando en cuenta criterios biológicos como la presencia o ausencia de estructuras reproductivas, así como para garantizar que en cada uno de los sitios las categorías conservaran un número mínimo de individuos (>10, salvo en las categorías de altura más pequeñas que a veces no se tiene esta cantidad debido a la falta de regeneración reciente), y al mismo tiempo se puedan observar transiciones de un año al otro para futuros análisis. La altura de los individuos se midió utilizando una vara telescópica graduada en centímetros, considerándose como tal la medida desde el nivel del suelo hasta el ápice del brazo más alto del individuo.

Además de establecer la estructura de tamaños de acuerdo a sus características morfométricas, se registró la presencia de estructuras reproductivas (botones, flores y/o frutos), clasificándose a los individuos en reproductivos y no reproductivos. Adicionalmente, al final de la temporada de lluvias del 2004 al 2007 se hicieron observaciones en los tres sitios para documentar la germinación y establecimiento de nuevos individuos.

2.2.5. Fecundidad

La fecundidad de las plantas se estimó como el número de frutos producidos por planta durante una estación reproductiva multiplicado por el número promedio poblacional de semillas producidas por fruto. Para determinar el número promedio de frutos producidos por planta, se realizaron censos cada 15 días en los individuos reproductivos marcados y se contó el número total de frutos por planta. Para estimar el número promedio de semillas por fruto, se colectaron al menos 25 frutos en cada población durante la estación reproductiva. En el laboratorio, se tomó una muestra de 100 semillas por fruto, las cuales fueron pesadas para determinar la

relación entre el peso y el número total de semillas. El número de semillas por fruto fue estimado posteriormente con el peso total de las semillas.

2.3. Resultados

2.3.1. Densidad y distribución de los individuos

A pesar de que los tres sitios fueron elegidos deliberadamente por mostrar una gran abundancia de individuos, la densidad de individuos en los tres sitios es significativamente distinta ($F_{2,1765} = 685.452$, $P < 0.0001$), siendo el SS el que presenta la mayor densidad (86.21 ± 9.33 s.e. individuos ha^{-1}), seguido del SN (34.71 ± 2.64), y por último el SC (3.48 ± 0.27). También existe variación entre poblaciones, aunque en menor grado, en la proporción de individuos no reproductivos y reproductivos ($\chi^2 = 36.28$, $P < 0.001$). El 61%, 73% y 86% de los individuos muestreados en los sitios Norte, Central y Sur respectivamente, son reproductivos.

El coeficiente de dispersión muestra que en las tres poblaciones los individuos están distribuidos de manera agregada. Esto ocurre significativamente tanto en los individuos adultos (reproductivos) como en los jóvenes que aún no son reproductivos (Tabla 1). Esta agregación de los individuos incide en la estimación de la densidad, especialmente en la población central donde es muy patente la presencia de extensas áreas sin individuos y áreas de gran densidad local.

2.3.2. Tamaño y forma de los individuos

Existe una notable variación tanto en el tamaño como en la forma de crecimiento de los individuos. En términos de los valores promedio de los rasgos morfológicos, existen diferencias significativas en el tamaño de los individuos reproductivos entre los tres sitios de estudio tanto en la altura (ANOVA: $F_{(1,2)} = 78.03$, $P < 0.001$) como en la cobertura de los individuos (ANOVA: $F_{(1,2)} = 55.34$, $P < 0.001$). El promedio de altura de los individuos reproductivos en la población más norteña es el más bajo (2.89 ± 0.08 s.e. m), (un solo individuo atípico alcanza una altura máxima de 5 m; Tabla 2). Estos individuos carecen de un tronco definido por arriba del suelo, se ramifican desde la base y tienen pocas ramificaciones secundarias en los brazos principales (Figura 1). En el extremo opuesto, en el sur de Sonora, los individuos adultos tienen en promedio casi el doble de estatura (llegando a medir hasta 8 m) y se distinguen por tener un tronco bien definido, lo cual es menos frecuente en el SC (Figura 1). Sin embargo, aunque el promedio de altura de SC (4.25 ± 0.09 m) y SS (4.44 ± 0.10 m) no son significativamente distintos, los individuos adultos en el SC son los que presentan mayor biomasa debido al gran número de ramificaciones secundarias que presentan en comparación con los pitayos de las

otras poblaciones (Tabla 2; Figura 1). Lo anterior ocasiona que los individuos reproductivos del SC se distinguen por tener un mayor promedio de cobertura, seguido del SS y por último el SN (Tabla 2). El número de brazos es muy diferente entre sitios (ANOVA: $F_{(1,2)}=74.92$, $P<0.001$), siendo la población central la que muestra el mayor número promedio de brazos por individuo; tres veces más que en el sitio Norte y cinco veces más que en el sitio Sur (Tabla 2).

La relación entre tamaño y actividad reproductiva indica que el inicio de la etapa reproductiva de las plantas es distinto en cada uno de los sitios respecto al número de brazos (al menos 1, 2 y 4 brazos en los sitios Sur, Central y Norte, respectivamente; Figura 2). Sin embargo, no se detectaron diferencias entre sitios en términos de altura a la primera reproducción (al menos 2 m en todos los sitios; Figura 3).

2.3.3. Tasas de crecimiento de los brazos

En el SN, la tasa de crecimiento promedio anual (cm año^{-1}) de los brazos menores de 1 m (brazos chicos) y los brazos mayores de 1 m (brazos grandes) en los individuos reproductivos, fueron significativamente distintas durante los tres años de estudio (ANOVA: 2005 $F_{(0,1)}=61.138$, 2006 $F_{(0,1)}=43.346$, 2007 $F_{(0,1)}=27.772$; $P<0.0001$ en todos los casos). Los brazos chicos crecen entre 2 y 3 veces más rápido que los grandes (Tabla 3). En los otros sitios, las diferencias en las tasas de crecimiento entre brazos chicos y grandes no son tan marcadas, encontrándose únicamente diferencias significativas durante el 2005 en el sitio Central (ANOVA: $F_{(0,1)}=8.141$, $P=0.005$) y en el 2006 en el sitio Sur (ANOVA: $F_{(0,1)}=7.648$, $P=0.007$).

De acuerdo al análisis *post hoc* SNK, las tasas de crecimiento promedio anual de los brazos chicos de los individuos reproductivos no es diferente entre sitios al considerar el promedio de los tres años de mediciones (Tabla 3). Sin embargo, al analizar la variación en las tasas promedio entre sitios dentro de los años, vemos que puede variar mucho, especialmente en el SS que presenta el valor promedio mínimo de crecimiento anual registrado en los brazos chicos para cualquiera de las poblaciones (1.88 cm año^{-1}), y también el valor máximo de crecimiento ($15.20 \text{ cm año}^{-1}$). En contraste, los brazos grandes si muestran diferencias altamente significativas entre sitios en la tasa de crecimiento promedio de tres años (ANOVA: $F_{(1,2)}=16.49$, $P=0.0001$), siendo de 7.51 , 5.66 y 4.18 cm año^{-1} en el SC, SS y SN, respectivamente. Al igual que en los brazos chicos, el crecimiento de los brazos grandes también es muy variable entre años dentro de los sitios (Tabla 3).

2.3.4. Estructura de tamaños

Existe una gran variación en la distribución de frecuencias de tamaños entre poblaciones. Durante cuatro años consecutivos, se hicieron visitas al campo después de las lluvias veraniegas y en ninguno de los tres sitios de estudio se detectaron plántulas o individuos juveniles que hubiesen ingresado recientemente a las poblaciones. Los individuos de menor tamaño detectados en las poblaciones de estudio fueron de 6 cm en el SN, y de 24 cm tanto en el SC como en el SS, los cuales, de acuerdo a la ecuación de crecimiento para *S. thurberi* de Parker (1988), tendrían aproximadamente una edad de 6 y 10.5 años respectivamente. Como consecuencia de la escasez de reclutamiento en años recientes, en las tres poblaciones se observa un déficit de individuos en las clases de altura de tamaño pequeño, siendo más marcado en el SC y SS. En los tres sitios, la estructura de tamaños por altura se caracterizó por una alta frecuencia de plantas en las categorías intermedias (individuos reproductivos) con un decremento en el número de individuos hacia las categorías mayores (Figura 3). La distribución de tamaños de altura de las tres poblaciones estudiadas refleja claramente un reclutamiento episódico o eventos de mortalidad dependientes de la edad.

Para la variable de número de brazos, en el SN la clase de tamaño más pequeño (un solo brazo) está mucho mejor representada que en los otros sitios (Figura 2). Sin embargo, en los tres sitios de estudio la frecuencia de plantas en las clases de tamaño relativamente grandes (>16 brazos), es mayor que otras de menor tamaño. Esto produce distribuciones multimodales muy distintas que indican reclutamiento episódico pasado (Figura 2).

De acuerdo con las distribuciones de tamaño observadas, la estructura poblacional corresponde a poblaciones maduras con pocos individuos jóvenes y reclutamiento en distintas proporciones, ajustándose de mejor manera a poblaciones con regeneración en pulsos (Figuras 2 y 3). Por consiguiente, las poblaciones se encuentran muy alejadas de una estructura estable de edades (para lo cual se esperaría que tuvieran una distribución en forma de J invertida, esto es, un gran número de individuos pequeños y una disminución en el número de individuos hacia las categorías de mayor edad o tamaño).

2.3.5. Fecundidad

Como consecuencia del mayor tamaño de plantas, incluyendo un mucho mayor número de brazos reproductivos (ver inciso 2.3.2), la mayor fecundidad promedio de los individuos se observa en la población Central (413.45 ± 45.39 e.e. frutos/planta, 1098.28 ± 72.77 e.e semillas/fruto) comparado con las poblaciones periféricas en el Norte (56.90 ± 5.67 frutos/planta, 1443.4 ± 126.30 semillas/fruto) y Sur (120.99 ± 11.58 frutos/planta, 465.32 ± 86.13 semillas/fruto) de su distribución. Se encontraron diferencias significativas tanto en la

producción de frutos entre sitios ($F_{2,225}=59.057$, $P<0.0001$) como en la producción de semillas ($F_{2,126} = 24.122$, $P<0.0001$). Según un análisis *post hoc* Student-Newman-Keuls (SNK) la población Central difiere de las dos poblaciones periféricas en cuanto a la producción de frutos, mientras que en lo que respecta a la producción de semillas las tres poblaciones producen cantidades significativamente distintas unas de otras.

2.4. Discusión

2.4.1. Distribución espacial

El patrón de distribución espacial agregado que presenta *S. thurberi* probablemente se debe al resultado de la interacción entre factores biológicos y ambientales. Los patrones de distribución agregados en plantas son generalmente interpretados como consecuencia de la germinación y establecimiento en micro-sitios adecuados (Harper, 1977; Ausgpurger, 1992). Esto es, aun en sitios aparentemente homogéneos, existe una gran heterogeneidad ambiental que se deriva tanto de la variación a pequeña escala del ambiente físico (tipo de suelo, textura, grado de disturbio, indentaciones, geomorfología, etc), como de las interacciones biológicas. En las cactáceas se ha visto que existe una fuerte asociación con plantas nodrizas, las cuales funcionan como pequeñas islas en las que las condiciones físicas y/o biológicas son beneficiosas para el establecimiento y el crecimiento de los cactus, particularmente durante los primeros estadios de vida (Callaway, 1995). Las plantas nodrizas proveen un ambiente de sombra en el cual se reduce la evapotranspiración, se amortiguan las temperaturas mínimas y máximas del suelo, se incrementa la disponibilidad de nutrientes y se protege a los cactus de los depredadores, creando así, condiciones que son mas adecuadas para su germinación y establecimiento (Steenberg y Lowe, 1977; Nobel, 1989; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991).

En algunos casos, las rocas y otras irregularidades del suelo pueden también facilitar la germinación y el establecimiento (Parker, 1987; Peters et al., 2008). En el caso de *S. thurberi*, se ha reportado que en el límite norte de su distribución en Organ Pipe Cactus National Monument, el 32% de los individuos menores de 1 m de altura muestran asociación con rocas (Parker, 1989). También, las características del suelo parecen jugar un papel importante en la distribución y abundancia de las especies de cactus en las regiones áridas y semi-áridas (Parker, 1991). Muchos cactus muestran un patrón de distribución agregado debido a la distribución de recursos en parches dentro de ambientes heterogéneos (ver Godínez-Alvarez et al., 2003). Ciertas propiedades edáficas, como la textura del suelo, pueden afectar dramáticamente la disponibilidad de agua, provocando que no se establezcan ciertas especies

y favoreciendo a otras, dependiendo de los requerimientos de agua particulares y la tolerancia para la germinación y el crecimiento temprano. Parker (1991) encontró que *S. thurberi* se establece principalmente en suelos graníticos en el límite norte de su distribución en Organ Pipe Cactus National Monument, Arizona. Los suelos graníticos poseen un mayor porcentaje de arena gruesa y tienden a ser suelos pobres en magnesio en comparación con los suelos derivados de rocas volcánicas bajo condiciones climáticas similares en la misma región en los cuales no se observan plantas de *S. thurberi* (Parker, 1991). Esta variación a nivel micro es determinante para explicar las diferencias en densidad entre sitios. Los sitios N y S presentan una mayor uniformidad geomorfológica y de suelos, mientras que en la población central —la menos densa— existe una marcada diversidad de suelos y geoformas muy locales como afloramientos rocosos, canales de drenaje muy erosionados, depósitos arenosos y de arcillas, y otras estructuras microtopográficas que excluyen, en algunos sitios, la presencia de pitayos, mientras que en otros permiten muy altas densidades locales. Esta variación ambiental en la presencia/ausencia de esta especie al nivel local, es sin duda base de un estudio posterior.

2.4.2. Variación espacial y temporal en tamaño y tasas de crecimiento individual

Además de las interacciones bióticas (e. g. plantas nodrizas), el crecimiento de los cactus también puede ser afectado por condiciones ambientales. Los límites de distribución norteños de algunas cactáceas columnares del Desierto Sonorense como *Carnegiea gigantea*, *Lophocereus schottii* y *Stenocereus thurberi* parecen estar determinados por la ocurrencia de bajas temperaturas, las cuales dañan severamente los ápices de sus brazos (Nobel, 1980). La literatura sobre este tema indica que una baja precipitación de invierno y las heladas disminuyen las tasas de crecimiento de *L. schottii* y *S. thurberi* (Parker, 1988). En contraste, las temperaturas altas de verano y bajas de invierno, la disponibilidad de humedad en el suelo, y periodos secos pre- y post- verano son los principales factores ambientales que afectan las tasas de crecimiento de *C. gigantea* (Steenbergh y Lowe, 1977). Al comparar las poblaciones de *S. thurberi* en este estudio, encontramos que los individuos del SC y SS son en promedio los más grandes en talla con respecto al número de brazos y altura, respectivamente. Lo anterior puede estar relacionado con la ausencia o disminución en la frecuencia de heladas y las condiciones más cálidas en estos sitios, en comparación con el SN donde las heladas son frecuentes y la precipitación es mucho menor, causando una disminución en la tasa de crecimiento de los brazos de los individuos, y por lo tanto, individuos con tallas más pequeñas en promedio. Aunado a lo anterior, se hizo un análisis de regresión entre el crecimiento de los

brazos y la precipitación total anual de cada sitio, encontrándose que la precipitación total anual explica un 37% de la variación en el crecimiento de los brazos de tamaño pequeño (<1m; Figura 4A) y el 71% de la variación en el crecimiento de los brazos grandes (>1m; Figura 4B). Con base en lo anterior, es razonable suponer que la variación entre años dentro de los sitios en las tasas de crecimiento promedio de los brazos, está asociado a la variación en las condiciones climáticas (precipitación y temperatura), aunque su demostración requiere de un análisis de carácter climático mucho más detallado que el que aquí se presenta.

La variación genética entre individuos, así como la alometría, también son factores que pueden afectar las tasas de crecimiento. Con respecto a la alometría, hay cierta variación asociada con la ontogenia en las tasas de crecimiento anual de *C. gigantea* que se relaciona con los cambios en la forma de las plantas (Hastings y Alcorn, 1961; Steenbergh y Lowe, 1977). Así, después del establecimiento de las plántulas, los individuos crecen rápidamente hasta que alcanzan una altura de aproximadamente 2 m. Este crecimiento rápido es el resultado de un incremento en el área de superficie fotosintética y la capacidad de almacenaje de agua de los individuos. Sin embargo, las tasas de crecimiento disminuyen cuando las plantas tienen más de 2 m de altura, dado que empiezan a usar algunos de los productos de la fotosíntesis para generar estructuras reproductivas. En las plantas más grandes, el crecimiento de los individuos ocurre mayormente por la proliferación de brazos, mientras que el brazo principal aparentemente alcanza su altura máxima siguiendo una curva sigmoideal (Shreve, 1910; Hastings y Alcorn, 1961; Steenbergh y Lowe, 1977; Nicklas y Buchman 1994; Drezner, 2003).

Comparativamente con el sahuaro, en *S. thurberi* el patrón de crecimiento depende mucho más de la producción de nuevos brazos que emergen desde un tronco pequeño, que incluso puede no estar bien definido (Parker, 1988). Sin embargo, los resultados de este estudio muestran que en los individuos reproductivos existen diferencias entre las tasas de crecimiento de los brazos menores de 1 m (brazos pequeños) y los mayores de 1 m (brazos grandes), siendo generalmente mayor en los brazos pequeños. Al igual que en el caso del sahuaro, estas diferencias están sin duda relacionadas con el inicio de la reproducción ya que los brazos pequeños son generalmente no reproductivos, mientras que los mayores de 1 m de longitud casi invariablemente producen flores y frutos cada año. Asimismo, Parker (1988) reporta que la tasa de crecimiento de los brazos se ve afectada por el número, duración y la severidad de las heladas, pudiendo llegar a dañar los meristemos apicales, por lo que la recuperación toma más tiempo, y por lo tanto, el crecimiento se vuelve más lento después de los inviernos con muchas

heladas prolongadas. Tanto el sitio estudiado por Parker (1988) como el SN se encuentran en el límite norte de distribución de *S. thurberi*, donde las heladas son comunes. Hacia el sur del Desierto Sonorense, en los Sitios Central y Sur, donde las heladas ocurren con menor frecuencia y severidad, las tasas de crecimiento suelen ser en promedio mayores. Por otra parte, Parker (1988) reporta que la precipitación de invierno es otro factor importante que está relacionado positivamente con el aumento en las tasas de crecimiento de los brazos.

Al comparar el tamaño promedio de los individuos reproductivos entre poblaciones, no solo encontramos que en el SN son considerablemente más pequeños, sino que inician la reproducción en tallas más pequeñas en comparación con los otros sitios. Por lo tanto, los individuos reproductivos de un tamaño determinado en el SN probablemente tienen mayor edad que los individuos de tallas similares en los sitios Central y Sur.

2.4.3. Estructura poblacional y viabilidad de las poblaciones

A pesar de la gran cantidad de semillas que produce *S. thurberi*, muy raramente se observan plántulas en el campo. Diferentes autores han demostrado la importancia de los factores climáticos en el reclutamiento de plantas de zonas áridas y semiáridas (Brum, 1973; Steenbergh y Lowe 1977; Jordan y Nobel 1979, 1981, 1982; Turner, 1990; Parker, 1993; Schmalzel *et al.*, 1995; Pierson y Turner, 1998; Swetnam y Betancourt, 1998; Rae y Ebert, 2002; Vega y Montaña, 2004). Aparentemente, los eventos de reclutamientos masivos pero poco frecuentes en cactáceas están asociados con periodos favorables de lluvia y temperatura (Parker, 1993; Pierson y Turner, 1998). En particular, en *S. thurberi* se ha propuesto que eventos como “El Niño” pueden incrementar el número de nuevos individuos en algunas poblaciones (Parker, 1993).

Algunas poblaciones de cactáceas columnares parecen tener fluctuaciones en el número de individuos manteniéndose a través de eventos de alto reclutamiento en años lluviosos seguidos por periodos pobres de producción de semillas y reclutamiento de plántulas. Este es el caso de *Neobuxbaumia tetetzo* y *N. macrocephala* en el Valle de Tehuacán (Godínez-Alvarez *et al.*, 1999; Esparza-Olguín *et al.*, 2002) y *Carnegiea gigantea* en el Desierto Sonorense (Steenbergh y Lowe, 1969, 1977, 1983; Pierson y Turner, 1998). *Stenocereus thurberi* no es la excepción, en los cuatro años de estudio (2004-2007) no se detectó ningún episodio de reclutamiento masivo. En el SN, tres de los cuatro años de estudio estuvieron por debajo del promedio de precipitación anual, mientras que en el SC y SS (salvo un año) estuvieron alrededor del promedio, o lo excedieron en gran parte, sobretodo en el SS, sin embargo en los

años en los que se excedió el promedio de precipitación anual, la lluvia estuvo concentrada en unos cuantos eventos (CONAGUA: estaciones meteorológicas Carbó y Estación Don). Esto demuestra que los años de reclutamiento exitoso son raros y probablemente dependen de un fino balance entre la cantidad y distribución temporal de la precipitación.

Algunas hipótesis alternativas como la depredación de semillas, ausencia de condiciones adecuadas para germinar, o una alta tasa de mortalidad pueden ser planteadas para explicar la falta de regeneración en *S. thurberi*, las cuales han sido demostradas para explicar el reclutamiento episódico de algunas cactáceas columnares. En el Desierto Sonorense se ha reportado para *Carnegiea gigantea* (Niering *et al.*, 1963; Turner *et al.*, 1966; Steenberg y Lowe, 1969,1977) y *Pachycereus pringlei* (Sosa y Fleming, 2002) que la depredación de semillas por roedores y condiciones ambientales adversas aumentan la tasa de mortalidad de las plántulas. En algunos estudios se ha observado que la duración y severidad de periodos secos seguidos de una disminución en la germinación, son factores críticos que determinan las tasas de supervivencia del primer año de las plántulas (Jordan y Nobel, 1981, 1982).

La escasez de plántulas también puede ser el resultado de una limitación en la producción de semillas viables. Al respecto, Brum (1973) observó en poblaciones periféricas de sahuaro (*Carnegiea gigantea*) que la producción de frutos puede ser mucho menor que en los hábitats más favorables. Algunos estudios comparativos entre poblaciones centrales y periféricas han confirmado en ocasiones las expectativas teóricas, al constatar una reducción en la fertilidad y reclutamiento, o una inferior tasa de crecimiento poblacional en las poblaciones periféricas (ver por ej. Nantel y Gagnon, 1999; García *et al.*, 2000; Dorken y Eckert, 2001; Angert, 2006, 2009). En *S. thurberi*, la producción de frutos y semillas es muy grande, por lo que la limitante en la producción de semillas es poco probable, sin embargo, las poblaciones periféricas (SN y SS) producen mucho menos frutos y semillas comparadas con la población central (SC), lo cual apoya las expectativas teóricas de que las poblaciones periféricas tienden a tener menor fecundidad que las poblaciones centrales. En el capítulo 3 de esta tesis, se trata a detalle la relación entre el tamaño de los individuos y la producción de frutos en *S. thurberi*, encontrándose que existe una correlación positiva y significativa entre la producción de frutos y el tamaño de los individuos (Bustamante y Búrquez, 2008). Por lo tanto, la variación espacial y temporal en la estructura de tamaños poblacional puede influir en la fecundidad promedio de los individuos, tal como se ha observado en otros estudios (Bishop y Schemske, 1998).

La estructura de tamaños de la población provee evidencia independiente del carácter episódico del reclutamiento, ya que las clases de tamaño pequeño están ausentes o muy poco representadas, indicando que no ha habido ingresos de nuevos individuos en los últimos años.

De hecho, para todos los atributos morfológicos medidos, la estructura de tamaños está muy alejada de una estructura estable de edades. La estructura de tamaños que se observa no es típica de una población que se reproduce sexualmente; generalmente estas poblaciones tienen un gran número de individuos pequeños y una estructura de edades o de tamaños continua. Es importante mencionar que es extremadamente raro observar la propagación vegetativa natural de *S. thurberi* y que la reproducción sexual es, por lo tanto, fundamental para el establecimiento de nuevos individuos.

Al observar las estructuras de tamaños de las poblaciones, parece ser que existen años en los que hay mayor reclutamiento que en otros, sin embargo, debemos considerar que el número absoluto de individuos que sobreviven en cualquier cohorte está en función del reclutamiento y la mortalidad. Un episodio de alto reclutamiento seguido por una alta mortalidad en una cohorte en particular, puede producir el mismo número de sobrevivientes que otra cohorte que tiene bajo reclutamiento y baja mortalidad. Los datos directos de reclutamiento y mortalidad no pueden ser determinados en este estudio; sin embargo, existen varias razones para creer que la mortalidad de los individuos adultos es relativamente constante. Primero, aunque las plántulas de *S. thurberi* son susceptibles a la sequía prolongada (Nolasco et al., 1997), los individuos maduros son extremadamente resistentes a dicha condición. Segundo, en ninguno de los sitios se observó herbivoría en los individuos maduros, o al menos no la suficiente como para infligir un daño significativo. La herbivoría es posiblemente responsable de muy pocas muertes de plantas adultas. Tercero, la causa más probable de mortalidad en los individuos adultos probablemente sea debida a factores independientes de la densidad consistentes con la acumulación de riesgos asociados a mayor longevidad. En *S. thurberi* se ha reportado que la infección por levaduras puede causar mortalidad de los individuos adultos (Fogleman y Starmer, 1985). Si la mortalidad de las plantas adultas es de hecho relativamente constante, los picos altos en el número de individuos deben reflejar eventos de establecimiento, y por la misma lógica, las clases que están poco representadas indican periodos de escaso establecimiento.

A pesar de que *S. thurberi* tiene una distribución amplia y que se encuentra en una gran variedad de condiciones ambientales, como lo es en el caso de las poblaciones estudiadas que se encuentran en un gradiente N-S de aridez (de menor a mayor precipitación), las tres poblaciones muestran una estructura multimodal. Otras especies de cactáceas columnares muestran un tipo de estructura poblacional en donde el número de individuos decrece monótonicamente con el tamaño o edad (i.e., *Neubuxbaumia tetetzo*; Godínez-Álvarez et al.,

1999). Este tipo de estructura poblacional sugiere poblaciones en crecimiento que se están regenerando constantemente, en las cuales las tasas de mortalidad decrecen con el tamaño o edad (Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, 1995).

En este estudio, el carácter multimodal de la estructura de tamaños es un buen indicador del reclutamiento episódico. La presencia de picos en las distribuciones de clases de altura con varias modas ha sido interpretada como periodos de condiciones ambientales favorables que promovieron establecimiento (Brum, 1973; Jordan y Nobel, 1982). Las diferencias entre la distribución actual multimodal y una distribución estable (de cualquier tipo), es tan grande que indica que las tasas vitales en estas poblaciones no han operado de manera constante en el tiempo. Este comportamiento sugiere de manera casi inequívoca que el reclutamiento es episódico; una característica poblacional que se ha reportado numerosas veces en cactáceas (ver revisión en Godínez-Álvarez *et al.*, 2003). Esta afirmación se refuerza ante la evidente falta de reclutamiento observado durante cuatro años en los sitios de estudio. En todas las poblaciones se realizaron extensos y cuidadosos muestreos que resultaron infructuosos en la búsqueda de nuevos reclutas. Por lo que puede concluirse que en todas las poblaciones, la distribución de tamaños (y edades) observada está muy lejos de una estructura estable. En este contexto, es necesario continuar midiendo la tasa de crecimiento de individuos de diferentes categorías de tamaño para poder establecer una correlación entre edad y tamaño. Con esta herramienta se podrá estimar la periodicidad de los eventos de reclutamiento (Jordan y Nobel, 1982; Steenbergh y Lowe, 1983; Parker, 1988; Turner, 1990) y realizar un análisis matricial que nos ayude a calcular las probabilidades de transitar versus las de quedarse en un tamaño determinado, así como la tasa de crecimiento de las poblaciones.

Literatura citada

- Angert, A. L. 2006. Demography of central and marginal populations of monkeyflowers (*Mimulus cardinalis* and *M. lewisii*). *Ecology*, 87(8): 2014-2025.
- Angert, A. L. 2009. The niche, limits to species' distributions, and spatiotemporal variation in demography across the elevation ranges of two monkeyflowers. *Proceedings of the Natural Academy of Sciences*, 106(suppl.2): 19693-19698.
- Augspurger, C. K. y S. E. Franson. 1992. Experimental studies of seedlings recruitment from contrasting seed distributions. *Ecology*, 73: 1270-1284.
- Begon M., J. L. Harper y C. R. Townsend. 1996. *Ecology: Individuals, Populations and Communities*. 3rd ed. Blackwell Science, Oxford, UK.

- Bishop, J. G. y D. W. Schemske. 1998. Variation in flowering phenology and its consequences for lupines colonizing Mount St. Helens. *Ecology*, 79: 534-546.
- Bowers, J. E. 1997. Demographic patterns of *Ferocactus cylindraceus* in relation to substrate age and grazing history. *Plant Ecology*, 133: 37-48
- Bowers, J. E. y R. M. Turner. 2002. The influence of climatic variability on local population dynamics of *Cercidium microphyllum* (Foothill paloverde). *Oecologia*, 130: 105-113.
- Brum, G. D. 1973. Ecology of the saguaro (*Carnegiea gigantea*): Phenology and establishment in marginal populations. *Madroño*, 22:195–204.
- Búrquez, A., A. Martínez-Yrizar, R. S. Felger y D. Yetman. 1999. Vegetation and habitat diversity at the southern edge of the Sonoran Desert. En R. H. Robichaux, (ed.), *Ecology of Sonoran Desert Plants and Plant Communities*. Pp. 36-67. University of Arizona Press.
- Bustamante, E. y A. Búrquez. 2008. Effects of plant size and weather on the flowering phenology of the organ pipe cactus (*Stenocereus thurberi*). *Annals of Botany*, 102: 1019-1030.
- Bustamante, E., A. Casas y A. Búrquez. 2010. Geographic variation in reproductive success of *Stenocereus thurberi* (Cactaceae): effects of pollination timing and pollinator guild. *American Journal of Botany*, 97(12): 1-11.
- Callaway, R. M. 1995. Positive interactions among plants. *Botanical Review*, 61: 306-349.
- Caswell, H. 2000. Prospective and retrospective perturbation analyses: their roles in conservation biology. *Ecology*, 81: 619-627.
- Caswell, H. 2001. Matrix population models: Construction, analysis and interpretation, 2nd Edition. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Cody, M. L. 1966. A general theory of clutch size. *Evolution*, 20: 174-184
- Dorken, M. E. y C. G. Eckert. 2001. Severely reduced sexual reproduction in northern populations of a clonal plant, *Decodon verticillatus* (Lythraceae). *Journal of Ecology*, 89: 339-350.
- Drezner, T. D. Saguaro (*Carnegiea gigantea*, Cactaceae) age-height relationships and growth: the development of a general growth curve. *American Journal of Botany*, 90(6): 911-914.
- Esparza-Olguín, L., T. Valverde y E. Vilchis-Anaya. 2002. Demographic analysis of a rare columnar cactus (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacán Valley, México. *Biological Conservation*, 103: 349-359.
- Fleming, T. H., C. T. Sahley, J. N. Holland, J. D. Nason y J. L. Hamrick. 2001. Sonoran desert columnar cacti and the evolution of generalized pollination systems. *Ecological Monographs*, 71(4): 511-530.

- Fogleman, J. C. y W. T. Starmer. 1985. Analysis of the community structure of yeasts associated with the decaying stems of cactus. III. *Stenocereus thurberi*. *Microbial Ecology*, 11: 165-173.
- García, D., R. Zamora, J. M. Gómez, P. Jordano, y J. A. Hódar. 2000. Geographical variation in seed production, predation and abortion in *Juniperus communis* throughout its range in Europe. *Journal of Ecology*, 88: 436-446.
- Godínez-Álvarez, H., A. Valiente-Banuet y L. Valiente Banuet. 1999. Biotic interaction and the population dynamics of the long lived cactus *Neobuxbaumia tetetzo* in the Tehuacán Valley, Mexico. *Canadian Journal of Botany*, 77: 203-208.
- Godínez-Álvarez, H., T. Valverde y P. Ortega-Baez. 2003. Demographic trends in the Cactaceae. *Botanical Review*, 69: 173-203.
- Gotelli, N. J. 1995. *A primer of ecology*. Sinauer Association, Inc. Sunderland, MA. USA.
- Haper, J. L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic press. London
- Harper, J. L. y J. White. 1974. The demography of plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5: 419-463.
- Hastings, J. R. y S. M. Alcorn. 1961. Physical determinations of growth and age in the giant cactus. *Journal of the Arizona Academy of Science*, 2(1): 32-39.
- Horvitz, C. C. y D. W. Schemske. 2002 Effects of plant size, leaf herbivory, local competition and fruit production on survival, growth and future reproduction of a neotropical herb. *Journal of Ecology*, 90: 279-290.
- Jordan, P. W. y P. S. Nobel. 1979. Infrequent establishment of seedlings of *Agave deserti* (Agavaceae) in the northwestern Sonoran Desert. *American Journal of Botany*, 66: 1079-1084.
- Jordan, P. W. y P. S. Nobel. 1981. Seedling establishment of *Ferocactus acanthodes* in relation to drought. *Ecology*, 62: 901-906.
- Jordan, P. W. y P. S. Nobel. 1982. Height distribution of two species of cacti in relation to rainfall, seedling establishment, and growth. *Botanical Gazette*, 143: 511-517.
- Kéry, M. y K. B. Gregg. 2004. Demographic estimation methods for plants with dormancy. *Animal Biodiversity and Conservation*, 27.1: 129-131.
- Knight, T. M., J. A. Steets, J. C. Vamosi, S. J. Mazer, M. Burd, D. R. Campbell, M. R. Dudash, M. O. Johnson, R. J. Mitchel y T-L. Ashman. 2005. Pollen limitation of plant reproduction: pattern and process. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 36: 467-497.
- Krebs, C. J. 1994. *Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance*. HarperCollins College Publishers, New York, USA.

- Loveless, M. D. y J. L. Hamrick. 1984. Ecological determinants of genetic structure in plant populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15: 65-95.
- Martínez-Ramos, M. y E. Álvarez-Buylla. 1995. Ecología de poblaciones de plantas de una selva húmeda de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 56: 121-153.
- Mueller-Dombois, D. y H. Ellenberg. 1974. *Aims and Methods of Vegetation Ecology*. JohnWiley and Sons. New York.
- Nantel, P. y D. Gagnon. 1999. Variability in the dynamics of northern peripheral versus southern populations of two clonal plant species, *Helianthus divaricatus* and *Rhus aromatica*. *Journal of Ecology*, 87: 748-760.
- Nicklas, K. J. y S. L. Buchman. 1994. The allometry of saguaro height. *American Journal of Botany*, 81(9): 1161-1168.
- Niering, W. A., R. H. Whittaker y C. H. Lowe. 1963. The saguaro: a population in relation to environment. *Science*, 142: 15-23.
- Nobel, P. S. 1980. Morphology, nurse plant and minimum apical temperatures for young *Carnegiea gigantea*. *Botanical Gazette*, 141: 188-191.
- Nobel, P. S. 1989. Temperature, water availability, and nutrient levels at various soil depths: Consequences for shallow-rooted desert succulents, including nurse plant effects. *American Journal of Botany*, 76: 1486-1489.
- Nolasco, H., F. Vega-Villasante y A. Díaz-Rondero. 1997. Seed germination of *Stenocereus thurberi* (Cactaceae) under different solar irradiation levels. *Journal of Arid Environments*, 36: 123-132.
- Parker, K. C. 1987. Seedcrop characteristics and minimum reproductive size of organ pipe cactus (*Stenocereus thurberi*) in southern Arizona. *Madroño*, 34: 294-303.
- Parker, K. C. 1988. Growth rates of *Stenocereus thurberi* and *Lophocereus schottii* in southern Arizona. *Botanical Gazette*, 149: 335-346.
- Parker, K. C. 1989. Nurse plant relationships of columnar cacti in Arizona. *Physical Geography*, 10: 322-335.
- Parker, K. C. 1991. Topography, substrate, and vegetation patterns in the northern Sonoran Desert. *Journal of Biogeography*, 18: 151-163.
- Parker, K. C. 1993. Climatic effects on regeneration trends for two columnar cacti in the northern Sonoran Desert. *Annals of the Association of American Geographers*, 83(3): 452-474.
- Peters, E. M., C. Martorell y E. Ezcurra. 2008. Nurse rocks are more important than nurse plants in determining the distribution and establishment of globose cacti (*Mammillaria*) in the Tehuacán Valley, Mexico. *Journal of Arid Environments*, 72: 593-601.

- Pierson, E. A. y R. M. Turner. 1998. An 85-year study of saguaro (*Carnegiea gigantea*) demography at the Desert Laboratory, Tumamoc Hill. *Ecology*, 79(8): 2676-2693.
- Rae, J. G. y T. A. Ebert. 2002. Demography of the endangered fragrant prickly apple cactus, *Harrisia fragrans*. *International Journal of Plant Sciences*, 163(4): 631-640.
- Rhodes, O. E Jr, R. K. Chesser y M. H. Smith (eds). 1996. *Population dynamics in ecological space and time*. University of Chicago Press, Illinois.
- Schmalzel R. J., F. W. Reichenbacher y S. Rutman. 1995. Demographic study of the rare *Coryphantha robbinsorum* (Cactaceae) in southeastern Arizona. *Madroño*, 42(3): 332-348.
- Shreve, F. 1910. The rate of establishment of the giant cactus. *Plant World*, 13: 235-240.
- Shreve, F. 1951. *Vegetation of the Sonoran Desert*. Carnegie Institute of Washington.
- Silvertown, J. W. y J. Lovett-Doust. 1993. *Introduction to plant population biology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK.
- Sosa, V. J. y T. H. Fleming. 2002. Why are columnar cacti associated with nurse plants?. En Fleming, T. H. y A. Valiente-Banuet (eds.). *Columnar cacti and their mutualistic: evolution, ecology and conservation*. Pp. 306-323. University of Arizona Press. Tucson, Arizona.
- Steenbergh, W. F. y C. H. Lowe. 1969. Critical factors during the first years of life of the saguaro (*Cereus giganteus*) at Saguaro National Monument, Arizona. *Ecology*, 50: 823-834.
- Steenbergh, W. F. y C. H. Lowe. 1977. *Ecology of the saguaro: II, Reproduction, germination, establishment, growth, and survival of the young plant*. Department of the Interior, National Park Service, Washington, DC.
- Steenbergh, W. F. y C. H. Lowe. 1983. *Ecology of the saguaro: III. Growth and demography*. National Park Service Scientific Monograph Series No. 178. U.S. Government Printing Office. Washington, D. C.
- Swetnam, T. W. y J. L. Betancourt. 1998. Mesoscale disturbance and ecological response to decadal climatic variability in the American Southwest. *Journal of Climate*, 11(12): 3128-3147.
- Tuljapurkar, S. D. y H. Caswell (eds). 1997. *Structured-population models in marine, terrestrial, and freshwater systems*. Chapman and Hall, New York.
- Turner, R. M. 1990. Long-term vegetation change at a fully protected Sonoran Desert site. *Ecology*, 71: 464-477.

- Turner, R. M., S. M. Alcorn y J. A. Booth. 1966. The influence of shade, soil and water on saguaro seedling establishment. *Botanical Gazette*, 127(2-3): 95-102.
- Turner, R. M., J. E. Bowers y T. L. Burges. 1995. *Sonoran Desert plants, an ecological atlas*. The University of Arizona Press. Pp. 504.
- Valiente-Banuet, A. y E. Ezcurra. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacán Valley, Mexico. *Journal of Ecology*, 79: 961-971.
- Valiente-Banuet y H. Godínez-Álvarez. 2002. Population and community ecology. En P. S. Nobel (ed.), *Cacti: Biology and uses*. Pp. 91-108. University of California Press, Berkeley.
- van der Wal R., M. Egas, A. Van der Veen y J. Bakker. 2000 Effects of competition and herbivory on plant performance along a natural productivity gradient. *Journal of Ecology*, 88: 317-330.
- Vega, E. y C. Montaña. 2004. Spatio-temporal variation in the demography of a bunch grass in a patchy semiarid environment. *Plant Ecology*, 175: 107-120.
- Watson, I. W., M. Westoby y A. McR. Holm. 1997. Continuous and episodic components of demographic change in arid zone shrubs: model of two *Eremophila* species from Western Australia compared with published data on other species. *Journal of Ecology*, 85: 833-846.
- Weiner, J. 1985. Size hierarchies in experimental populations of annual plants. *Ecology*, 66: 743-752.
- Weiner, J. 1988. Variation in the performance of individuals in plant populations. En A. J. Davy, M. J. Hutchings y A. R. Watkinson (eds.), *Plant Population Ecology*. Pp. 59-81 Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Weiner, J., 1986. How competition for light and nutrients affects size variability in *Ipomoea tricolor* populations. *Ecology*, 67: 1425-1427.
- Werner, P. A. y H. Caswell. 1977. Population growth rates and age vs stage-distribution models for teasel (*Dipsacus sylvestris* Huds.). *Ecology*, 58: 1103-1111.
- Whittaker, R. H. 1975. *Communities and ecosystems*. 2^a ed. Macmillan Pub. Co. Nueva York.
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall. Pp. 929.

Tabla 1. Densidad promedio \pm e.e. de individuos totales, reproductivos y no reproductivos y distribución espacial de *Stenocereus thurberi* en tres poblaciones en Sonora, México. Un coeficiente de dispersión <1 indica distribuciones uniformes, $=1$ aleatorias y >1 agregadas.

Sitio	Categoría	Densidad (individuos ha ⁻¹)	Desviación estándar	Varianza	Coefficiente de dispersión
Norte	Totales	34.71 \pm 2.64	33.09	1094.95	31.54
	Reproductivos	21.82 \pm 2.04	25.59	654.86	30.02
	No reproductivos	12.90 \pm 1.71	21.48	461.58	35.79
Central	Totales	3.48 \pm 0.27	10.81	116.77	33.58
	Reproductivos	2.53 \pm 0.23	9.18	84.22	33.32
	No reproductivos	0.95 \pm 0.14	5.49	30.11	31.70
Sur	Totales	86.21 \pm 9.33	71.05	5047.64	58.55
	Reproductivos	75.43 \pm 8.40	63.95	4089.72	54.22
	No reproductivos	10.78 \pm 2.54	19.37	375.26	34.82

Tabla 2. Comparación de los valores promedio de los atributos morfológicos de individuos reproductivos entre tres poblaciones de *Stenocereus thurberi* en Sonora, México.

Atributos	Sitio Norte (<i>n</i> = 136)	Sitio Central (<i>n</i> = 157)	Sitio Sur (<i>n</i> = 182)	<i>F</i>	<i>W</i>
Altura (m)	2.89 ± 0.08a	4.25 ± 0.09b	4.44 ± 0.10b	78.028	101.699
Número de brazos	18.12 ± 0.92a	62.52 ± 5.43b	12.54 ± 0.78a	74.92	48.563
Cobertura (m ²)	2.33 ± 0.16a	9.40 ± 0.75b	4.09 ± 0.32c	55.343	51.141

Nota: Los datos muestran la media ± error estándar. *n* = tamaño de la muestra. Como algunas muestras no cumplen con el supuesto de homoscedasticidad (prueba de Levene), se presenta una prueba para muestras independientes con varianza no homogénea (Prueba de Welch). En todos los casos existen diferencias significativas ($P < 0.001$) para los estadísticos *F* y *W*. Las letras distintas enseguida de los valores indican diferencias significativas entre sitios usando un análisis *post hoc* (Student-Newman-Keuls).

Tabla 3. Comparación de los promedios \pm un error estándar de las tasas de crecimiento ($\text{cm}\cdot\text{año}^{-1}$) de brazos chicos ($<1\text{m}$ de longitud) y grandes ($>1\text{m}$) medidas durante tres años en individuos reproductivos de *Stenocereus thurberi* en dos poblaciones marginales (Sitios Norte y Sur) y una central (Sitio Central) en Sonora, México.

Año	Brazo	Sitio Norte	Sitio Central	Sitio Sur	F
2005	$<1\text{m}$	$11.56 \pm 0.85\text{a}$	$13.65 \pm 0.91\text{b,c}$	$15.20 \pm 1.04\text{c}$	3.39*
	$>1\text{m}$	$5.59 \pm 0.77\text{a}$	$11.02 \pm 0.87\text{b}$	$12.30 \pm 0.93\text{b}$	18.25***
2006	$<1\text{m}$	$10.05 \pm 0.69\text{c}$	$6.26 \pm 0.74\text{b}$	$1.88 \pm 0.85\text{a}$	22.64***
	$>1\text{m}$	$3.97 \pm 0.41\text{b}$	$3.77 \pm 0.46\text{b}$	$0.18 \pm 0.50\text{a}$	13.51***
2007	$<1\text{m}$	$7.06 \pm 0.65\text{a,b}$	$8.44 \pm 0.70\text{b}$	$5.89 \pm 0.80\text{a}$	5.85**
	$>1\text{m}$	$2.97 \pm 0.46\text{a}$	$7.75 \pm 0.52\text{c}$	$4.51 \pm 0.55\text{b}$	21.78***
Promedio todos los años	$<1\text{m}$	$9.56 \pm 0.56\text{a}$	$9.45 \pm 0.60\text{a}$	$7.66 \pm 0.69\text{a}$	2.66 NS
	$>1\text{m}$	$4.18 \pm 0.39\text{a}$	$7.51 \pm 0.43\text{c}$	$5.66 \pm 0.47\text{b}$	16.49***

Nota: * $P<0.01$, ** $P<0.001$, *** $P<0.0001$

Pies de figura

Figura 1. Diferencia en tamaño y forma entre individuos adultos de *Stenocereus thurberi* del a) Sitio Norte, b) Sitio Central y, c) Sitio Sur. Nótese el tronco bien desarrollado en el Sitio Sur.

Figura 2. Frecuencia de plantas de *Stenocereus thurberi* en clases de número de brazos, en tres sitios de estudio en Sonora, México. a) Sitio Norte (n= 223), b) Sitio Central (n= 216), y c) Sitio Sur (n=211).

Figura 3. Frecuencia de plantas de *Stenocereus thurberi* en clases de altura, en tres sitios de estudio en Sonora, México. a) Sitio Norte (n= 223), b) Sitio Central (n= 216), y c) Sitio Sur (n=211).

Figura 4. Efecto de la precipitación total anual en la tasa de crecimiento promedio de los brazos menores de 1m (A) y mayores de 1m de longitud (B) de individuos reproductivos en tres poblaciones de *S. thurberi* (sitio Norte, sitio Central y sitios Sur). Se muestran las ecuaciones de regresión y su significancia.

Figura 1.

A) Sitio Norte



B) Sitio Central



C) Sitio Sur



Figura 2.

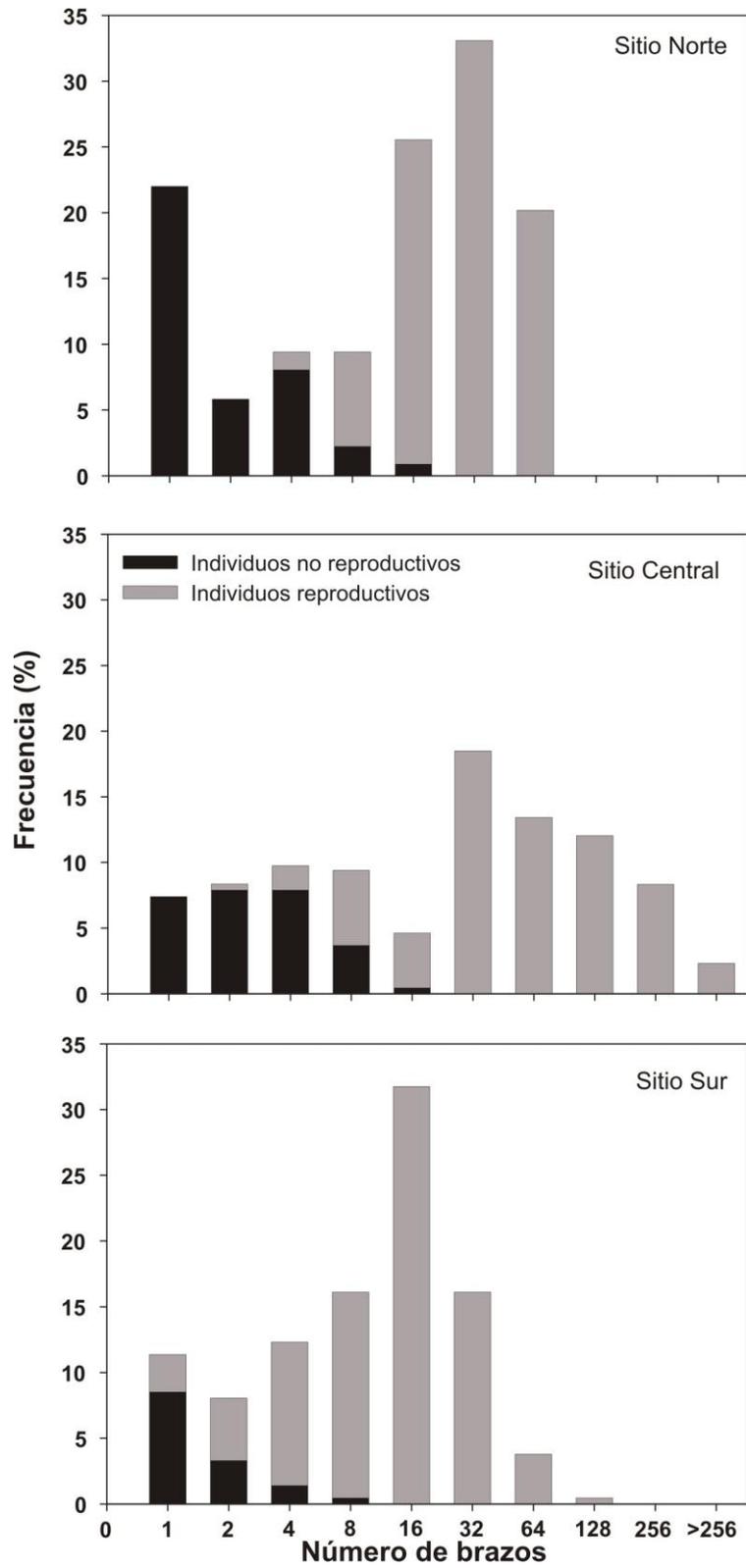


Figura 3.

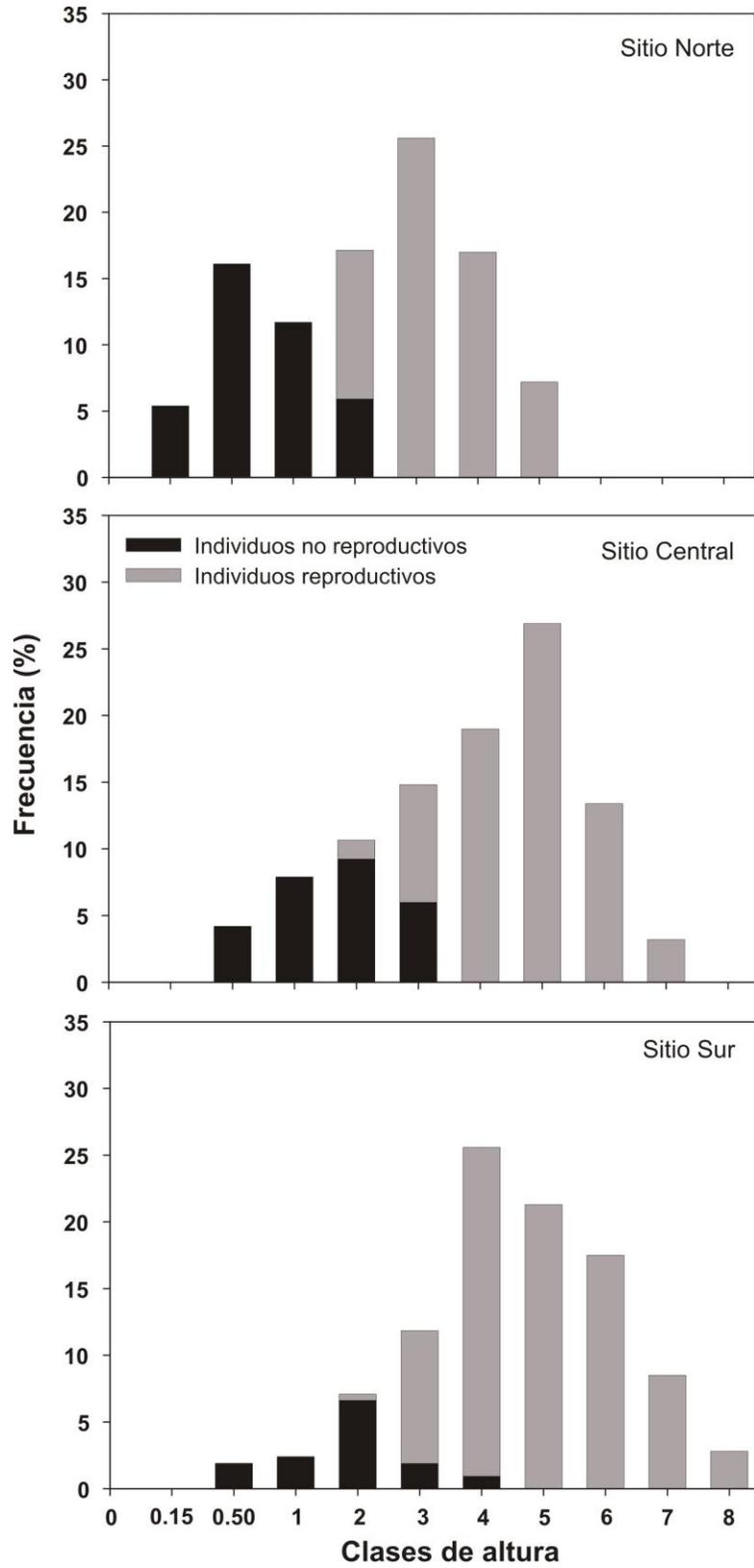
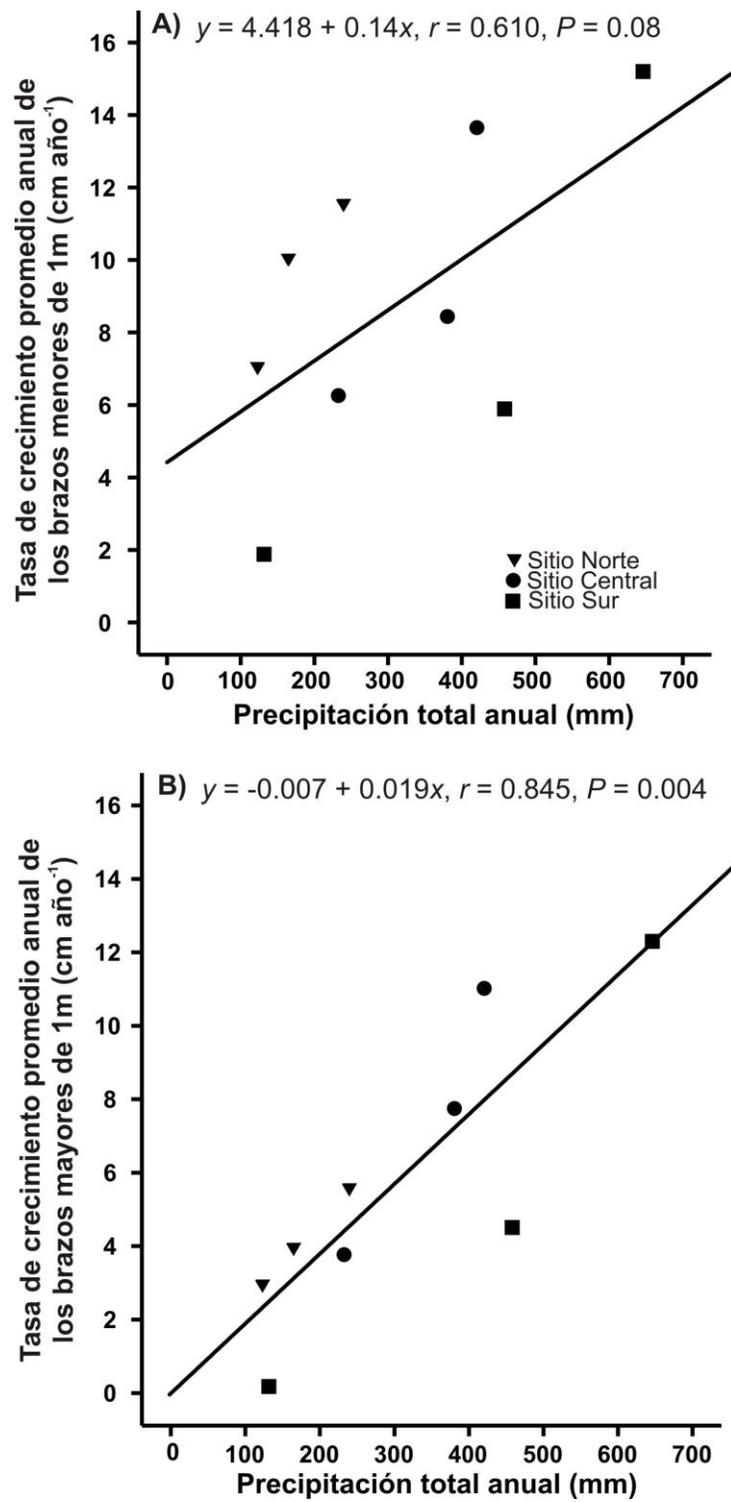


Figura 4.



CAPÍTULO 3



EFFECTO DEL TAMAÑO DE LA PLANTA Y EL CLIMA EN LA FENOLOGÍA FLORAL DEL PITAYO (*STENOCEREUS THURBERI*)

Resumen

La fenología floral es un rasgo de historia de vida crítico que influye en el éxito reproductivo. Se ha demostrado que las características genéticas, climáticas y otros factores como el tamaño de la planta afectan el tiempo de floración y su duración. En este capítulo se estudia la variación espacial y temporal en la fenología reproductiva del cactus columnar *Stenocereus thurberi* y su asociación con el tamaño de la planta y con variables ambientales. La floración fue monitoreada durante 3 años en tres poblaciones de *S. thurberi* a lo largo de un gradiente latitudinal. El tamaño de la planta fue relacionado con parámetros fenológicos. Las condiciones climáticas actuales y pasadas fueron utilizadas para cada año y sitio para investigar correlaciones ambientales con la floración. Se encontró variación significativa en el tiempo de floración dentro y entre poblaciones. La floración duro 4 meses en la población sureña y solo dos meses en la población norteña. Un solo pico de floración fue evidente en cada población, pero ocurren en tiempos distintos. Las plantas grandes producen más flores y florecen más temprano y por más tiempo que las plantas pequeñas. La sincronía de la población se incrementa a medida que la duración promedio de la floración por individuo disminuye. El inicio de la floración está principalmente relacionado con la varianza en las temperaturas mínimas de invierno y la duración con la temperatura promedio máxima de otoño-invierno, mientras que la temperatura promedio máxima de primavera esta mejor correlacionada con la sincronía. El tamaño de la planta afecta la fecundidad individual así como el tiempo de floración. Por lo tanto, la estructura poblacional afecta enormemente la fenología floral. Indicaciones de variación clinal en el tiempo de floración y el esfuerzo reproductivo sugieren presiones de selección relacionadas con la llegada de los polinizadores migratorios, el clima y la economía de recursos en un ambiente desértico. Estas presiones pueden estar más relajadas en las poblaciones donde el tamaño individual de las plantas puede alcanzar tamaños grandes.

Palabras claves: Desierto Sonorense, fenología floral, tamaño de la planta, temperatura, tiempo optimo, *Stenocereus thurberi*,

3.1. Manuscrito: “Effects of plan size and weather on the flowering phenology of the organ pipe cactus (*Stenocereus thurberi*)”. *Annals of Botany* (2008) 102 (6): 1019-1030.

Effects of Plant Size and Weather on the Flowering Phenology of the Organ Pipe Cactus (*Stenocereus thurberi*)

ENRIQUENA BUSTAMANTE* and ALBERTO BÚRQUEZ

Departamento de Ecología de la Biodiversidad, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 1354, Hermosillo, Sonora CP 83000 México

Received: 19 June 2008 Returned for revision: 21 July 2008 Accepted: 2 September 2008 Published electronically: 14 October 2008

- **Background and Aims** Flowering phenology is a critical life-history trait that influences reproductive success. It has been shown that genetic, climatic and other factors such as plant size affect the timing of flowering and its duration. The spatial and temporal variation in the reproductive phenology of the columnar cactus *Stenocereus thurberi* and its association with plant size and environmental cues was studied.
- **Methods** Flowering was monitored during 3 years in three populations of *S. thurberi* along a latitudinal gradient. Plant size was related to phenological parameters. The actual and past weather were used for each site and year to investigate the environmental correlates of flowering.
- **Key Results** There was significant variation in the timing of flowering within and among populations. Flowering lasted 4 months in the southern population and only 2 months in the northern population. A single flowering peak was evident in each population, but occurred at different times. Large plants produced more flowers, and bloomed earlier and for a longer period than small plants. Population synchrony increased as the mean duration of flowering per individual decreased. The onset of flowering is primarily related to the variance in winter minimum temperatures and the duration to the autumn–winter mean maximum temperature, whereas spring mean maximum temperature is best correlated with synchrony.
- **Conclusions** Plant size affects individual plant fecundity as well as flowering time. Thus the population structure strongly affects flowering phenology. Indications of clinal variation in the timing of flowering and reproductive effort suggest selection pressures related to the arrival of migrating pollinators, climate and resource economy in a desert environment. These pressures are likely to be relaxed in populations where individual plants can attain large sizes.

Key words: Flowering phenology, optimal timing, plant size, Sonoran Desert, *Stenocereus thurberi*, temperature.

INTRODUCTION

Plant phenology involves the timing, duration and abundance of recurrent biological phenomena, including reproductive events such as flowering, fruiting, seed dispersal and germination. Flowering phenology is a critical life-history trait that strongly influences reproductive success (Rathcke and Lacey, 1985). Many species show gradual changes in flowering time over geographical and environmental gradients (Jackson, 1966; Harris, 1970; Hodgkinson and Quinn, 1978; Blionis *et al.*, 2001). Among the multiple explanations given for the evolution of flowering time (Janzen, 1967; Bawa, 1983; Bawa *et al.*, 2003), it has been hypothesized that competition for pollinators has shaped, at least in part, the temporal segregation of flowering by members of the same pollinator guild (Pleasants, 1980; Gleason, 1981; Armbruster, 1986; Ashton *et al.*, 1988; Murali and Sukumar, 1994; Lobo *et al.*, 2003). Also, the timing of flowering, as well as its duration and intensity, may be affected by other biotic factors such as competition for seed dispersers and herbivory (Rathcke and Lacey, 1985; Wheelwright, 1985; Marquis, 1988; van Schaik *et al.*, 1993; Bronstein, 1995; Brody, 1997; Pilson, 2000; Lobo *et al.*, 2003). Some studies also indicate that different species could increase their fitness by flowering in synchrony. Pollination is then facilitated by

combining efforts that increase resource density and local pollinator attraction (Schemske, 1981; Thompson, 1982).

Several climatic variables such as temperature (Ashton *et al.*, 1988; Pfeifer *et al.*, 2006), photoperiod (van Schaik *et al.*, 1993; Rivera *et al.*, 2002), precipitation (Opler *et al.*, 1976; Stiles, 1977; Domínguez and Dirzo, 1995; Tyler, 2001; Inouye *et al.*, 2003; Borchert *et al.*, 2004; Pfeifer *et al.*, 2006), irradiance (Wright and van Schaik, 1994; Hamann, 2004) and other variables (e.g. soil nutrient concentration, Dahlgren *et al.*, 2007) can trigger flowering. In tropical dry forests and deserts, seasonal variation in rainfall and soil water availability have been proposed as the primary abiotic factors affecting phenological patterns (Reich and Borchert, 1984; Borchert, 1994; Bowers and Dimmitt, 1994; Borchert *et al.*, 2004). For columnar cacti in the Sonoran Desert it has been hypothesized that variation in rainfall and spring temperatures affects the timing of flowering (Fleming *et al.*, 2001). However, direct effects have not been documented. In some columnar cacti of South America, rainfall before the reproductive season can trigger flowering, but it stops or is uncorrelated with flowering in other species (Ruíz *et al.*, 2000; Petit, 2001). The variation in phenological events caused by temperature or photoperiod has never been examined for columnar cacti.

Divergence in flowering times may also be due to biotic factors such as plant size (Schmitt, 1983; O'Neil, 1997;

* For correspondence. E-mail ebustamante@ecologia.unam.mx

Bishop and Schemske, 1998; Ollerton and Lack, 1998; Petit, 2001; McIntosh, 2002; Bowers, 2006), competition for pollinators (Mosquin, 1971; Stiles, 1977) and the intensity of seed predation (Ollerton and Lack, 1992), which may act together to modulate fecundity. Finally, phylogenetic constraints influence many traits that affect flowering phenology such as flower number per functional module, or the timing of flower development (Kochmer and Handel, 1986; Dorn and Mitchell-Olds, 1991; Harvey and Pagel, 1991; Morales, 2000).

Spatial and temporal variation in flowering time is crucial to plants pollinated by animals with specific emergence times or subject to seasonal migration. For example, Waser (1979) showed concordance between the timing of flowering of *Fouquieria splendens* and hummingbird spring migration in the Sonoran Desert. With few exceptions (see Scott, 2004), plants pollinated by migrating bats also show adaptive latitudinal variation in their flowering times. Phenological data for columnar cacti and paniculate agaves suggest that both groups form a nectar corridor along the bat migration route in western Mexico (Gentry, 1982; Arita, 1991; Fleming *et al.*, 1993). However, few studies have examined the spatio-temporal variability in flowering phenology and its effects on the reproductive success of columnar cacti (see Fleming *et al.*, 2001).

Although some authors have studied the geographic differentiation in flowering duration between species of columnar cacti (e.g. Valiente *et al.*, 1996; Fleming *et al.*, 2001), most studies are restricted to a single or a few dates during the blooming season. Furthermore, timing, duration and intensity of flowering have been examined in isolation from one another. However, the interactions of these parameters are likely to act synergistically in shaping reproductive success, particularly when coupled with pollinator and resource availability. The interactions among timing, duration and intensity have not been fully explored, but it can be hypothesized that a selective component is associated with individual and populational variation in flowering phenology.

Stenocereus thurberi is one of the most common columnar cacti of the Sonoran Desert. Its extensive distribution and large population numbers allow the exploration of the timing, duration and intensity of flowering at the individual and population levels, and the relationship between flowering phenology and fruit production in a resource-limited (low water–high temperature variance) environment. Three populations were chosen at the northern, central and southern range of the species to study their phenology. The aims of this study were: (a) to describe the geographic variation in flowering phenology; (b) to compare the timing and duration of flowering at the individual and population level; (c) to examine how plant size affects flowering phenology; and (d) to evaluate the effect of past weather on the onset, synchrony and duration of flowering.

MATERIALS AND METHODS

The plant

Stenocereus thurberi (Engelm.) Buxb. is a columnar cactus 3–10+ m tall distributed on the Pacific slope of

northwestern Mexico, from northern Sinaloa and western Chihuahua to southwestern Arizona in the USA (Fig. 1). It is also common in Mexico throughout Baja California and some of the Gulf of California islands (Turner *et al.*, 1995). It has many ribbed and spiny stems arising close to the ground or from a short trunk. Flowering starts in mid May, and lasts for about 15 weeks (Turner *et al.*, 1995; Fleming, 2000). Flowers open for only one night and the morning after. They show features associated with bat pollination, although hummingbirds have been reported as the main pollinators in some sites (Fleming *et al.*, 1996, 2001). Fruit ripens during the summer, and bats, humans and many other mammals consume them and are good dispersal agents (Fleming and Sosa, 1994; Yetman and Búrquez, 1996). Birds also consume the fruits, but some are seed predators (Godínez-Alvarez *et al.*, 2002; Wolf *et al.*, 2002), while others, such as woodpeckers and orioles, are probably efficient dispersal agents (E. Bustamante, pers. obs.).

Study area

Three populations along a transect spanning about 800 km and 5° of latitude were studied in Sonora, Mexico. These will be referred to hereafter as North, Central and South sites (Fig. 1). The North site (31°48'17"N, 112°51'56"W, 550 m altitude) is located in northwestern Sonora, about 6 km southeast of the town of Sonoyta. It lies at the western edge of the crassicaulescent desert of the Arizona Upland subdivision of the Sonoran Desert (Shreve, 1951). The Sonoyta meteorological station, located 7 km from the site, reports a mean annual precipitation of 202 mm, a mean annual temperature of 21.4 °C (mean annual thermal fluctuation = 21.7 °C; $n = 60$ years). The Central site (29°34'06"N, 111°05'29"W, 525 m altitude) is located near the town of Carbó, in central Sonora. The vegetation is an arbosuffrutescent community typical of the Sonoran Desert subdivision Plains of Sonora. The climate (Carbó meteorological station, approx. 18 km north-east of the site; $n = 45$ years) is dominated by summer rains, with 348 mm mean annual precipitation and 22.1 °C mean annual temperature (mean thermal fluctuation = 15.3 °C). The South site (26°38'12"N, 109°18'39"W, 60 m altitude) is near Coteco, a Mayo village in south-western Sonora. The vegetation is a coastal thornscrub (Búrquez *et al.*, 1999) with a denser and taller vegetation than any of the Sonoran Desert sites. About 35 km south-east of the site, and in the same extensive plain, the meteorological station of Estación Don records a mean annual precipitation of 419 mm and a mean annual temperature of 24.7 °C (mean thermal fluctuation = 15.4 °C; $n = 20$ years, Fig. 1). Although the sites were selected by the high ecological prominence of *S. thurberi*, large differences in density were apparent, the South site being the densest (325 ± 29 s.e. individuals ha^{-1}), the Central site the sparsest (13 ± 1), and the North site intermediate in density (136 ± 10).

Phenological parameters

In early 2003, reproductive plants of all size classes in the North ($n = 110$), Central ($n = 67$) and South sites

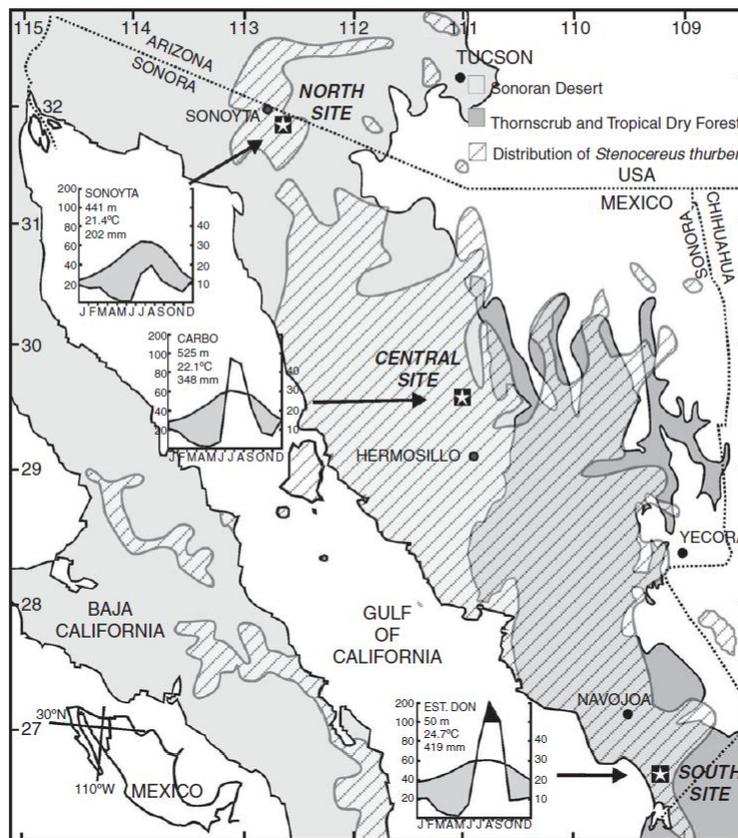


FIG. 1. Geographic distribution of *S. thurberi* (modified from Turner *et al.*, 1995) showing the location of the three study sites (stars). The climograms illustrate the change in mean monthly precipitation and temperature for each site.

($n = 86$) were randomly selected, located with a GPS and numbered with aluminium tags. Flowering and fruiting were then monitored every 2–4 weeks in 2003 and every 2 weeks during 2004. Additional data for the southern population were gathered every 2 weeks during 2001. A few individuals did not flower every year, and for that reason the number of reproductive plants varied slightly between seasons in each site.

Using 1 April as day 1, six flowering phenology variables were estimated for each plant in each site and year: (1) number of open flowers; (2) onset (date when the first open flower was recorded); (3) end date (date when the last open flower was recorded); (4) flowering duration (number of days of flower production, e.g. difference between onset and end date); (5) mean flowering date [mean of census dates weighted by the number of open flowers produced on each date (after Bishop and Schemske, 1998)]; and (6) flowering synchrony (see below).

Flowering synchrony was quantified at both the individual and the population levels. Individual flowering synchrony (X_i) is the relative overlap between the blooming period of a given individual and all other plants in the

population. It was calculated according to Augspurger's method (1983), modified from Primack (1980) as follows:

$$X_i = \left(\frac{1}{n-1}\right) \left(\frac{1}{f_i}\right) \sum_{j=1}^n e_{j \neq i}$$

where, e_i is the number of census dates at which plants i and j are both in flower, f_i is the number of census dates at which individual i is flowering and n is the number of individuals in the population. X_i varies from 1 (plant flowering overlaps completely with all other individuals) to 0 (no overlap). The overall synchrony of the population (Z) is the average synchrony of individual plants.

To test the hypothesis that at least some multimodal flowering phenologies could result from random errors caused by the sampling of low numbers of individuals, a comparison was established between the actual distribution (based on a sample of 86 individuals of the South site) and simulated phenologies of 20 randomly selected individuals each time from the total sampled population.

Plant size

For all plants, three components of plant size (number of stems, height and plant canopy cover) were measured to assess the relationship between size and phenology. In all populations, plant size was measured before the 2003 flowering season. Height was measured from the base to the tip of the highest stem. Plant canopy cover was defined as the ellipse drawn by the vertical projection of the exterior arms to the ground surface measured along two perpendicular axes (Mueller-Dombois and Ellenberg, 1974).

Effects of climatic variables on phenology

To investigate the environmental flowering triggers on phenology, the relationship between several climatic indices and the onset and duration of flowering at the study sites in different years was tested. It was expected that site and year differences in climatic conditions would be related to flowering phenology. Based on the literature the following hypotheses were proposed: (a) the onset of flowering should be delayed when minimum temperatures during winter and/or spring are low or have a large variation (Fleming *et al.*, 2001; Bowers, 2007); (b) synchrony will be higher in more stable environments in terms of temperature or precipitation (i.e. having less variance on these weather variables); and (c) duration should be related to the general water status of the plant, a feature known to be dependent on the previous summer or winter precipitation in several species of the Sonoran Desert (Bowers and Dimmitt, 1994).

Three phenological response variables were used at the population level: (a) the onset of flowering, defined as the time when 5% of the reproductive individuals had at least one open flower; (b) the total duration of flowering, determined as the time interval between the opening of the first flower and the last flower in the population during a reproductive season; and (c) the time interval when more than half of the individuals were flowering (>50% duration).

Records of daily rainfall and maximum and minimum temperatures up to 1 year before flowering were obtained from the meteorological station closest to each site (for the purpose of this study, the climatic year began in May and ended in April). The year was divided into five seasons following Dimmitt (1991): foresummer or dry summer (the hottest and driest time of year, from 1 May to 30 June = 10–12 months before flowering); summer monsoon or warm rainy season (1 July to 15 September = 7.5–10 months before flowering), autumn (similar to the dry summer, but less severe, from 16 September to 30 November = 5–7.5 months before flowering); winter (some years with abundant cold season rainfall, from 1 December to 15 February = 2.5–5 months before flowering); and spring drought (16 February to 30 April = 0–2.5 months before flowering). The average and variance of daily precipitation and temperature (mean, minimum and maximum) were calculated for each interval and for the following combinations: dry summer–summer monsoon, summer monsoon–autumn, autumn–winter and

winter–spring. These indices were correlated with the phenological parameters to assess the relationship of past climatic events with phenology. As causality was difficult to ascribe to a given climatic factor (because of collinearity between indices), the phenological variables were correlated with only those environmental variables for which a sensible relationship of causation could be formulated.

Statistical analysis

One-way analyses of variance (ANOVAs) after logarithmic transformation of the 2004 data were used to analyse the differences among populations in plant size and phenological parameters. *Post hoc* comparisons among means were made using a Student–Newman–Keuls test. Pearson product–moment correlation coefficients tested the association between parameters. Principal component analysis (PCA) was used to reduce size parameters into fewer components. Linear regressions on log-transformed data were performed to assess the allometric coefficients of size and phenological factors (as they were used only for comparative purpose, there was no need for reduced major axis regression; see Warton *et al.*, 2006), and analyses of covariance (ANCOVAs) assessed differences in the coefficients among populations. Using data from 2001, 2003 and 2004, the effect of climatic variables on flowering was examined with stepwise multiple regression analysis; the analysis was useful to detect which of the climatic variables had the strongest impact on onset, duration and >50% duration. All statistical analyses were performed using SPSS 13.0 (SPSS Inc. 2004).

RESULTS

Flowering patterns

The southern and central populations started to flower between mid and late April, while the northern population started flowering much later, between mid May and early June (Fig. 2). The southern population flowered for 19–21 weeks, setting the last flowers by late September. The central population had a shorter flowering duration (16–17 weeks), finishing by mid August, and the northern population had a brief blooming period of only 10–14 weeks. There was considerable variation in the duration of flowering within and among populations, suggesting a latitudinal trend in the flowering duration. The North site had the shortest and the South site the longest flowering duration (Table 1).

Flowering intensity (i.e. the number of open flowers present at a given time) was high in the Central and South sites, and much lower in the North site where individuals usually had less than one flower open per census (Fig. 2). The timing and magnitude of the peaks differed among populations. In the northern population, a barely discernible peak occurred during mid June. In the Central site, the peak varied between mid May and late June, and in the southern population the peak was always in mid July. A single flowering peak was evident in each population, but there was considerable variation in the peak number

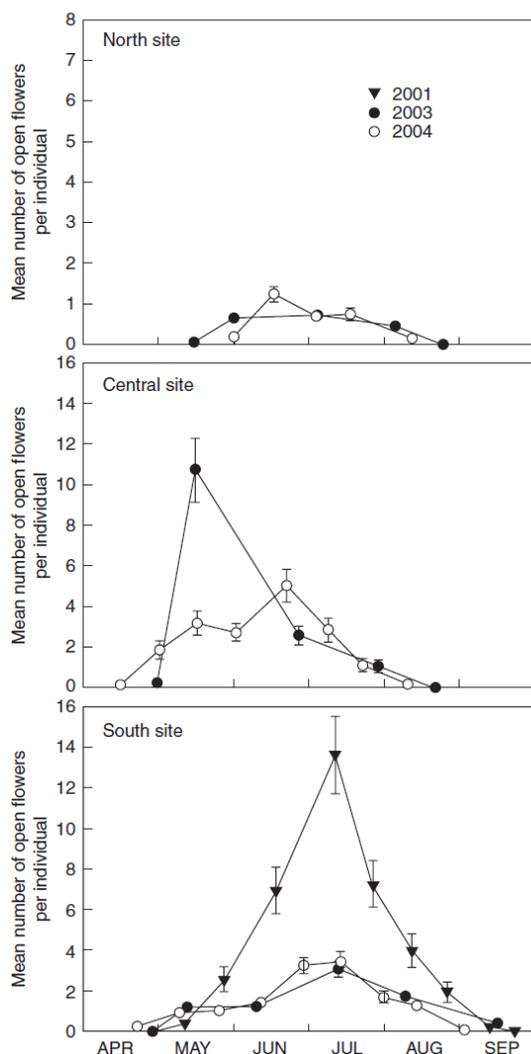


FIG. 2. Flowering phenology of three populations of *S. thurberi* during 2001, 2003 and 2004 as indicated. The symbols show the mean number of open flowers per individual \pm s.e.m. Note that the y-axis for the North site has a different scale.

of open flowers within populations among years. For example, in the southern population it varied >4-fold: from an average of 14 flowers per individual per day during 2001 – the highest value observed for any population and year – to only three in 2003 and 2004 (Fig. 2).

The comparisons of flowering schedules between the data set and the simulated phenologies of six randomly chosen sets of 20 individuals showed a general agreement between both data sets. However, in some cases large discrepancies were observed, highlighting the risk of making a type I error by drawing conclusions from small samples where spurious secondary peaks appear (see Fig. S1 in

Supplementary Information, available online). Also, flowering peak intensity could vary from two to six flowers per individual, but flowering duration was the same for all simulations.

In all sites, most reproductive plants flowered every year ($\geq 93\%$). The proportion of individuals that flowered on a given day differed within and among populations and years, closely following the pattern of flowering intensity (Fig. 3). The proportion of flowering individuals peaked at around 0.80 in the Central and South sites each year, whereas the North site had lower peaks of 0.38 and 0.64. Therefore, in the central and southern populations, the synchrony among individuals was higher than in the northern population. Each year, the central and southern populations had a period of at least 2 months when >50% of the individuals were flowering. In the northern population, it lasted only 1 month during 2004, and never reached this level of flowering during 2003. The overall flowering synchrony (Z) was rather constant within populations. It did not vary between 2003 and 2004 in the northern population (0.49), and it was much higher in the central (0.65 in 2003 and 0.57 in 2004) and southern population (0.65 in both years).

There was a N–S trend in synchrony and flowering duration, but the central population produced many more fruits; as much as 8- and 3.5-fold more than the northern and southern populations, respectively. The Central site also had a significantly earlier mean flowering date than any of the other populations (Table 1).

Relationship among phenological parameters

The number of open flowers was highly correlated with the number of fruits (Table 2). Flowering duration and the number of open flowers, as well as the number of fruits, were positively correlated in all populations (Table 2). Flowering duration explained 62–74% of the variance in the number of open flowers, and the slopes of the log–log regression were significantly different among sites (ANCOVA $F_{(2,211)} = 0.146$; $P = 0.003$). The number of open flowers increased faster than the flowering duration, and that effect was more marked in the Central site. Individual flowering synchrony was inversely correlated with flowering duration – plants that flowered for a longer period had a smaller overall synchrony (Table 2). The regression slopes were significantly different among sites (ANCOVA $F_{(2,211)} = 3.09$; $P = 0.003$; Fig. 4A), with the highest rate of change in the North and the lowest in the South site. Mean flowering date was only correlated with synchrony: inversely in the North and directly in the Central and South sites (Table 2). In the northern population, the least synchronous individuals started reproducing later in the season, while the more synchronous reproduced earlier, opposite to the trend found in the other populations (ANCOVA $F_{(2,211)} = 38.237$; $P < 0.001$; Fig. 4B). Mean flowering date explained much more of the variance in the synchrony of the North site (36%) than in the other sites (10%). Flowering synchrony was negatively correlated with the number of fruits produced per individual in the central and southern populations, but not in the northern population (Table 2). In the central and southern

TABLE 1. Comparison of means \pm s.e. of phenological and morphological data among three populations of *Stenocereus thurberi* in Sonora, Mexico

	North site (n = 86)	Central site (n = 66)	South site (n = 76)	F	W
Height (m)	2.98 \pm 0.08 ^a	4.50 \pm 0.12 ^b	4.57 \pm 0.16 ^b	55.24	70.97
Number of stems	19.87 \pm 1.21 ^a	68.53 \pm 8.02 ^b	14.70 \pm 1.47 ^a	46.34	23.24
Canopy cover (m ²)	2.60 \pm 0.22 ^a	10.93 \pm 1.29 ^b	4.91 \pm 0.58 ^c	31.65	25.42
Flowers per plant per day	0.63 \pm 0.06 ^a	2.19 \pm 0.27 ^b	1.43 \pm 0.14 ^c	22.81	26.94
Mean flowering date*	91.08 \pm 1.60 ^a	71.77 \pm 1.98 ^b	92.90 \pm 1.49 ^a	44.77	40.30
Synchrony	0.49 \pm 0.01 ^a	0.57 \pm 0.01 ^b	0.65 \pm 0.01 ^c	46.02	50.29
Duration (d)	28.65 \pm 1.50 ^a	57.00 \pm 3.30 ^b	69.45 \pm 3.45 ^c	61.21	77.29
Total fruits per plant	56.90 \pm 5.67 ^a	413.45 \pm 45.39 ^b	120.99 \pm 11.58 ^a	59.06	40.50

As some samples did not exhibit homogeneity of variances (Levene test), an additional robust test for equality of means is presented (Welch test). In all cases, there are significant differences ($P < 0.0001$) for the *F* and *W* statistics. Letters next to each value indicate sites significantly different using a Student–Newman–Keuls *post hoc* test. Values with the same letter are not significantly different.

*Days since 1 April, 2004.

populations, the more synchronous individuals produced fewer fruits (ANCOVA $F_{(2,211)} = 3.787$; $P = 0.024$).

Effect of plant size on phenology

Reproductive plants in the Central site were significantly larger than plants in any of the other sites. The mean canopy cover of the plants in the Central site was four times higher than in the North site, and twice higher than those in the South site. Plants in the Central site also had about four times more stems than plants in any other site, and were much taller than in the North site (Table 1).

Height, canopy cover and number of stems were highly correlated in all sites ($r = 0.47–0.69$). A PCA was used to reduce log-transformed plant size measures. PCA extracted only one component (eigenvalue > 1), which accounted for 71.5% of the cumulative variance in the North site, 75.3% in the Central site and 63.4% in the South site, and was positively related to each one of the size measures (all size variables in the PCA had component loadings in the range of 0.67–0.94). The resulting component score of size for each plant was used to examine its relationships with the log₁₀-transformed phenological parameters: number of open flowers, mean flowering date, duration, synchrony and number of fruits.

Plant size was significantly correlated with the number of open flowers and with the number of fruits produced by each plant in all studied populations (Table 2). Within populations, plant size explained 33–46% of the variance in the number of open flowers (Fig. 4C), and 8–46% in the number of fruits. The results indicate that even after adjusting for plant size (using it as a covariate among populations in the ANOVA), the scores for the number of flowers were still different among populations (ANCOVA $F_{(2,211)} = 4.329$; $P = 0.014$), as well as the number of fruits (ANCOVA $F_{(2,211)} = 5.661$; $P = 0.004$). At the individual level, flowering duration was also well correlated with plant size in all populations. Size explained 11% of the variance in the South site, 24% in the North site and 40% in the Central site, but, despite the large variance in plant size, the regression slopes were marginally different among sites (ANCOVA $F_{(2,211)} = 2.995$; $P = 0.052$).

Flowering synchrony was not correlated with plant size in the South site, was poorly correlated in the North site, but in the Central site 24% of the variance on the flowering synchrony was explained by size. However, there were no significant differences among populations (ANCOVA $F_{(2,211)} = 2.250$; $P = 0.108$). Mean flowering date did not show any significant correlation with plant size (Table 2). In summary, small individuals had smaller flowering intensity, shorter duration and were more synchronized than large individuals. A graphic comparison of individual flowering phenologies between populations is available online as Supplementary Information (Fig. S2).

Effect of climatic variables on phenology

Although many of the bivariate combinations between the three phenological and the several climatic variables were highly significant; of all climatic variables tested using a stepwise multiple regression, winter minimum temperature variance explained 59% of the variation in the onset of flowering (Fig. 5A). When combined with summer monsoon–autumn minimum temperature variance, it explained $> 99\%$ of the variation. The autumn–winter mean maximum temperature in combination with dry summer–summer monsoon maximum temperature variance explained 98% of the variation in total duration of flowering (Fig. 5B). The time interval when more than half of the population is flowering ($> 50\%$ duration) was only positively correlated with the spring mean maximum temperature, which explained 75% of its variation.

DISCUSSION

Regardless of the geographic location, *S. thurberi* shows a unimodal flowering phenology with a peak at the end of the dry season. This pattern is common to many other columnar cacti with lengthy flowering periods (2–4 months; Fleming *et al.*, 2001; Pavón and Briones, 2001; Petit, 2001; Esparza-Olguín and Valverde, 2003; Otero-Arnaiz *et al.*, 2003; Ibarra-Cerdeña *et al.*, 2005). This mode of flowering, associated with the opening of only a few flowers per night on each plant, may favour

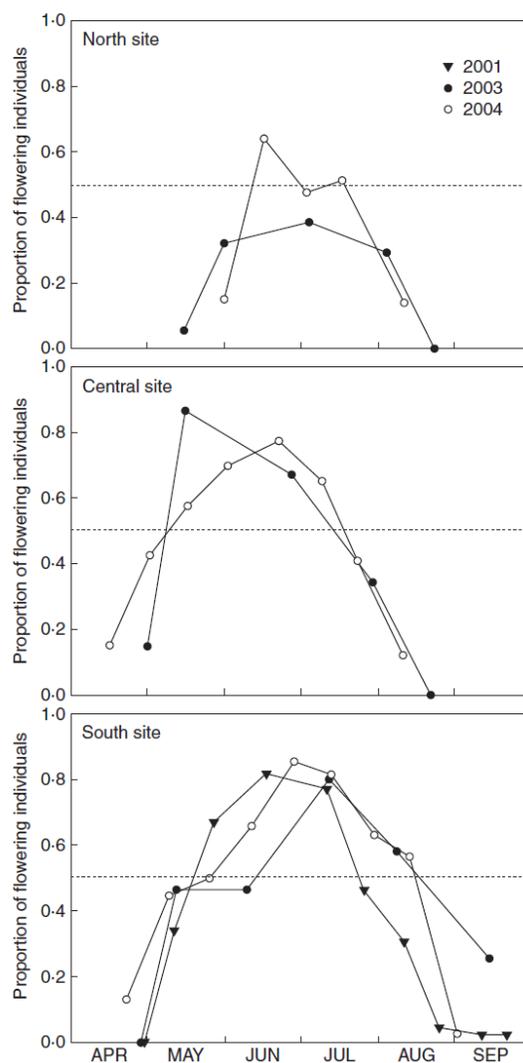


FIG. 3. Proportion of individuals flowering at the same time in three populations of *S. thurberi* [North ($n = 110$), Central ($n = 68$) and South ($n = 86$)] during 2001, 2003 and 2004 as indicated. The dotted line shows the point when half of the individuals flower at the same time.

the transference of pollen by forcing pollinators to visit more individuals (Ruiz *et al.*, 2000). Flowering during the dry season allows the dispersal of seeds and the recruitment of seedlings during the ensuing rainy season. The timing of dispersal is particularly important for long-lived desert species with episodic recruitment, because the seedlings establish and survive only in years that are particularly benign, especially in terms of the quantity and distribution of rainfall (Steenbergh and Lowe, 1977; Jordan and Nobel, 1982; Godínez-Alvarez *et al.*, 2003). Bimodal phenological patterns have been reported in some columnar cacti with

widely extended flowering seasons. These include *S. griseus* in the arid inter-Andean valleys of Colombia (Ruiz *et al.*, 2000) and *S. queretaroensis* in the aridlands of Guanajuato, Mexico (Castillo Landero, 2003). However, in other dry regions, these species exhibit unimodal flowering phenologies (Petit, 2001; Ibarra-Cerdeña *et al.*, 2005). Also, *Pachycereus schottii* (Fleming *et al.*, 2001) and *Cereus hexagonus* (Ruiz *et al.*, 2000) have been reported as multimodal species. It is possible that some of the reported multimodal phenologies result from random errors caused by the sampling of low numbers of individuals as has been shown in this study (see Supplementary Information, available online).

The striking differences in flowering duration among populations follow a geographical trend, the northern population having the shortest duration, while the central and southern populations have the longest. For two populations at the northern and western edge of distribution, Fleming *et al.* (2001) described a pattern which corresponded closely with that of the northern population studied here, and was dissimilar in duration and flowering intensity to the central and southern populations. This trend suggests that peripheral populations in a more limited environment (i.e. less precipitation, extreme temperatures) have a shorter flowering season, while the central populations, with larger individuals, extend their blooming. The biological advantages of extended blooming include according to Bawa (1983): (a) a reduced risk of reproductive failure; (b) an increased chance of mating with more individuals; and (c) a better control of the relative investment in flowers and fruits. All three seem to be acting in the columnar cacti populations studied here. Selection for extended blooming is more likely to occur in self-incompatible species such as *S. thurberi*, as shown by de Jong *et al.* (1992). Extended blooming, however, is probably limited by resource availability, a pattern consistent with the N–S trend (and also E–W; see Búrquez *et al.*, 1999) of rainfall, the incidence of damaging low temperatures, which restricts the distribution of columnar cacti and many others Sonoran Desert plants (Niering *et al.*, 1963; Kalisz and Wardle, 1994; Turner *et al.*, 1995; Weiss and Overpeck, 2005), and the larger variation in the number of pollinators in the northern edge of distribution (Rojas-Martínez *et al.*, 1999).

As expected, the negative correlation between synchrony and duration holds for all three populations (Augspurger, 1983; de Jong *et al.*, 1992). However, the northern population had the shortest mean flowering duration, and also its individuals were less synchronized and produced fewer flowers than the other populations; a surprising result that can only be explained by the brief duration of reproduction in many individuals in that population. Under this scenario, long duration and high synchrony increase the chances for interbreeding among the individuals. As a result, the southern and central populations may have a higher chance of interbreeding with more individuals (i.e. towards more panmixia) than in the northern population, where usually less than half of the population is blooming simultaneously. This is particularly important if the timing of flowering initiation of each individual is

TABLE 2. Pearson correlation matrix for the morphological and phenological traits (during 2004) in three populations of *Stenocereus thurberi*

	Plant size (PC score)	Flowers per plant per day	Mean flowering date [†]	Synchrony	Duration (d)
North site (<i>n</i> = 83)					
Plant size (PC score)	1				
Flowers per plant per day	0.570**	1			
Mean flowering date [†]	0.025	0.049	1		
Synchrony	-0.251*	-0.373**	-0.603**	1	
Duration (d)	0.486**	0.859**	0.157	-0.493**	1
Total fruits per plant	0.274*	0.677**	0.199	-0.135	0.567**
Central site (<i>n</i> = 64)					
Plant size (PC score)	1				
Flowers per plant per day	0.676**	1			
Mean flowering date [†]	0.070	0.010	1		
Synchrony	-0.486**	-0.494**	0.317*	1	
Duration (d)	0.636**	0.886**	-0.010	-0.533**	1
Total fruits per plant	0.756**	0.853**	-0.038	-0.419**	0.776**
South site (<i>n</i> = 70)					
Plant size (PC score)	1				
Flowers per plant per day	0.574**	1			
Mean flowering date [†]	0.100	-0.095	1		
Synchrony	-0.119	-0.395**	0.301*	1	
Duration (d)	0.329**	0.790**	-0.192	-0.575**	1
Total fruits per plant	0.406**	0.722**	-0.045	-0.353**	0.670**

Two-tailed significance ***P* < 0.01; **P* < 0.05.

[†] Days since 1 April.

consistent year to year, as has been recorded for some populations of organ pipe cactus (Fleming, 2006).

The size of the reproductive individuals was highly variable: individuals in the northern population not only were considerably smaller, but started reproduction at a smaller size than in any other population. Mean growth rates of reproductive stems showed significant differences between populations (6.28, 8.76 and 8.33 cm year⁻¹ in the North, Central and South sites, respectively; ANOVA $F_{(1,2)} = 8.407$, $P < 0.001$; average of 3 years; E. Bustamante and A. Búrquez, unpubl. res.). Thus, reproductive individuals of a given size in the northern population are probably much older than similarly sized individuals in the central and southern populations. If the trigger for reproduction in this species is size related, it is likely that this difference results from genetic differentiation for this particular feature. Variable plant size and age relationships are known to reflect adaptation to uncertain environments (Wilbur and Rudolf, 2006). The N–S trend in phenological traits seems to be mediated through plant size, and also possibly through changes in the root:shoot ratio of each population (larger in the North site, see Deng *et al.*, 2006). It is possible that the same trend is present across the Sonoran Desert along the W–E precipitation gradient from the coast to the mountains (see Búrquez *et al.*, 1999). Large plants produced more flowers and fruits, both within and among populations, they flowered for longer periods and also showed less synchrony. Because the population size structure varies in time and space by the episodic nature of recruitment, size distributions could strongly influence phenology (Bishop and Schemske, 1998). Populations with many young individuals will have phenological patterns different from those of old populations.

Plant size is affected by the genetic make-up of each population (i.e. population differentiation), and by factors related to the severity of the physical environment (i.e. precipitation, extreme temperatures, etc.). In spite of not knowing the relative contribution of each of these factors, it is relevant to consider variation in plant size when studying the effect of flowering time on reproductive success.

Rainfall has been suggested as the primary cause of variation in the onset and duration of flowering in communities with a marked dry season (Petit, 2001; Borchert *et al.*, 2004). However, the present data demonstrated that mean temperatures and its variances are also important environmental cues that affect different phenological processes. For *S. thurberi*, these are processes that occur well before blooming: the variance in winter minimum temperature for the onset, the maximum temperatures during autumn–winter of the previous year for flowering duration, and the maximum temperatures of spring drought just before flowering for >50% duration. When the winter minimum temperature is highly variable, the onset of flowering shifts to a later date in the year, suggesting that decelerating response functions (Ruel and Ayres, 1999), such as the occurrence of uneven temperatures, affect the internal clock of the plant. The variance in temperature probably influences the activity of molecular and physiological functions related to flowering (e.g. Valverde *et al.*, 2004; Tookel *et al.*, 2005). In the same sort of response, when the variance in autumn–winter maximum temperature is larger, flowering duration increases. As predicted, the variance in the winter minimum temperature is strongly correlated with the onset of flowering, especially in the northern population where freezing temperatures are frequent.

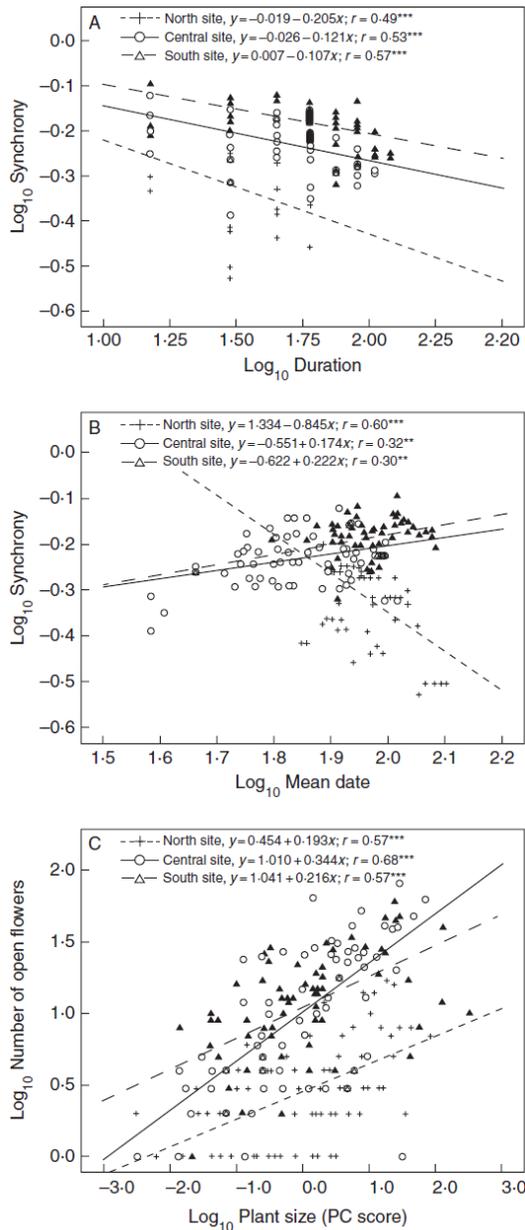


FIG. 4. Variation among sites in the allometry of duration and synchrony (A), mean flowering date and synchrony (B), and plant size and number of open flowers (C) in three populations of *S. thurberi*. At the North, Central and South sites as indicated. Regression equations and their significance are shown: *** $P < 0.001$; ** $P < 0.05$.

The lack of correlation (and direct dependence) of phenological parameters with precipitation is not unexpected for cacti: a group particularly adapted to water limitation. Cacti are well buffered against drought because of their

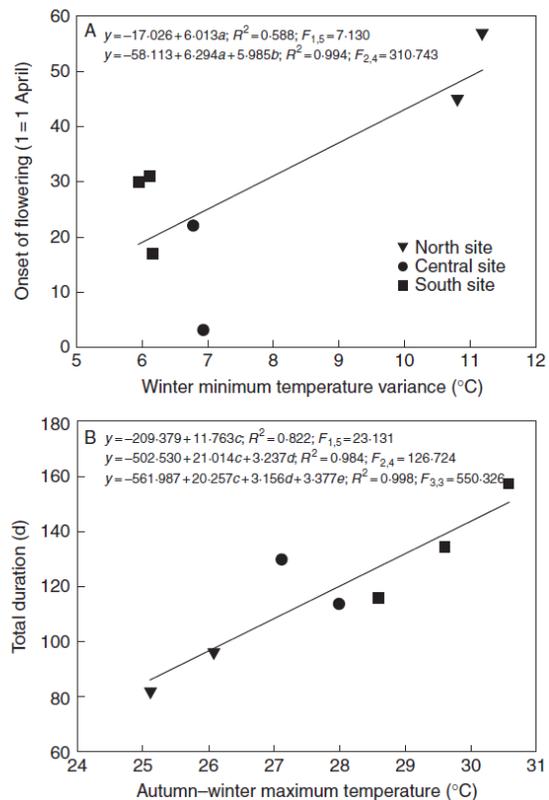


FIG. 5. Effect of winter minimum temperature variance on the onset of flowering (A) and of the autumn-winter maximum temperature on total duration (B). Stepwise multiple regression equations are shown: a = winter minimum temperature variance, b = summer monsoon minimum temperature variance, c = autumn-winter mean maximum temperature, d = dry summer-monsoon summer maximum temperature variance, e = summer monsoon mean minimum temperature.

massive water storage. Temperatures, on the other hand, could affect factors such as the future pollinator activity (affecting their migration), or the pace at which physiological processes occur. Dependence on the past temperature regime for phenological patterns has been documented for dipterocarp forests (Ashton, 1988), a species of orchid in Germany (Pfeifer *et al.*, 2006) and desert shrubs (Bowers, 2007). Here, it is reported for the first time that past temperature variance (several months before flowering), instead of the mean values, is closely associated with the onset of flowering. Also, past temperatures seem to be more important than past precipitation for synchrony in the studied populations of *S. thurberi*. If the maximum temperature during spring is high, the plants could bloom in a more synchronous manner and for a longer period, increasing the time interval during which a larger fraction of the population is flowering.

Several studies have shown significant variation in the date of onset of flowering as a result of climate change (Fitter and Fitter, 2002; Bowers, 2007); for this reason

long-term studies are necessary for a better understanding of the evolution of flowering time of *S. thurberi*, that also could modify its interactions with migratory pollinators. As Wiess and Overpeck (2005) point out, the significant increase of the minimum temperatures, the decreasing frequency of freezing temperatures and the increasing freeze-free season length in the Sonoran Desert region could drive the distribution of species into new areas. More subtle consequences in the short term point to a trend for earlier flowering times and changes in the migration patterns of pollinators of columnar cacti.

SUPPLEMENTARY INFORMATION

Supplementary information is available online at www.aob.oxfordjournals.org/. Figure S1 shows the actual phenology based on a sample of 86 individuals and six phenological curves resulting from the random sampling of 20 individuals from the total population in the South site. Figure S2 is a graphical summary of the variation within and among populations of the individual phenologies of 68 randomly drawn individuals from each of the three populations studied of *S. thurberi* during the 2004 season.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Rita Dávila, Rosalio León, Consuelo Orozco and Vicente Tajia for their field assistance. The Mayo community of Masiaca, Club de Caza El Venadito and Patronato del Centro de Investigaciones Pecuarias del Estado de Sonora kindly gave permission for work on their land. David Yetman and Vicente Tajia provided ideas, encouragement and support. Alejandro Casas, Angelina Martínez-Yrizar, Carlos Montaña, Peter Scott and two anonymous reviewers read and commented on the manuscript. E.B. wishes to thank the Posgrado en Ciencias Biológicas and Dirección General de Estudios de Posgrado of the Universidad Nacional Autónoma de México, and Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología for logistical and financial support. A.B. also gratefully acknowledges funding from Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales-Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (C01-0580).

LITERATURE CITED

- Arita HT. 1991. Spatial segregation in long-nosed bats *Leptonycteris nivalis* and *Leptonycteris curasoae*, in Mexico. *Journal of Mammalogy* 72: 706–714.
- Armbruster WS. 1986. Reproductive interactions between sympatric *Dalechampia* species: are natural assemblages 'random' or organized? *Ecology* 67: 522–533.
- Ashton PS, Givnish TJ, Appanah S. 1988. Staggered flowering in the Dipterocarpaceae: new insights into floral induction and the evolution of mast fruiting in the seasonal tropics. *American Naturalist* 132: 44–66.
- Augsburger CK. 1983. Phenology, flowering synchrony, and fruit set of six neotropical shrubs. *Biotropica* 15: 257–267.
- Bawa KS. 1983. Patterns of flowering in tropical plants. In: Jones CE, Little RJ, eds. *Handbook of experimental pollination biology*. New York: Van Nostrand Reinhold, 394–410.
- Bawa KS, Kang H, Grayum MLH. 2003. Relationships among time, frequency, and duration of flowering in tropical rain forest trees. *American Journal of Botany* 90: 877–887.
- Bishop JG, Schemske DW. 1998. Variation in flowering phenology and its consequences for lupines colonizing Mount St. Helens. *Ecology* 79: 534–546.
- Blionis GJ, Halley JM, Vokou D. 2001. Flowering phenology of *Campanula* on Mt Olympos, Greece. *Ecography* 24: 696–706.
- Borchert R. 1994. Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology* 75: 1437–1449.
- Borchert R, Meyer SA, Felger RS, Porter-Bolland L. 2004. Environmental control of flowering periodicity in Costa Rican and Mexican tropical dry forest. *Global Ecology and Biogeography* 13: 409–425.
- Bowers JE. 2006. Branch length mediates flower production and inflorescence architecture of *Fouquieria splendens* (ocotillo). *Plant Ecology* 186: 87–95.
- Bowers JE. 2007. Has climatic warming altered spring flowering date of Sonoran Desert shrubs? *Southwestern Naturalist* 52: 347–355.
- Bowers JE, Dimmitt MA. 1994. Flowering phenology of six woody plants in the northern Sonoran Desert. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 121: 215–229.
- Brody AK. 1997. Effects of pollinators, and seed predators on flowering phenology. *Ecology* 78: 1624–1631.
- Bronstein JL. 1995. The plant-pollinator landscape. In: Hansson L, Fahrig L, Merriam G, eds. *Mosaic landscape and ecological processes*. London: Chapman & Hall, 256–288.
- Búrquez A, Martínez-Yrizar A, Felger RS, Yetman D. 1999. Vegetation and habitat diversity at the southern edge of the Sonoran Desert. In: Robichaux RH, ed. *Ecology of Sonoran Desert plants and plants communities*. Tucson, AZ: University of Arizona Press, 36–67.
- Castillo-Landero JP. 2003. *Biología de la polinización de Stenocereus queretaroensis (Weber.) Buxbaum., una cactácea con floración biestacional*. Bachelor thesis, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Dahlgren JP, von Zeipel H, Ehrlén J. 2007. Variation in vegetative and flowering phenology in a forest herb caused by environmental heterogeneity. *American Journal of Botany* 94: 1570–1576.
- Deng J, Wang G, Morris EC, Wei X, Li D, Chen B, Zhao C, Liu J, Wang Y. 2006. Plant mass–density relationship along a moisture gradient in north-west China. *Journal of Ecology* 94: 953–958.
- Dimmitt M. 1991. Arizona Upland: the land of five seasons. *Sonorensis* 12: 2–4.
- Dominguez CA, Dirzo R. 1995. Rainfall and flowering synchrony in a tropical shrub: variable selection on the flowering time of *Erythroxylon havanense*. *Evolutionary Ecology* 9: 204–216.
- Dorn LA, Mitchell-Olds T. 1991. Genetics of *Brassica campestris*. 1. Genetic constraints on evolution of life-history characters. *Evolution* 45: 371–379.
- Esparza-Olguín L, Valverde T. 2003. Estudio comparativo de la fenología de tres especies de *Neobuxbaumia* que difieren en su nivel de rareza. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 48: 68–83.
- Fitter AH, Fitter RSR. 2002. Rapid changes in flowering time in British plants. *Science* 296: 1689–1691.
- Fleming TH. 2000. Pollination of cacti in the Sonoran desert. *American Scientist* 88: 432–439.
- Fleming TH. 2006. Reproductive consequence of early flowering in organ pipe cactus, *Stenocereus thurberi*. *International Journal of Plant Sciences* 167: 473–481.
- Fleming TH, Sosa V. 1994. Effects of nectarivorous and frugivorous mammals on reproductive success of plants. *Journal of Mammalogy* 75: 845–851.
- Fleming TH, Nuñez RA, Sternberg LSL. 1993. Seasonal changes in the diets of migrant and non-migrant nectarivorous bats as revealed by carbon stable isotope analysis. *Oecologia* 94: 72–75.
- Fleming TH, Tuttle MD, Horner MA. 1996. Pollination biology and the relative importance of nocturnal and diurnal pollinators in three species of Sonoran Desert columnar cacti. *Southwestern Naturalist* 41: 257–269.
- Fleming TH, Sahley CT, Holland JN, Nason JD, Hamrick JL. 2001. Sonoran desert columnar cacti and the evolution of generalized pollination systems. *Ecological Monographs* 71: 511–530.

- Gentry HS. 1982. *Agaves of continental North America*. Tucson, AZ: University of Arizona Press.
- Gleeson SK. 1981. Character displacement in flowering phenologies. *Oecologia* 51: 294–295.
- Godínez-Alvarez H, Valiente-Banuet A, Rojas-Martínez A. 2002. The role of seed disperser in the population dynamics of the columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo*. *Ecology* 83: 2617–2629.
- Godínez-Alvarez H, Valverde T, Ortega-Baes P. 2003. Demographic trends in the Cactaceae. *Botanical Review* 69: 173–203.
- Hamann A. 2004. Flowering and fruiting phenology of a Philippine submontane rain forest: climatic factors as proximate and ultimate causes. *Journal of Ecology* 92: 24–31.
- Harvey PH, Pagel MD. 1991. *The comparative method in evolutionary biology*. New York: Oxford University Press.
- Harris W. 1970. Genecological aspects of flowering and vegetative reproduction in *Rumex acetosella* L. *New Zealand Journal of Botany* 8: 99–113.
- Hodgkinson KC, Quinn JA. 1978. Environmental and genetic control of reproduction in *Danthonia caespitosa* populations. *Australian Journal of Botany* 26: 351–364.
- Ibarra-Cerdeña CN, Iñiguez-Dávalos LI, Sánchez-Cordero V. 2005. Pollination ecology of *Stenocereus queretaroensis* (Cactaceae), a quiprotophilous columnar cactus, in a tropical dry forest of Mexico. *American Journal of Botany* 92: 503–509.
- Inouye DW, Saavedra F, Lee-Yang W. 2003. Environmental influences on the phenology and abundance of flowering by *Androsace septentrionalis* (Primulaceae). *American Journal of Botany* 90: 905–910.
- Jackson MT. 1966. Effects of microclimate on spring flowering phenology. *Ecology* 47: 407–415.
- Janzen DH. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution* 21: 620–637.
- de Jong TJ, Klinkhamer PGL, Van Staalduinen MJ. 1992. The consequences of pollination biology for selection of mass or extended blooming. *Functional Ecology* 6: 606–615.
- Jordan PW, Nobel PS. 1982. Height distributions of two species of cacti in relation to rainfall, seedling establishment and growth. *Botanical Gazette* 143: 511–517.
- Kalisz S, Wardle GM. 1994. Life history variation in *Campanula americana* (Campanulaceae): population differentiation. *American Journal of Botany* 81: 521–527.
- Kochmer JP, Handel SN. 1986. Constraints and competition in the evolution of flowering phenology. *Ecological Monographs* 56: 303–325.
- Lobo JA, Quesada M, Stoner KE, Fuchs EJ, Herreras-Diego Y, Rojas J, Saborío G. 2003. Factors affecting phenological patterns of bombacaceous trees in seasonal forest in Costa Rica and Mexico. *American Journal of Botany* 90: 1054–1063.
- Marquis RJ. 1988. Phenological variation in the neotropical understory shrub *Piper arielanum*: causes and consequences. *Ecology* 69: 1552–1565.
- McIntosh ME. 2002. Flowering phenology and reproductive output in two sister species of *Ferocactus* (Cactaceae). *Plant Ecology* 159: 1–13.
- Morales E. 2000. Estimating phylogenetic inertia in *Tithonia* (Asteraceae): a comparative approach. *Evolution* 54: 475–484.
- Mosquin T. 1971. Competition for pollinators as a stimulus for the evolution of flowering time. *Oikos* 22: 398–402.
- Mueller-Dombois D, Ellenberg H. 1974. *Aims and methods of vegetation ecology*. New York: John Wiley and Sons.
- Murali KS, Sukumar R. 1994. Reproductive phenology of a tropical dry forest in Mudumalai, southern India. *Journal of Ecology* 82: 759–767.
- Niering WA, Whittaker RH, Lowe CH. 1963. The saguaro: a population in relation to environment. *Science* 142: 15–23.
- Ollerton J, Lack AJ. 1992. Flowering phenology: an example of relaxation of natural selection? *Trends in Ecology and Evolution* 7: 274–276.
- Ollerton J, Lack AJ. 1998. Relationships between flowering phenology, plant size and reproductive success in *Lotus corniculatus* (Fabaceae). *Plant Ecology* 139: 35–47.
- O'Neil P. 1997. Natural selection on genetically correlated phenological characters in *Lythrum salicaria* L. (Lythraceae). *Evolution* 51: 267–274.
- Opler PA, Frankie GW, Baker HG. 1976. Rainfall as a factor in the release, timing, and synchronization of anthesis by tropical trees and shrubs. *Journal of Biogeography* 3: 231–236.
- Otero-Arnaiz A, Casas A, Bartola C, Pérez-Negrón E, Valiente-Banuet A. 2003. Evolution of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) under domestication in the Tehuacán Valley, Central Mexico: reproductive biology. *American Journal of Botany* 90: 593–602.
- Pavón NP, Briones O. 2001. Phenological patterns of nine perennial plants in an intertropical semi-arid Mexican scrub. *Journal of Arid Environments* 49: 265–277.
- Petit S. 2001. The reproductive phenology of three sympatric species of columnar cacti on Curaçao. *Journal of Arid Environments* 49: 521–531.
- Pfeifer M, Heinrich W, Jetschke G. 2006. Climate, size and flowering history determine flowering pattern of an orchid. *Botanical Journal of the Linnean Society* 151: 511–526.
- Pilson D. 2000. Herbivory and natural selection on flowering phenology in wild sunflower, *Helianthus annuus*. *Oecologia* 122: 72–82.
- Pleasants JM. 1980. Competition for bumblebee pollinators in Rocky Mountain plant communities. *Ecology* 61: 1446–1459.
- Primack RB. 1980. Variation in the phenology of natural populations of montane shrubs in New Zealand. *Journal of Ecology* 68: 849–862.
- Rathcke BJ, Lacey EP. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16: 179–214.
- Reich PB, Borchert R. 1984. Water stress and tree phenology in atropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 72: 61–74.
- Rivera G, Elliott S, Caldas LS, Nicolossi G, Coradin VTR, Borchert R. 2002. Increasing day-length induces spring flushing of tropical dry forest trees in the absence of rain. *Trees* 16: 445–456.
- Rojas-Martínez A, Valiente-Banuet A, Arizmendi A, Alcántara-Egúren A, Arita H. 1999. Seasonal distribution of the long-nosed bat (*Leptonycteris curasoae*) in North America: does a generalized migration pattern really exist? *Journal of Biogeography* 26: 1065–1077.
- Ruel JL, Ayres MP. 1999. Jensen's inequality predicts effects of environmental variation. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 361–366.
- Ruiz A, Santos M, Cavellier J, Soriano PJ. 2000. Estudio fenológico de cactáceas en el enclave seco de la Tatacoa, Colombia. *Biotropica* 32: 397–407.
- van Schaik CPV, Terborgh JW, Wright SJ. 1993. The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 353–377.
- Schemske DW. 1981. Floral convergence and pollinator sharing in two bee pollinated tropical herbs. *Ecology* 62: 946–954.
- Schmitt J. 1983. Individual flowering phenology, plant size, and reproductive success in *Linanthus androsaceus*, a California annual. *Oecologia* 59: 135–140.
- Scott PE. 2004. Timing of *Agave palmeri* flowering and nectar-feeding bat visitation in the Peloncillos and Chiricahua Mountains. *Southwestern Naturalist* 49: 425–434.
- Shreve F. 1951. *Vegetation of the Sonoran Desert*. Carnegie Institution of Washington, Publication 591.
- Steenbergh WF, Lowe CH. 1977. *Ecology of the saguaro II: reproduction, germination, establishment, growth and survival of the young plant*. National Park Service Scientific Monograph Series No. 8. Washington, DC: Government Printing Office.
- Stiles FG. 1977. Coadapted competitors: the flowering seasons of hummingbird-pollinated plants in a tropical forest. *Science* 198: 1170–1178.
- Thompson JD. 1982. Patterns of visitation by animal pollinators. *Oikos* 39: 241–250.
- Tookel F, Ordidge M, Chiurugwi T, Battey N. 2005. Mechanisms and function of flower and inflorescence reversion. *Journal of Experimental Botany* 56: 2587–2599.
- Turner RM, Bowers JE, Burgess TL. 1995. *Sonoran Desert plants: an ecological atlas*. Tucson, AZ: University of Arizona Press.
- Tyler G. 2001. Relationships between climate and flowering of eight herbs in a Swedish deciduous forest. *Annals of Botany* 87: 623–630.
- Valiente-Banuet A, Arizmendi MC, Rojas-Martínez A, Domínguez-Canseco L. 1996. Ecological relationships between columnar cacti and nectar-feeding bats in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 12: 103–119.

- Valverde F, Mouradov A, Soppe W, Ravenscroft D, Samach A, Coupland G. 2004. Photoreceptor regulation of CONSTANS protein and the mechanism of photoperiodic flowering. *Science* 303: 1003–1006.
- Warton DI, Wright IJ, Falster DS, Westoby M. 2006. Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Reviews* 81: 259–291.
- Waser NM. 1979. Pollinator availability as a determinant of flowering time in ocotillo (*Fouquieria splendens*). *Oecologia* 39: 107–121.
- Weiss JL, Overpeck JT. 2005. Is the Sonoran Desert losing its cool? *Global Change Biology* 11: 2065–2077.
- Wheelwright NT. 1985. Competition for dispersers, and the timing of flowering and fruiting in a guild of tropical trees. *Oikos* 44: 465–477.
- Wilbur HM, Rudolf VHW. 2006. Life-history evolution in uncertain environments: bet hedging in time. *American Naturalist* 168: 398–411.
- Wolf BO, Martínez del Río C, Babson J. 2002. Stable isotopes reveal that saguaro fruit provides different resources to two desert dove species. *Ecology* 83: 1286–1293.
- Wright SJ, van Schaik CP. 1994. Light and the phenology of tropical trees. *American Naturalist* 143: 192–199.
- Yetman DA, Búrquez A. 1996. A tale of two species: speculation on the introduction of *Pachycereus pringlei* in the Sierra Libre, Sonora, Mexico by *Homo sapiens*. *Desert Plants* 12: 23–32.

SUPPLEMENTARY INFORMATION

FIG. S1. Actual phenology (solid line, based on a sample of 86 individuals) and six phenological curves (dotted and dashed lines) resulting from the random sampling of 20 individuals from the total population in the South site. Note that the main peak consistently appears in the same place in all simulations, but in some cases spurious secondary peaks emerge.

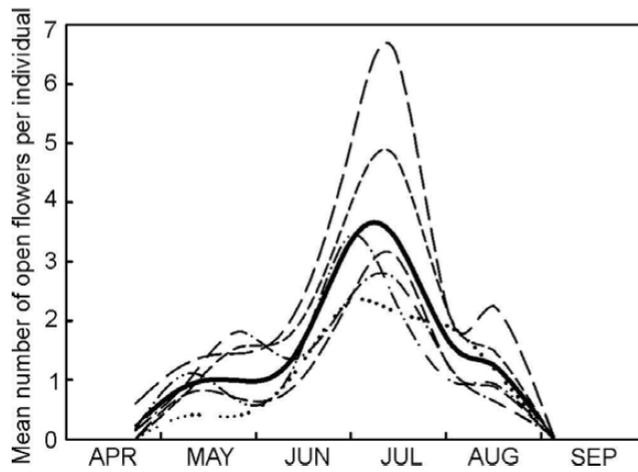
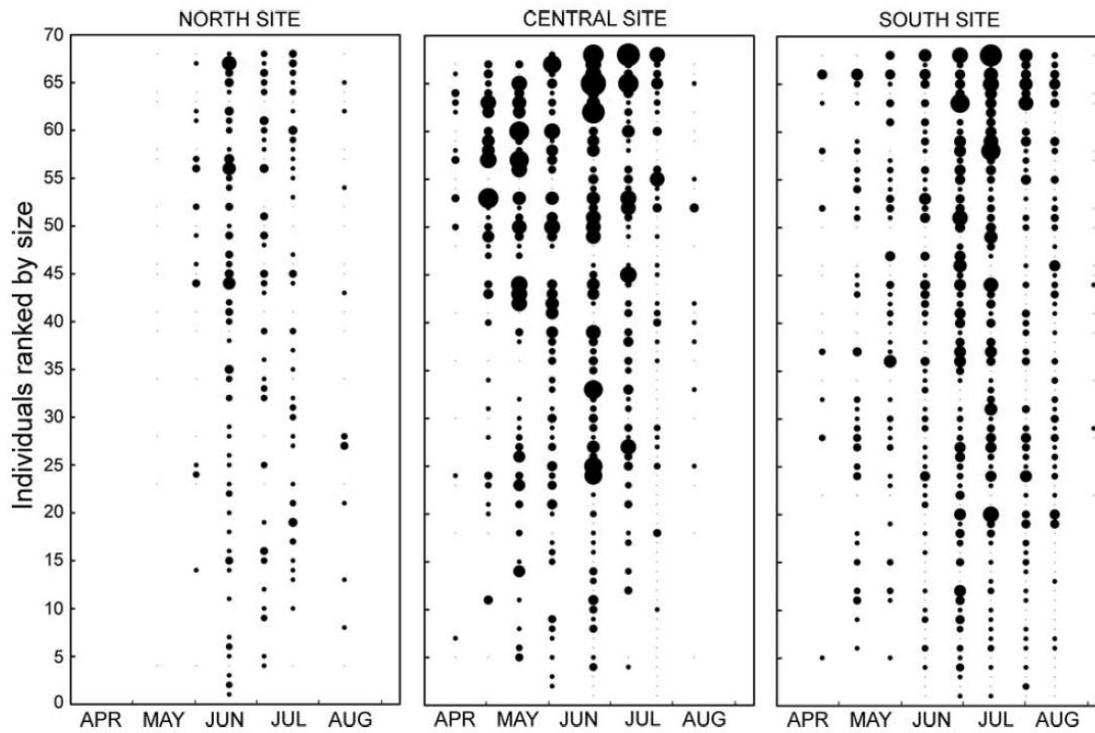


FIG. S2. Individual phenologies of 68 randomly drawn individuals from each of the three populations studied of *S. thurberi* during the 2004 season. The size of each dot is proportional to the number of open flowers. Plants are arranged in ascending order of size along the y-axis.



CAPÍTULO 4



**VARIACIÓN GEOGRÁFICA EN EL ÉXITO REPRODUCTIVO DE
STENOCEREUS THURBERI (CACTACEAE) EN EL DESIERTO
SONORENSE: EFECTOS DEL TIEMPO DE POLINIZACIÓN Y DEL GREMIO
DE POLINIZADORES**

Resumen

Se ha propuesto que las especies de cactáceas columnares de las áreas tropicales secas dependen de los murciélagos para su reproducción, mientras que las especies de las áreas secas subtropicales son polinizadas además por otros tipos de polinizadores. Para probar esta hipótesis, examinamos el efecto del gremio de polinizadores y la variación en tiempo y espacio en el éxito reproductivo de una especie ampliamente distribuida. Los cambios en el *fruit set*, *seed set*, y la actividad de los polinizadores a través del tiempo en el éxito reproductivo se obtuvieron en tres poblaciones separadas ampliamente de *Stenocereus thurberi*. El sistema reproductivo y las fuentes de limitación de polinizadores fueron determinadas a través de exclusiones controladas de polinización en cada población. Se encontraron diferencias significativas en el tiempo de actividad y en la eficiencia de los polinizadores entre sitios. En la población norteña y central, el éxito reproductivo depende de los murciélagos, mientras que en la población sureña una combinación de polinizadores fue más efectiva. No se observaron diferencias entre los tratamientos abiertos y polinizaciones cruzadas hechas manualmente en las poblaciones norte y central, lo que sugiere que no hay limitación de polen. Sin embargo, se detectaron diferencias significativas en la población sureña, lo cual indica diferencias temporales en la abundancia de los polinizadores y su tiempo de arribo. La variación local en el ensamblaje y el éxito reproductivo puede afectar enormemente la evolución de los sistemas de polinización. El patrón de polinización generalizado en la población sureña y especializado en las poblaciones norteña y central contradice la hipótesis de variación latitudinal. En ausencia de polinizadores nocturnos, el néctar acumulado puede sostener la visita de los polinizadores diurnos, una estrategia de *bet hedging* que incrementa la oportunidad de *fruit set* en algunas poblaciones.

Palabras claves: *bet-hedging*, Desierto Sonorense, especialista, *fruit set*, generalista, limitación de polen, murciélagos, *seed set*, variación espacial, variación temporal

3.1. Manuscrito: “Geographic variation in reproductive success of *Stenocereus thurberi* (Cactaceae): effects of pollination timing and pollinator guild”. *American Journal of Botany* (2010) 97(12): 2020-2030

**GEOGRAPHIC VARIATION IN REPRODUCTIVE SUCCESS OF
STENOCEREUS THURBERI (CACTACEAE): EFFECTS OF
POLLINATION TIMING AND POLLINATOR GUILD¹**

ENRIQUENA BUSTAMANTE², ALEJANDRO CASAS³, AND ALBERTO BÚRQUEZ^{2,4}

²Departamento de Ecología de la Biodiversidad, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 1354, Hermosillo, Sonora C.P. 83000 México; and ³Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 27–3 (Xangari), Morelia, Michoacán 58089, México.

- **Premise of the study:** It has been proposed that species of columnar cacti from dry tropical areas depend on bats for their reproduction, whereas species from dry subtropical areas are also pollinated by other species. To test this hypothesis, we examined the effects of pollinator guild and of variation in time and space on the reproductive success of a widespread species.
- **Methods:** Changes in fruit set, seed set, and pollinator activity through time were recorded in three widely separated populations of *Stenocereus thurberi*. Breeding system and sources of pollination limitation were determined by controlled pollinator exclusions in each population.
- **Key results:** Significant differences were found in the timing of activity and in the effectiveness of pollinators among sites. In the northern and central populations, reproductive success depends on bats, whereas in the southern population a combination of pollinators was more effective. No difference between open and hand cross-pollination treatments was found in the northern and central populations, which suggests no pollen limitation. However, significant differences were detected in the southern population, which indicates temporal differences in pollinator abundance or arrival time.
- **Conclusions:** Local variation in pollinator assemblages and reproductive success could greatly affect the evolution of pollination systems. The pattern of generalist pollination in the southernmost populations and specialized pollination in the central and northern populations contradicts the hypothesis of latitudinal variation. In the absence of nocturnal pollinators, the accumulated nectar can sustain visits by diurnal pollinators, a bet-hedging strategy that increases the chances of fruit set in some populations.

Key words: bats; bet-hedging; fruit set; generalist; pollen limitation; seed set; Sonoran Desert; spatial variation; specialist; temporal variation.

Plant reproductive success depends on the timing of flowering and fruit production, and fecundity can vary considerably within the same reproductive season and among years (Pettersson, 1991; Fishbein and Venable, 1996; O'Neil, 1999; Bustamante and Búrquez, 2008). The causes of variation in plant reproductive success (measured as number of fruits and/or seeds) have been attributed to intrinsic and/or extrinsic factors. The most common intrinsic factor is related to the availability of resources for reproduction. When resources are limited, there is a reduction in fecundity even when adequate pollination takes place (Harper, 1977; Stephenson, 1980). Extrinsic factors that can limit fruit production are those related to pollen availability, as a result of pollen and/or pollinator availability. For instance, the amount of effective pollen can be influenced by weather damaging floral structures, by flower predation, or by low plant den-

sities leading to Allee effects (Ashman et al., 2004), whereas pollen mobility is related to the abundance of suitable pollinators or their “quality” in pollen transfer (Stephenson, 1981; Muchhala, 2003; Muchhala et al., 2009). In addition, the presence of coflowering species could result in pollinator competition and reduced pollination success (Gross and Werner, 1983; Campbell, 1985). A low seed set is often associated with limitations in pollinator number, inefficient pollen transport, or incompatibility related to the genetic structure of the population (Stephenson, 1981; Waser and Price, 1990; Johnston, 1991; Dieringer, 1992; Campbell and Halama, 1993; Johnson and Bond, 1997; Parra-Tabla and Bullock, 1998; Steffan-Dewenter and Tschardtke, 1999; Goodwillie, 2001; Griffin and Barret, 2002; Holland and Chamberlain, 2007; Harder and Aizen, 2010). Low seed production can also be caused by the activity of herbivores such as beetles and pollen-feeding thrips (Kirk, 1984; Byers, 1995; Steffan-Dewenter and Tschardtke, 1999). Other factors—such as habitat fragmentation (Steffan-Dewenter and Tschardtke, 1999; García et al., 2000; Severns, 2003), low population density (Ågren, 1996; Kunin, 1997), and genetic factors associated with the effective population size, such as inbreeding depression (Wiens et al., 1987; Charlesworth, 1989a, b; García et al., 2000; Huang and Guo, 2002)—may also cause reductions in seed production.

Several studies have reported that most columnar cacti are self-incompatible (Fleming et al., 1996; Valiente-Banuet et al., 1996, 1997a, b; Nassar et al., 1997; Casas et al., 1999; Sahley, 2001; Dar et al., 2006; Munguía-Rosas et al., 2010; Ortega-Baes

¹ Manuscript received 19 February 2010; revision accepted 11 October 2010.

The authors thank the Mayo community of Masiaca, Club de Caza El Venadito, and Patronato del Centro de Investigaciones Pecuarias del Estado de Sonora for permission to work on their land. We also thank V. Tajia, D. Yetman, R. Dávila, C. Orozco, R. León, and E. Hinojosa for their help in field work. Posgrado en Ciencias Biológicas and Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, provided institutional support. This research was supported by project C01-0580, SEMARNAT-CONACYT, and by CONACYT (158210) and DGEP-UNAM doctoral scholarships to E.B.

⁴ Author for correspondence (e-mail: montijo@unam.mx)

doi:10.3732/ajb.1000071

et al., 2010) and strongly depend on their pollinators for fruit production. Valiente-Banuet et al. (1996, 1997a) proposed that the pollination system of chiropterophilous columnar cacti in Mexico show latitudinal geographic differentiation. These authors suggested that in the tropical deserts of central Mexico, columnar cacti depend almost exclusively on nectar-feeding bats for their reproduction (specialized pollination system; Valiente-Banuet et al., 1996), whereas in the subtropical Sonoran Desert, columnar cacti show generalized pollination systems that involve both nocturnal (bats) and diurnal pollinators (birds and bees; see Fleming et al., 2001). According to Valiente-Banuet et al. (1996), this geographic pattern is probably related to the greater year-to-year variation in abundance of the nectar-feeding bat *Leptonycteris curasoae* in dry subtropical regions.

Our study focused on the following questions. (1) What is the relative importance of bats, birds, and insects as pollinators of *S. thurberi* in different localities? (2) How does temporal and spatial variation in the pollinator guild affect the reproductive success of *S. thurberi*? And (3) how do fruit set and seed set vary in relation to flowering time?

To answer these questions, we studied pollinator composition, their visitation rates, and pollen limitation in three populations of the organ pipe cactus *Stenocereus thurberi* (Engelm.) Buxb. located in the northern, central, and southern range of the species. Previous studies of the reproductive biology of *S. thurberi* reported it as a generalist pollination system (Fleming et al., 2001), but this conclusion has not been examined in a broad geographic context. If the trend from specialized to generalized pollination from tropical to subtropical areas is widespread, the northern populations should show a more generalized pollination system (more diverse pollinators, less nectar reward, flowers closing later) than the more tropical southern populations. If *S. thurberi* is a strict outcrosser and pollinator visitations are less predictable in the northern populations, pollen limitation should be more apparent in these populations than in southern populations.

MATERIALS AND METHODS

Species and study sites—*Stenocereus thurberi* is a columnar cactus endemic to the Sonoran Desert, 3–8 m high, with numerous vertical stems arising from the ground or from a short trunk. It produces hermaphroditic flowers that open at dusk, lasting a single night and showing features associated with bat pollination, even though hummingbirds have been reported as the main pollinators in some sites (Fleming et al., 1996, 2001). Fruits mature throughout the summer. Bats, humans, and other mammals consume them; all are probably good dispersal agents (Fleming and Sosa, 1994; Yetman and Búrquez, 1996). The species' distribution is restricted to the Pacific slope of northwestern México, ranging from northern Sinaloa and western Chihuahua to southwestern Arizona (Fig. 1). It is also common throughout the Baja California peninsula and the Gulf of California islands (Turner et al., 1995). As happens with many Sonoran Desert species, *S. thurberi* occurs mainly at low elevations in the south, but core populations typically occur at higher altitude in central and northwestern Sonora. Turner et al. (1995, p. 4) explained this pattern as closely associated with the summer rainfall distribution and the narrower desert arid zone in lower latitudes that confine Sonoran Desert species in southern localities to sites closer to the coast.

We studied the reproductive biology of *S. thurberi* during 2003 and 2004 in three populations spanning a range of about 800 km and five degrees of latitude in Sonora, Mexico, referred to hereafter as the north site (NS; 31°48'17"N, 112°51'56"W, 550 m altitude), central site (CS; 29°34'06"N, 111°05'29"W, 525 m), and south site (SS; 26°38'12"N, 109°18'39"W, 60 m; Fig. 1). The NS lies at the western edge of the crassicaulescent desert of the Arizona Upland subdivision of the Sonoran Desert (Shreve, 1951). The mean annual precipitation and temperature are 202 mm and 21.4°C, respectively. The vegetation in the CS is an arbosuffrutescent community typical of the Sonoran Desert subdi-

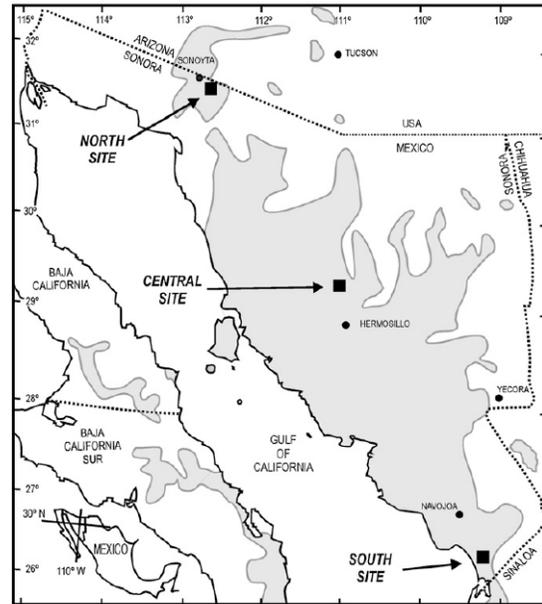


Fig. 1. Geographic distribution of *Stenocereus thurberi* (modified from Turner et al., 1995) showing the location of the three study sites (solid squares).

vision Plains of Sonora. The mean annual precipitation and temperature are 348 mm and 22.1°C, respectively. The vegetation in the SS is a coastal thornscrub (Búrquez et al., 1999) with denser and taller vegetation than any of the Sonoran Desert sites. The mean annual precipitation is 419 mm, and the mean annual temperature is 24.8°C. The populations studied were deliberately chosen at the latitudinal limits of the distributional range of the species to analyze reproductive features among populations in contrasting environments, particularly regarding composition and relative abundance of pollinators. Timing and intensity of flowering in these populations of *S. thurberi* differ significantly (Bustamante and Búrquez, 2008). Flowering duration was 2 months in the NS and more than 4 months in the SS, and the average number of flowers produced per reproductive individual per day was less than one flower in the NS, and more than two flowers in both the CS and the SS (Bustamante and Búrquez, 2008).

Flower morphology—Differences in floral traits were measured by assessing variation among populations, and among individuals in a given population, by applying a nested analysis of variance (ANOVA). In each site, 3–5 flowers from 10–11 individuals were collected and the following morphological characters were measured with calipers: external and internal flower length, width and color of the outermost perianth segment (petal-like tepals), style length, number of stigma lobes, longest stamen length, distance between stigma and anthers (herkogamy), and width and length of nectar chamber and ovary (Fig. 2).

Floral rewards and anthesis—During the flowering peak of the 2004 reproductive season, one flower bud on each of at least 16 plants was randomly chosen and bagged before anthesis with tulle netting (exclusion bags c. 250- μ m mesh). After anthesis started, nectar of each flower was extracted and measured every 2 h until closure and the bags were replaced to prevent access to flower visitors. The amount of nectar and its sugar concentration (expressed as g sucrose per 100 g solution) were measured using 1-mL syringes and a handheld refractometer (Bellingham and Stanley, Tunbridge Wells, UK).

Floral visitors—To determine nocturnal and diurnal pollinator visitation rates, 2–27 flowers per census were observed continuously from opening to closure. Diurnal visitors were counted by direct observation with binoculars

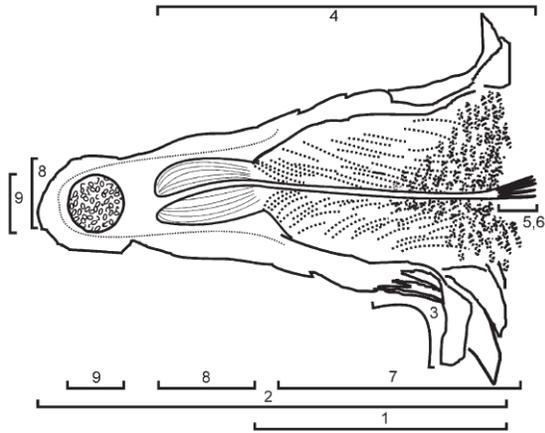


Fig. 2. Flower of *Stenocereus thurberi* and basic measurements realized on each flower: (1) internal length, (2) total length, (3) outer tepal length, (4) style length, (5) number of stigma lobes, (6) stigma lobe length, (7) longest stamen length, (8) width and length of nectar chamber, and (9) width and length of ovary.

from a distance unlikely to alter their behavior (c. 15 m), whereas nocturnal visitors were recorded continuously with a night-vision digital video camera (Sony, model DCR-DVD408). Counts of visitors were later analyzed in the laboratory. Videotaping began before anthesis (c. 2000 hours) and continued until just before sunrise (c. 0430 hours). Diurnal observations started at 0430 hours and ended when all flowers closed. The time of arrival, duration, and identity of each visitor were noted. For each census, the rate of visits per flower attributed to each visitor type for each time interval was determined.

Breeding system and pollination limitation—Breeding system was assessed by using exclusion bags on flower buds that were ready to open, to prevent pollen transfer by pollinators. Once the flowers opened, the following treatments were performed (during two seasons, 2003 and 2004) in all sites: (1) nonmanipulated self-pollination; (2) autogamy, by transferring pollen to the stigma of the same flower; (3) hand cross-pollination, by transferring pollen from at least four individuals to the stigma until its surface was well covered with pollen; and (4) open pollination, where the flowers were left unbagged. Pollen donor plants were bagged before anthesis to avoid pollen contamination. For both the autogamy and cross-pollination treatments, the exclusion bags were replaced once the treatments had been carried out and were removed when the flowers closed. Pollination treatments were applied two or more times during the flowering season in each site and year. To avoid pseudoreplication,

10–43 flowers were used for each treatment, each flower from a different plant. Fruit set (fruit : flower ratio) was determined for each pollination treatment. To minimize losses caused by the weather, pathogens, or predators, fruits were collected shortly before ripening. Later, the seeds were washed using a 1-mm sieve that precluded any seed loss. Seeds were allowed to dry at room temperature for 48 h and the total seed mass was weighed. Also, a sample of 100 randomly selected seeds was weighed. These two values were used to extrapolate the total number of seeds per fruit. The number of ovules per flower was counted on 15–20 ovaries from different plants on each site on the same sampling dates as the breeding-system treatments. Seed set (seed : ovule ratio) was estimated using the average number of ovules produced per flower for each date.

Pollinator exclusion experiments—Pollinator exclusion experiments were conducted to assess the relative importance of diurnal and nocturnal flower visitors and the combined effects of both kinds of visitors on fruit and seed set. Experiments were conducted several times between May and August 2003 and 2004 in all three sites. We analyzed the effects of diurnal and nocturnal visitors on fruit and seed set by bagging flowers throughout the night until sunrise (nocturnal-visitor exclusion) and from sunrise to flower closing (diurnal-visitor exclusion). The combined effects of diurnal plus nocturnal visitors were measured on a set of nonmanipulated flowers (open-pollinated controls). We used one flower from each of 10 to 32 individuals for each treatment.

Statistical analyses—Differences in floral traits among and within populations were analyzed by nested ANOVAs. Post hoc comparisons among means were performed with a Student-Newman-Keuls test. We also used ANOVAs to analyze differences in number of seeds per fruit and seed set among treatments in each population and date. Chi-square tests were performed to determine whether there were differences between fruit set from open- and cross-pollinations treatments, and also among the treatments of pollinator exclusion. All statistical analyses were performed using SPSS 13.0 (SPSS, Chicago, Illinois, USA).

RESULTS

Floral characteristics—Flowers of *S. thurberi* are hermaphroditic and funnel-shaped. Externally, the floral tubes are greenish (but purple in some individuals). The petaloid tepals are white to cream (pinkish in some flowers). There was large phenotypic variation in flower traits among individuals and sites (Table 1). Significant differences among individuals (nested within sites) were found for all the studied variables except stigma length. The flowers at CS were significantly larger than in the other sites, having larger flowers, styles, ovaries, and nectar chambers (Table 1). Mean stamen, stigma, petaloid tepal length, and distance between the longest stamen and stigma (herkogamy) were not significantly different among sites. In all sites, the pistil had a single long central style with a multilobed

TABLE 1. Variation in floral traits within and among three populations of *Stenocereus thurberi* in NW Mexico. The data show the mean \pm SE. *F* values are from a nested ANOVA testing differences in mean values of individuals within sites and among sites. Three to five flowers were measured on each individual (*n* = number of individuals).

	North site (<i>n</i> = 10)	Central site (<i>n</i> = 10)	South site (<i>n</i> = 11)	<i>F</i> (among sites)	<i>F</i> (among individuals)
Total length (cm)	6.73 \pm 0.08a	7.56 \pm 0.10b	6.67 \pm 0.08a	9.80**	6.37**
Internal length (cm)	4.80 \pm 0.06a	5.66 \pm 0.06b	5.05 \pm 0.06c	10.34**	5.79**
Tepal length (cm)	1.80 \pm 0.03a	1.77 \pm 0.03a	1.76 \pm 0.03a	0.13 NS	3.67**
Style length (cm)	4.49 \pm 0.06a	5.15 \pm 0.06b	4.48 \pm 0.06a	5.91*	7.95**
Stigma length (cm)	0.93 \pm 0.11a	1.09 \pm 0.10a	0.85 \pm 0.11a	1.24 NS	1.07 NS
Number of stigma lobes	12.66 \pm 0.22a	12.26 \pm 0.23a	11.58 \pm 0.21b	5.85*	6.35*
Stamen length (cm)	3.42 \pm 0.04a	3.68 \pm 0.04a	3.29 \pm 0.04a	2.32NS	13.08**
Herkogamy (cm)	0.44 \pm 0.13a	0.87 \pm 0.12a	0.62 \pm 0.13a	1.57NS	1.85NS
Nectar chamber (cm ³)	1.06 \pm 0.03a	1.32 \pm 0.03b	1.059 \pm 0.03a	5.44**	4.63**
Ovary volume (cm ³)	0.54 \pm 0.02a	0.55 \pm 0.02a	0.41 \pm 0.02b	2.80*	8.96**

Notes: Herkogamy expressed as the distance between stigma and stamen. *P* < 0.001**, *P* < 0.005*, NS = not significant differences. Different letters next to each value indicate statistical differences among sites using a Student-Newman-Keuls post hoc test.

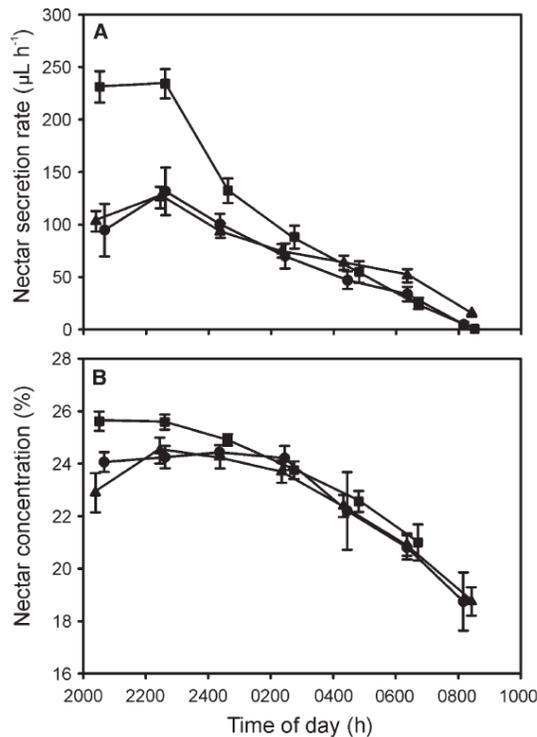


Fig. 3. (A) Mean nectar secretion rate ($\mu\text{L h}^{-1}$) and (B) mean percent nectar sugar concentration (mass/total mass) of flowers of *Stenocereus thurberi* during the peak of flowering in the north site (circles), central site (squares), and south site (triangles). The bars on each symbol indicate SE.

stigma (8–16 lobes) surrounded by numerous stamens arising from the base and sides of the floral tube. Flowers in the SS had significantly fewer stigma lobes than flowers in the other sites, but the mean length of lobes was similar in all three sites (0.85–1.09 cm).

Reward availability—Flowers initiated anthesis between 2030 and 2200 hours (solar time), and all flowers were open between 2200 and 0100 hours. Flowers were receptive, and pollen was readily available after opening. Flowers remained open all night and started closing at sunrise. Interpolation from the flower-opening curves showed that 50% of the flower closures occurred shortly after dawn in the NS (at 0624 hours; <10 h after opening), later in the CS (0804 hours), and much later in the SS (0832 hours).

During the flowering peak, nectar secretion rates were highest at the beginning of anthesis (Fig. 3), when the average nectar secretion rate was about $234 \mu\text{L h}^{-1}$ flower $^{-1}$ in the CS, 132 in the NS, and 126 in the SS (1.8 and 1.9 times higher in the CS than in the NS and the SS, respectively). These values remained constant until 2200 hours and gradually decreased until flowers closed the next day when nectar secretion stopped (Fig. 3). A very similar pattern was observed for nectar concentration (Fig. 3).

Flower visitors—Flower visitors comprised a diverse assemblage of nocturnal and diurnal animal species. The lowest visitor richness was found in the NS (5 species) and the highest in the SS (16 species) (Table 2).

Nocturnal visitors—At all sites, direct observation and the analysis of video records and photographs indicated that only one species of nectar-feeding bat was present (*Leptonycteris curasoae* Miller). Bats carried pollen on their faces and always contacted the stigmas when visiting flowers. They were the most important pollinators in the NS and the CS during the entire flowering season, whereas in the SS they were scarce or even absent on some dates (Fig. 4). Hawkmoths were observed at all sites, but in the SS we found a higher species diversity for this group (Table 2). At this site, visits by hawkmoths lasted more than 10 s per flower, and more than 20 visits per flower per hour were observed by mid-August (Fig. 4). Pyralid moths were also observed with less frequency at the CS and SS, but never in the NS. At all sites, small nocturnal beetles (Coleoptera: Staphylinidae) were observed inside the flowers; on some dates, these beetles were very abundant. Little is known about their effects on the reproduction of this cactus, but it is likely that they mainly act as pollen predators.

Diurnal visitors—At all sites, honey bees were common visitors from just before sunrise until flower closure. Although contacting the anthers and having their bodies covered with pollen, bees did not generally touch the stigmas. Perching birds were never observed visiting flowers in the NS and CS. Contrastingly, in the SS these birds were common visitors of *S. thurberi* flowers at the beginning of the flowering season. Direct observations with binoculars confirmed that all bird species contacted the stigmas and transferred pollen on their heads. With the arrival of migrating hummingbirds in late May, perching birds became less prominent flower visitors. By mid-June the broad-billed hummingbird (*Cyananthus latirostris*) became the most abundant diurnal visitor (Fig. 4). With less frequency, another hummingbird species (*Calypte costae*) was recorded visiting the flowers. In the CS, visits of hummingbirds (mainly *Cyananthus latirostris*) to flowers were frequent. In the NS, not a single hummingbird was ever seen visiting *S. thurberi* flowers. Bats were by far the most common visitors in the NS and CS, whereas hummingbirds and hawkmoths were clearly more numerous in the SS (Fig. 4).

Breeding system—*Stenocereus thurberi* is a strict xenogamous species. The fruit set of the self-pollination and autogamy treatments did not produce any fruit, whereas cross-pollinated flowers consistently produced high fruit set and seed set, as explained below. This pattern is prevalent in all sites and at all sampling dates.

Resource- vs. pollen-limited fruit set and seed set—In general, during the 2003 and 2004 seasons, fruit set did not differ between open (observed) and hand cross-pollination treatments (expected) in the NS and CS, which suggests that fruit set at these sites is neither pollen- nor pollinator-limited and that any reduction in fruit set is probably attributable to resource limitation. Pollen limitation was more evident in the SS, particularly at the beginning of the flowering season ($\chi^2 = 9.72$, $P < 0.0025$) and during the flowering peak ($\chi^2 = 23.33$, $P < 0.001$), when highly significant differences between treatments were detected in both years (Fig. 5).

TABLE 2. Relative abundance of floral visitors based on an ordinal scale (0 = absent, 1 = rare, 2 = common, 3 = abundant) of all recorded diurnal and nocturnal floral visitors in three populations of *Stenocereus thurberi* of northwestern Mexico. (A) Hawkmoths (Sphingidae). (B) Moths (Pyralidae). (C) Bats (Phyllostomidae). (D) Beetles (Coleoptera). (E) Bees (Apidae). (F) Hummingbirds (Trochilidae). (G) Perching birds (Passeriformes).

Site	Nocturnal							Diurnal								
	A	B	C	D	E	F	G	A	B	C	D	E	F	G		
	<i>Agrius cingulata</i>	<i>Eriopyga ello</i>	<i>Hyles lineata</i>	<i>Sphinx istar</i>	<i>Manduca spp.</i>	<i>Uriga virescens</i>	<i>Leptonycteris curasoae</i>	Staphylinidae	<i>Apis mellifera</i>	<i>Amazilia violiceps</i>	<i>Calypte costae</i>	<i>Cyananthus latirostris</i>	<i>Campylorhynchus brunneicapillus</i>	<i>Cardinalis cardinalis</i>	<i>Melanerpes uropygialis</i>	<i>Toxostoma curvirostre</i>
North	0	0	2	0	0	2	3	3	3	0	0	0	0	0	0	0
Central	0	0	3	0	0	2	3	3	3	0	2	3	0	0	0	0
South	1	1	3	1	1	1	2	3	3	1	2	3	1	1	2	2

Hand cross-pollinations yielded the highest fruit set in all sites during the flowering seasons of both years. There were strong differences in fruit set among populations and within populations among dates. In the SS, hand cross-pollinations always produced more than 70% fruit set, whereas fruit set tended to decrease as the season progressed in the NS and CS, which indicates the possibility of resource limitation in developing fertilized fruits (Fig. 5). The same pattern was found for seed set (Table 3). There was no significant difference between the NS and CS at any time in seed set in open and hand cross-pollinations, whereas in the SS during the 2 yr of the study, seed set of the open treatment was always significantly lower than the potential maximum of manual cross-pollination, suggesting the occurrence of pollen limitation (Table 3).

Contribution from diurnal and nocturnal pollinators to reproductive success—Reproductive patterns were mainly driven by nocturnal pollination in the NS and CS, whereas diurnal pollination was responsible for an important fraction of the fruit set in the SS. In any sampling date, flowers exposed only to nocturnal pollinators (mainly *Leptonycteris curasoae*) in the CS and NS were as good in setting fruits as those of open pollination and/or hand cross-pollination treatments (for any date, $\chi^2 \leq 3.35$ [nonsignificant] and $\chi^2 \leq 1.41$ [nonsignificant], respectively). Contrastingly, flowers exposed only to diurnal pollinators produced significantly fewer fruits than hand cross-pollinated flowers (for any date, $\chi^2 \geq 6.40$, $P < 0.025$; Fig. 5). In the NS and CS populations, diurnal pollinators added little, if anything, to the overall fruit set. However, fruit set varied greatly over the two study years. Nocturnal visitors contributed 37–70% and 64–95% to the pollination of flowers in the NS and CS, respectively, whereas the diurnal visitors contributed only 0–45% of the fruit set on different sampling dates (Fig. 5). In the SS, most of the time, fruit set from diurnal pollinators was significantly higher than fruit set from nocturnal pollinators (for all dates, except the last measurement for both years: $\chi^2 \geq 4.70$, $P < 0.05$; Fig. 5). However, at the end of the reproductive season, when hawkmoths were particularly abundant (see Fig. 4), the contribution of diurnal pollinators to fruit set was lower than the open-pollination treatments ($\chi^2 \geq 4.78$, $P < 0.05$).

Variation in seed set throughout the reproductive season reflected the pollinator guild's efficiency. It showed that in the SS the seed set of diurnal and nocturnal pollination treatments varied

little during the flowering season of 2003. At this site, there was no significant difference in seed set between the nocturnal and diurnal pollinator guilds. In the reproductive season of 2004, we observed a similar pattern until the end of the season (Table 3), when seed set from nocturnal pollination was much higher (i.e., the hawkmoths proved to be much more efficient in transferring pollen than diurnal visitors). Compared with that at the other sites, the seed set achieved by diurnal and nocturnal pollinators was low. For instance, in the SS the seed set produced by any pollinator guild was usually less than 0.1, whereas at the other sites these were usually greater than 0.2 (Table 3). In the NS and CS, flowers pollinated by nocturnal visitors always produced a higher seed set than flowers pollinated by diurnal visitors.

DISCUSSION

Pollination system—*Stenocereus thurberi* is a strictly xenogamous cactus species. Therefore, the temporal synchronization of its flowering with the activity of its primary pollinators is crucial for reproductive success. Flower shape and color, nectar secretion, and anthesis timing are all features consistent with a bat-pollination syndrome. However, the significant differences in flower morphology among populations suggest some degree of population differentiation. Compared with the other sites, the CS has larger flowers offering larger nectar rewards and producing larger ovaries, pointing to an even stricter bat-flower interaction in this site. Also, in close agreement with bat pollination, flowers are exposed to nocturnal pollinators for more than 8 h and have closing times that limit the visits by diurnal pollinators by exposing most of the flowers for less than 3 h after dawn (although some may remain open until midday). Our study identified a diverse assemblage of animal species visiting and pollinating flowers of *S. thurberi*, supporting on a broad scale the hypothesis by Valiente-Banuet et al. (1996) that pollination of columnar cacti in subtropical regions of Mexico depend on generalized and opportunistic flower visitors, which is supported by the analysis of Munguía-Rosas et al. (2009).

Our data show a high variation in reproductive features among populations and years, as well as between sampling dates in a flowering season. Most studies of phenology and reproductive biology in columnar cacti have focused on only one year of observation and/or only one population to measure

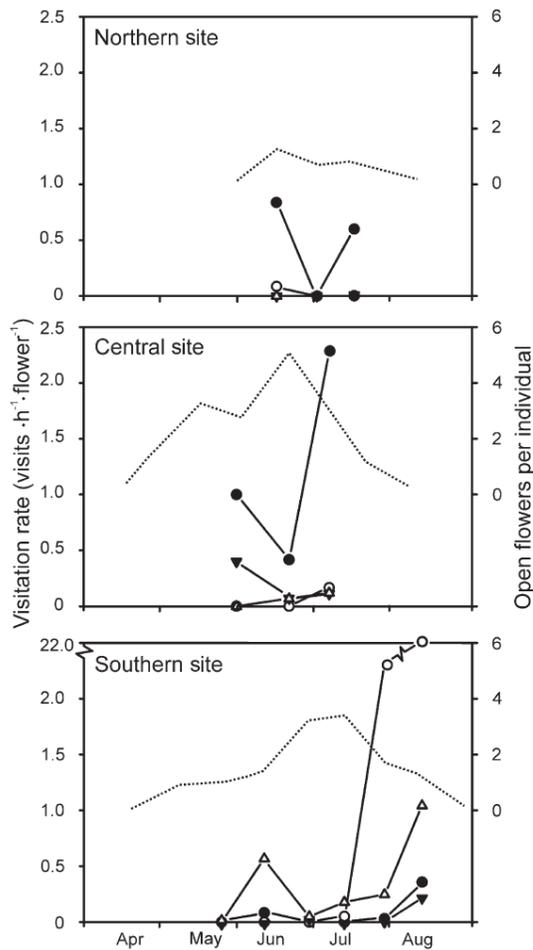


Fig. 4. Visitation rate sorted by pollinator type in three populations of *Stenocereus thurberi* in NW Mexico. Solid circles: bats; open circles: hawkmoths; solid triangles: moths; open triangles: hummingbirds. As a reference, the flowering phenology of *S. thurberi* in each site is indicated by the dotted line (secondary y-axis).

reproductive success (Lomeli-Mijes and Pimienta-Barrios, 1993; Nassar et al., 1997; Valiente-Banuet et al., 1997b; Casas et al., 1999; Ruíz et al., 2000; Cruz and Casas, 2002; Otero-Arnaiz et al., 2003; Dar et al., 2006). Other studies, even if they found variation among years (see Sahley, 1996; Fleming et al., 2001; Ortega-Baés et al., 2010), offer limited observations at specific moments throughout the reproductive season. These observations, although highly valuable, do not reflect the high variation between years and dates within a single population as found by Pettersson (1991) in *Silene vulgaris* and by Fishbein and Venable (1996) in *Asclepias tuberosa*.

Relative effectiveness of diurnal and nocturnal pollinators—Some studies have shown that the pollinator assemblage

of a particular plant species may vary both spatially and temporally (Herrera, 1988; Eckhart, 1992; Fenster and Dudash, 2001; Young, 2002). Our results demonstrate that the effectiveness of diurnal and nocturnal pollinators also varies over time and space. Even when pollinators comprised a varied assemblage, when we studied *S. thurberi* at the population level, bats were the more important pollinators in the northern and central populations (significantly higher fruit and seed set compared with the effects of diurnal pollinators), whereas the southern population displayed a generalized pollination system—disproving, at least for this case, the hypothesized north–south trend of specialist pollination. The high number of visiting hawkmoths in the SS at the end of the flowering season is remarkable; this is probably a transient phenomenon, a product of the emergence of adults after a highly prolific recruitment (e.g., Felger, 2000, p. 306; Alarcón et al., 2008). These events are of paramount importance to setting fruits when other pollinators are scarce or absent. For this site, the presence of hawkmoths raises fruit set to the maximum possible and highlights the flexibility of the opportunistic pollination system of the organ pipe cactus. At the species level, *S. thurberi* has a generalized pollination system, but it is variable and locally specialized at the population level. This phenomenon was described by Li and Huang (2009) for the Asian sacred lotus (*Nelumbo nucifera*), the contemporary pollinators of which do not reflect the assumed coevolved pollination syndrome. On this subject, Aigner (2001, 2006) provided insight on the prevalence of specialized pollination systems where many different pollinators effect pollination without changing the coevolved ancestral phenotype.

The spatial and temporal variation in the pollinators that contribute to the reproductive success of *S. thurberi* potentially limits the degree of specialization in the interaction. Although the flowers of *S. thurberi* exhibit a chiropterophilous pollination syndrome, diurnal pollinators proved to be the more effective pollinators in the SS, though mainly because bats were not present during most of the flowering season. This phenomenon was also documented for a coastal population of organ pipe cactus by Fleming et al. (2001), who observed that diurnal pollination was prevalent in *S. thurberi*. They explained the dominant role of diurnal visitors by the likely competitive interactions with another coflowering columnar cactus (*Pachycereus pringlei* (Engelm.) (Britton and Rose) that in the same sites is mainly pollinated by bats. In the SS, no other chiropterophilous species was blooming at the same time, which rules out the competition hypothesis. The low reproductive success that nocturnal visitors (mainly bats and hawkmoths) achieve in the SS is probably related to the scarcity of visitors at certain dates (temporal variation in their arrival probably related to complex migratory routes, as explained below) and/or their low population numbers compared with the availability of open flowers (the SS is an extensive cactus forest, whereas the CS and NS are composed of dense but local stands). The abundance of *Leptonycteris curasoae* in the CS population as early as the end of May and its complete absence on these dates in the SS population indicates that the spring migratory route of these bats is far more complex than a simple south–north movement (Rojas-Martínez et al., 1999; Morales-Garza et al., 2007). Overall, nocturnally pollinated flowers set proportionally more fruits than diurnally pollinated flowers (and each ovule in the former had a greater chance to become a seed), had a higher nocturnal visitation rate (pollinator “quantity”), and had greater nocturnal effectiveness in transferring viable pollen (pollinator “quality”; sensu Muchhala et al. 2009). The lower seed set caused by

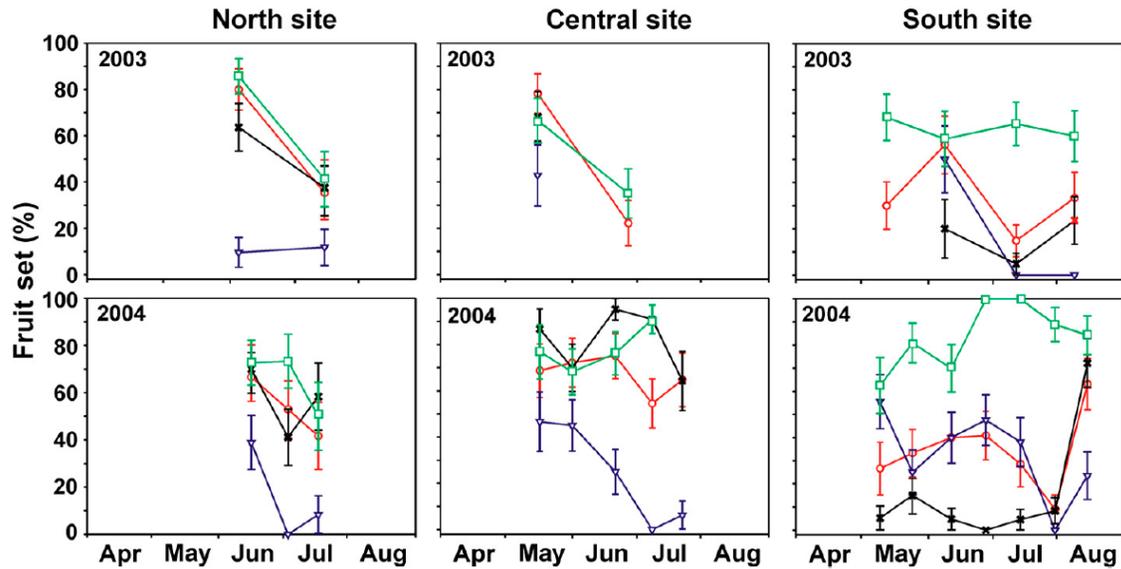


Fig. 5. Temporal variation in the proportion (\pm SE) of fruits produced by open pollination (red circles), hand cross-pollination (green squares), and by the exclusive activity of nocturnal (black crosses) and diurnal pollinators (blue triangles) in three populations of *Stenocereus thurberi* during the 2003 and 2004 seasons.

diurnal pollinators could be related to a lower quantity or quality of pollen deposited. It could also be related to the late timing of pollination—several hours after flower opening—that decreases pollen tube growth and may limit fertilization of some ovules.

Diurnal and nocturnal pollination in a wide geographic context—The only observed bat species, *L. curasoae*, has been

described as an annual spring migrant from southern Mexico to the southwestern United States (Hayward and Cockrum, 1971; Arita, 1991; Cockrum, 1991; Cockrum and Petryszyn, 1991; Wilkinson and Fleming, 1996; Stoner et al., 2003). As pointed out by Cockrum (1991) and many subsequent authors, migrating bats follow the flowering and fruiting of columnar cacti and the flowering of bat-pollinated Bombacaceae and Agavaceae.

TABLE 3. Seed set from open, cross, diurnal, and nocturnal pollination treatments during 2 years in three populations of *Stenocereus thurberi* of northwestern Mexico (means \pm SE; sample size in parentheses).

Site	Year	Date	Open	Cross	Diurnal	Nocturnal
North	2003	1 June	0.96 \pm 0.08 (17)	1.17 \pm 0.09 (19)	0.64 \pm 0.34 (3)	1.20 \pm 0.09 (12)
		5 July	0.53 \pm 0.10 (6)	0.21 \pm 0.06 (7)	0.49 \pm 0.11 (7)	0.74 (1)
North	2004	15 June	0.66 \pm 0.08 (12)	0.84 \pm 0.10 (14)	0.07 \pm 0.02 (2)	0.72 \pm 0.07 (13)
		2 July	0.47 \pm 0.06 (8)	0.30 \pm 0.06 (9)	0.22 (1)	0.49 \pm 0.06 (10)
North	2004	16 July	0.39 \pm 0.10 (5)	0.33 \pm 0.09 (5)	—	0.44 \pm 0.06 (7)
		15 May	0.67 \pm 0.06 (14)	0.76 \pm 0.08 (14)	0.22 \pm 0.11 (2)	0.49 \pm 0.09 (7)
Central	2003	27 June	0.55 \pm 0.19 (4)	0.72 \pm 0.08 (7)	—	—
		16 May	0.57 \pm 0.12 (11)	0.96 \pm 0.14 (11)	0.28 \pm 0.04 (6)	0.81 \pm 0.11 (12)
Central	2004	31 May	0.43 \pm 0.04 (17)	0.47 \pm 0.05 (14)	0.21 \pm 0.07 (7)	0.54 \pm 0.04 (14)
		20 June	0.39 \pm 0.05 (18)	0.52 \pm 0.06 (15)	0.09 \pm 0.01 (6)	0.55 \pm 0.04 (20)
Central	2004	7 July	0.35 \pm 0.06 (10)	0.36 \pm 0.05 (13)	—	0.32 \pm 0.04 (16)
		21 July	0.33 \pm 0.05 (10)	—	0.06 (1)	0.29 \pm 0.05 (10)
South	2003	15 May	0.33 \pm 0.12 (9)	1.38 \pm 0.14 (13)	—	—
		9 June	0.10 \pm 0.02 (10)	0.60 \pm 0.08 (9)	0.02 \pm 0.01 (6)	0.04 \pm 0.02 (2)
South	2003	13 July	0.07 \pm 0.03 (5)	0.56 \pm 0.07 (18)	—	0.06 (1)
		9 August	0.21 \pm 0.11 (2)	0.47 \pm 0.21 (2)	—	0.07 \pm 0.05 (4)
South	2004	9 May	0.07 \pm 0.02 (4)	0.66 \pm 0.07 (13)	0.06 \pm 0.02 (9)	0.15 (1)
		24 May	0.24 \pm 0.11 (6)	0.88 \pm 0.11 (13)	0.30 \pm 0.16 (6)	0.14 \pm 0.08 (3)
South	2004	11 June	0.06 \pm 0.01 (6)	0.65 \pm 0.05 (13)	0.07 \pm 0.02 (7)	0.03 (1)
		27 June	0.16 \pm 0.06 (8)	0.65 \pm 0.05 (15)	0.06 \pm 0.01 (10)	—
South	2004	13 July	0.03 \pm 0.01 (4)	0.65 \pm 0.05 (18)	0.06 \pm 0.02 (7)	0.10 \pm 0.04 (2)
		29 July	0.04 (1)	0.44 \pm 0.14 (3)	—	0.14 (1)
South	2004	14 August	0.41 \pm 0.06 (8)	0.49 \pm 0.04 (7)	0.06 \pm 0.03 (4)	0.42 \pm 0.06 (8)

This latitudinal trend in migration led to the hypothesis that the failure of bats to migrate successfully could push the evolution of cactus species toward generalized pollination systems (Valiente-Banuet et al., 1996). Although the specificity of habitat and roost sites position this bat species as very sensitive to environmental changes (Nabhan and Fleming, 1993; Fleming et al., 1998), the perceived declines in abundance or the failure to migrate in a given year have little hard-data support (Cockrum and Petryszyn, 1991; unpublished data from counts by the Arizona Game and Fish Department; Y. Petryszyn, University of Arizona, personal communication; A. Búrquez, Universidad Nacional Autónoma de México, unpublished data). In contrast with a simple south–north latitudinal migration, Cockrum (1991) found that bat migration progressed rapidly into the bats' northernmost range during early spring and later expanded altitudinally and southward to include the nectar from *Agave* flowers upland, the fruits of columnar cacti in the lowlands, and the late flowering of columnar cacti in southern Sonoran localities. This complex migration pattern better explains our results (Cockrum, 1991).

The documented intraspecific variation in the pollination ecology of *S. thurberi* (visitor composition, spatial variation in the pollinators' effectiveness, and reproductive success) reveals a trend in the opposite direction to the latitudinal specialist–generalist hypothesis. Reproduction in the northern and central populations strongly depends on bats, whereas in the southern population a wide assemblage of diurnal and nocturnal pollinators is responsible for the production of fruits. This trend is particularly robust when considering the geographic extent of the distributional range of the species (among the largest for Mexican columnar cacti), where the SS is only 400 km north of the Tropic of Cancer and the NS is over 1100 km farther north. When the pollination ecology data are coupled with the morphology of flowers, the CS, a central population, clearly shows more attributes related to increased fitness through bat pollination than the peripheral populations at the SS and NS. Following Cockrum's (1991) account of bat migration, it is likely that bats during their migration northward skip the low-elevation southern populations in their hurry to reach the resources provided by the saguaro (*Carnegiea gigantea* (Engelm.) (Britton and Rose), an important resource for establishing maternity roosts. Only later, in their journey back south, do bats resort to the floral resources provided by *S. thurberi* at the SS. This phenomenon could also explain the extended phenology of the organ pipe cactus in the SS (Bustamante and Búrquez, 2008), and their presence late in the season in this southern locality. Recently, Munguía-Rosas et al. (2009) showed that bats are equally important in tropical and subtropical areas and that diurnal pollination weakly increases with latitude; the latter trend, although significant, contributes little explained variance to the specialization clines in the pollination systems of columnar cacti. Rojas-Martínez et al. (1999) showed that migratory routes of *L. curasoae* are split into resident populations below 21°N latitude and migrants above 23°N latitude. The data of Munguía-Rosas et al. (2009) and Rojas-Martínez et al. (1999) reinforce Cockrum's (1991) description and do not rule out local migrations in altitude or later local migrations southward.

Factors limiting fruit set and seed set—Factors that limit fruit set include the amount of resources that a plant allocates to reproduction, pollen availability (as potential pollen produced, as well as the actual pollen reaching the stigmas), and the destruction of immature fruits by predators. In turn, these factors

may vary geographically and temporally. Variation in the fecundity of *S. thurberi* plants could be related to variation in the physical environment (i.e., weather variability; Bustamante and Búrquez, 2008) and in the biological (pollinator identity and abundance) and internal environments of the plants (water potential, nutrient balance). The hand-pollination experiments, along with pollinator-abundance estimates, helped us determine whether fruit set of this cactus was resource-, pollen-, or pollinator-limited. At the NS and CS, the lack of differences between the open and hand cross-pollinated treatments indicated that, at least for the years of the study, there was no pollen limitation, whereas fruit set in the open-pollination treatment was usually lower in the SS, indicating pollination (pollen) limitation. In agreement with our results in the SS, Fleming et al. (2001) reported for an organ pipe cactus population in the coast of Sonora, Mexico, that fruit set was substantially higher in hand-pollinated flowers than in open-pollinated flowers. When this is coupled with pollinator visitation rates, it becomes evident that most, if not all, pollen limitation in the SS, as in Fleming et al.'s (2001) coastal site, can be ascribed to low pollinator numbers.

Our data support the idea, proposed by Fleming (2002), that spatial and temporal variation in the abundance of pollinating bats should favor a bet-hedging pollination strategy that is reflected in variable reproductive success. In the absence of nocturnal pollinators, the accumulated nectar can sustain visits of diurnal pollinators as a fail-safe mechanism increasing the chances of fruit set in the absence of bats, especially at the SS. Most of the floral visitors of organ pipe cactus are migrants that can vary in numbers and dates of arrival among years and sites, which favors the bet-hedging pollination strategy. The cost of this insurance mechanism is minimal and does not involve floral-adaptation tradeoffs. As broadly discussed by Aigner (2001, 2006), the organ pipe cactus (and other columnar cacti) can afford being a remarkable floral specialist, while playing a role of jack-of-all-trades in the pollinator arena. The fact that pollen limitation was consistent between years in the SS suggests that it could be a permanent condition for some populations at the distributional edges of the studied species, particularly in the south (one of our study sites) and the Gulf of California coast, as reported by Fleming et al. (2001).

Stochastic variation in pollen dispersal and receipt among flowers is a bet-hedging strategy that commonly leads to low fruit set (Stephenson, 1981) or to pollen limitation (Burd, 1995). Burd's (1995) model of ovule packaging predicts that flowers should be oversupplied with ovules (or plants oversupplied with flowers) in relation to the average pollen load received. In the organ pipe cactus, the low seed set in the SS, its variation over time, and the unpredictable fluctuating pollinator environment, suggest that the overproduction of ovules results in a bet-hedging strategy to maximize seed production. Other studies of plants that experience unpredictable, fluctuating pollinator environments and that have specialized pollination systems support the hypothesis of high ovule or flower number as a bet-hedging strategy to deal with stochastic pollen receipt (Johnson and Steiner, 2000; Brown and McNeil, 2006; Cosacov et al., 2008). Variation in seed set throughout the reproductive season also shows that there is variation in the availability of pollinators over time and/or in the resources needed for seed production. The lower seed set found in the SS can also be explained by a combination of high flower density and intraspecific competition for pollinators that decreases the chances of effective pollen transfer. Furthermore, allocation of resources for flower production can also affect seed set (Harper et al., 1970).

General conclusions—The pollination of the organ pipe cactus is highly variable in time and space. In some populations the specialized migratory pollinators (bats) are reliable and constant throughout the season, but in other sites they are lacking because they never reach these sites or because bats, given their migratory nature, have a variable arrival time. In these sites, the reproductive success depends on other pollinators, such as diurnal perching birds and hummingbirds, or on nocturnal and crepuscular hawkmoths. Populations like the SS, where bats were absent for most of the reproductive season, have higher levels of pollen limitation.

Bat pollination is far more efficient than the pollination services provided by any other floral visitor, although bat absence does not seem as relevant as previously thought. For example, simple adjustments in the timing of flower closure allow successful fruit and seed set by diurnal pollinators, which suggests a bet-hedging flowering strategy.

Variation in pollination systems disproves for this species the current hypothesis of latitudinal variation of generalist–specialist pollination. The strong dependence of the central and northern populations on bat pollination, and the absence of bats during most of the time in the southern population, represent a clear indication that the migratory movements and pollination activity of bats are far more complex than a simple south–north movement.

Examining the relationships between fruit and seed production and pollinator activity in a spatial and temporal context provides a unique opportunity to observe natural selection affecting the evolution of pollination systems. Intraspecific variation in reproductive success is a prime candidate of study to explain the selective forces that have an ecological and evolutionary impact on the species. Studies of plant–pollinator interactions must take into account the temporal and spatial variation to study pollinators' effects on the reproductive success of any plant species.

LITERATURE CITED

- ÅGREN, J. 1996. Population size, pollinator limitation, and seed set in the self-incompatible herb *Lythrum salicaria*. *Ecology* 77: 1779–1790.
- AIGNER, P. A. 2001. Optimality modeling and fitness trade-offs: When should plants become pollinator specialists? *Oikos* 95: 177–184.
- AIGNER, P. A. 2006. The evolution of specialized floral phenotypes in fine-grained pollination environment. In N. M. Waser and J. Ollerton [eds.], *Plant–pollinator interactions: From specialization to generalization*, 23–46. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- ALARCÓN, R., N. WASER, AND J. OLLERTON. 2008. Year-to-year variation in the topology of a plant–pollinator interaction network. *Oikos* 117: 1796–1807.
- ARITA, H. T. 1991. Spatial segregation in long-nosed bats, *Leptonycteris nivalis* and *Leptonycteris curasoae*, in Mexico. *Journal of Mammalogy* 72: 706–714.
- ASHMAN, T. L., T. M. KNIGHT, J. A. STEETS, P. AMARASEKARE, M. BURD, D. CAMPBELL, M. R. DUDASH, ET AL. 2004. Pollen limitation of plant reproduction: ecological and evolutionary causes and consequences. *Ecology* 85: 2408–2421.
- BROWN, A. O., AND J. N. MCNEIL. 2006. Fruit production in cranberry (*Ericaceae: Vaccinium macrocarpon*): A bet-hedging strategy to optimize reproductive effort. *American Journal of Botany* 93: 910–916.
- BURD, M. 1995. Ovule packaging in stochastic pollination and fertilization environments. *Evolution* 49: 100–109.
- BÚRQUEZ, A., A. MARTÍNEZ-YRIZAR, R. S. FELGER, AND D. YETMAN. 1999. Vegetation and habitat diversity at the southern edge of the Sonoran Desert. In R. H. Robichaux [ed.], *Ecology of Sonoran Desert plants and plant communities*. University of Arizona Press, Tucson, Arizona, USA.
- BUSTAMANTE, E., AND A. BÚRQUEZ. 2008. Effects of plant size and weather on the flowering phenology of the organ pipe cactus (*Stenocereus thurberi*). *Annals of Botany* 102: 1019–1030.
- BYERS, D. L. 1995. Pollen quantity and quality as explanations for low seed set in small populations exemplified by *Eupatorium* (Asteraceae). *American Journal of Botany* 82: 1000–1006.
- CAMPBELL, D. 1985. Pollinator sharing and seed set of *Stellaria pubera*: Competition for pollination. *Ecology* 66: 544–553.
- CAMPBELL, D. R., AND K. J. HALAMA. 1993. Resource and pollen limitations to lifetime seed production in a natural plant population. *Ecology* 74: 1043–1051.
- CASAS, A., A. VALIENTE-BANUET, A. ROJAS-MARTÍNEZ, AND P. DAVILA. 1999. Reproductive biology and the process of domestication of the columnar cactus *Stenocereus stellatus* in central Mexico. *American Journal of Botany* 86: 534–542.
- CHARLESWORTH, D. 1989a. Evolution of low female fertility in plants: Pollen limitation, resource allocation, and genetic load. *Trends in Ecology & Evolution* 4: 289–292.
- CHARLESWORTH, D. 1989b. Why do plants produce so many more ovules than seeds? *Nature* 338: 21–22.
- COCKRUM, E. L. 1991. Seasonal distribution of northwestern populations of the long-nosed bats, *Leptonycteris sanborni* family Phyllostomidae. *Anales del Instituto de Biología, UNAM. Serie Zoológica* 62: 181–202.
- COCKRUM, E. L., AND Y. PETRYSZYN. 1991. The long-nosed bat, *Leptonycteris*: An endangered species in the Southwest? *Occasional Papers of the Museum of Texas Tech University* 142: 1–32.
- COSACOV, A., J. NATTERO, AND A. A. COCUCI. 2008. Variation of pollinator assemblages and pollen limitation in a locally specialized system: The oil producing *Nierembergia linarifolia* (Solanaceae). *Annals of Botany* 102: 723–734.
- CRUZ, M., AND A. CASAS. 2002. Morphological and reproductive biology of *Polaskia chende* (Cactaceae) under domestication in central Mexico. *Journal of Arid Environments* 51: 561–576.
- DAR, S., MA. DEL C. ARIZMENDI, AND A. VALIENTE-BANUET. 2006. Diurnal and nocturnal pollination of *Marginatocereus marginatus* (Pachycereaceae: Cactaceae) in central Mexico. *Annals of Botany* 97: 423–427.
- DIERINGER, G. 1992. Pollinator effectiveness and seed set in populations of *Agalinis strictifolia* (Scrophulariaceae). *American Journal of Botany* 79: 1018–1023.
- ECKHART, V. M. 1992. Spatio-temporal variation in abundance and variation in foraging behavior of the pollinators of gynodioecious *Phacelia linearis* (Hydrophyllaceae). *Oikos* 64: 573–586.
- FELGER, R. S. 2000. Flora of the Gran Desierto and Río Colorado of northwestern Mexico. University of Arizona Press, Tucson, Arizona, USA.
- FENSTER, C. B., AND M. R. DUDASH. 2001. Spatiotemporal variation in the role of hummingbirds as pollinators of *Silene virginica*. *Ecology* 82: 844–851.
- FISHBEIN, M., AND L. VENABLE. 1996. Diversity and temporal change in the effective pollinators of *Asclepias tuberosa*. *Ecology* 77: 1061–1073.
- FLEMING, T. H. 2002. Pollination biology of four species of Sonoran Desert columnar cacti. In T. H. Fleming and A. Valiente-Banuet [eds.], *Columnar cacti and their mutualists: Evolution, ecology, and conservation*, 207–224. University of Arizona Press, Tucson, Arizona, USA.
- FLEMING, T. H., A. A. NELSON, AND V. M. DALTON. 1998. Roosting behavior of the lesser long-nosed bat, *Leptonycteris curasoae*. *Journal of Mammalogy* 79: 147–155.
- FLEMING, T. H., C. T. SAHLEY, J. N. HOLLAND, J. D. NASON, AND J. L. HAMRICK. 2001. Sonoran Desert columnar cacti and the evolution of generalized pollination systems. *Ecological Monographs* 71: 511–530.
- FLEMING, T. H., AND V. J. SOSA. 1994. Effects of nectarivorous and frugivorous mammals on reproductive success of plants. *Journal of Mammalogy* 75: 845–851.
- FLEMING, T. H., M. D. TUTTLE, AND M. A. HORNER. 1996. Pollination biology and the relative importance of nocturnal and diurnal pollinators in three species of Sonoran Desert columnar cacti. *Southwestern Naturalist* 41: 257–269.
- GARCÍA, D., R. ZAMORA, J. M. GÓMEZ, P. JORDANO, AND J. A. HÓDAN. 2000. Geographical variation in seed production, predation and

- abortion in *Juniperus communis* throughout its range in Europe. *Journal of Ecology* 88: 436–446.
- GOODWILLIE, C. 2001. Pollen limitation and the evolution of self-compatibility in *Linanthus* (Polemoniaceae). *International Journal of Plant Sciences* 162: 1283–1292.
- GRIFFIN, S. R., AND S. C. BARRET. 2002. Factors affecting low seed: ovule ratios in a spring woodland herb, *Thellium grandiflorum* (Melanthiaceae). *International Journal of Plant Sciences* 163: 581–590.
- GROSS, R. S., AND P. A. WERNER. 1983. Relationships among flowering phenology, insect visitors, and seed set of individuals: Experimental studies on four co-occurring species of goldenrod (*Solidago*: Compositae). *Ecological Monographs* 53: 95–117.
- HARDER, L. D., AND M. A. AIZEN. 2010. Floral adaptation and diversification under pollen limitation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 365: 529–543.
- HARPER, J. L. 1977. Population biology of plants. Academic Press, London, UK.
- HARPER, J. L., P. H. LOVELL, AND K. G. MOORE. 1970. The shapes and sizes of seeds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1: 327–356.
- HAYWARD, B. J., AND E. L. COCKRUM. 1971. The natural history of the western long-nosed bat *Leptonycteris sanborni*. *Western New Mexico University Research in Science* 1: 75–123.
- HERRERA, C. M. 1988. Variation in mutualisms: the spatiotemporal mosaic of a pollinator assemblage. *Biological Journal of the Linnean Society* 35: 95–125.
- HOLLAND, J. N., AND S. A. CHAMBERLAIN. 2007. Ecological and evolutionary mechanisms for low seed:ovule ratios: Need for a pluralistic approach? *Ecology* 88: 706–715.
- HUANG, S. Q., AND Y. H. GUO. 2002. Variation of pollination and resource limitation in a low seed set tree, *Liriodendron chinensis* (Magnoliaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 140: 31–38.
- JOHNSON, S. D., AND W. J. BOND. 1997. Evidence for widespread pollen limitation of fruiting success in cape wildflowers. *Oecologia* 109: 530–534.
- JOHNSON, S. D., AND K. E. STEINER. 2000. Generalization versus specialization in plant pollination systems. *Trends in Ecology & Evolution* 15: 140–143.
- JOHNSTON, M. O. 1991. Pollen limitation of female reproduction in *Lobelia cardinalis* and *L. siphilitica*. *Ecology* 72: 1500–1503.
- KIRK, W. D. J. 1984. Pollen-feeding in thrips (Insecta: Thysanoptera). *Journal of Zoology* 204: 107–117.
- KUNIN, W. E. 1997. Population size and density effects in pollination: Pollinator foraging and plant reproductive success in experimental arrays of *Brassica kaber*. *Journal of Ecology* 85: 225–234.
- LI, J. K., AND S. Q. HUANG. 2009. Effective pollinators of Asian sacred lotus (*Nelumbo nucifera*): Contemporary pollinators may not reflect the historical pollination syndrome. *Annals of Botany* 104: 845–851.
- LOMELI-MIJES, E., AND E. P. PIMIENTA-BARRIOS. 1993. Demografía reproductiva del Pitayo (*Stenocereus queretaroensis* (Web.) Buxbaum). *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 38: 13–20.
- MORALES-GARZA, M. R., M. C. ARIZMENDI, J. E. CAMPOS, M. MARTÍNEZ-GARCÍA, AND A. VALIENTE-BANUET. 2007. Evidences on the migratory movements of the nectar feeding bat *Leptonycteris curasoae* in Mexico using random amplified polymorphic DNA (RAPD). *Journal of Arid Environments* 68: 248–259.
- MUCHHALA, N. 2003. Exploring the boundary between pollination syndromes: Bats and hummingbirds as pollinators of *Burmeistera cyclostigmata* and *B. tenuiflora*. *Oecologia* 134: 373–380.
- MUCHHALA, N., A. CAIZA, J. C. VIZUETE, AND J. D. THOMSON. 2009. A generalized pollination system in the tropics: Bats, birds and *Aphelandra acanthus*. *Annals of Botany* 103: 1481–1487.
- MUNGUÍA-ROSAS, M. A., V. J. SOSA, AND E. M. JÁCOMÉ-FLORES. 2010. Pollination system of the *Pilosocereus leucocephalus* columnar cactus (tribe Cereeae) in eastern Mexico. *Plant Biology* 12: 578–586.
- MUNGUÍA-ROSAS, M. A., V. J. SOSA, M. M. OJEDA, AND J. A. DE-NOVA. 2009. Specialization clines in the pollination systems of agaves (Agavaceae) and columnar cacti (Cactaceae): A phylogenetically controlled meta-analysis. *American Journal of Botany* 96: 1887–1895.
- NABHAN, G. P., AND T. FLEMING. 1993. The conservation of New World mutualism. *Conservation Biology* 7: 457–459.
- NASSAR, J. M., N. RAMÍREZ, AND O. LINARES. 1997. Comparative pollination biology of Venezuelan columnar cacti and the role of nectar-feeding bats in their sexual reproduction. *American Journal of Botany* 84: 918–927.
- O'NEIL, P. 1999. Selection on flowering time: An adaptive fitness surface for nonexistent character combinations. *Ecology* 80: 806–820.
- ORTEGA-BAES, P., M. SARAVIA, S. SÜHRING, H. GODÍNEZ-ALVAREZ, AND M. ZAMAR. 2010. Reproductive biology of *Echinopsis terscheckii* (Cactaceae): The role of nocturnal and diurnal pollinators. *Plant Biology* 12: in press.
- OTERO-ARNAIZ, A., A. CASAS, C. BARTOLO, E. PÉREZ-NEGRÓN, AND A. VALIENTE-BANUET. 2003. Evolution of *Polaskiachichipe* (Cactaceae) under domestication in the Tehuacán Valley, central Mexico: Reproductive biology. *American Journal of Botany* 90: 593–602.
- PARRA-TABLA, V., AND S. H. BULLOCK. 1998. Factors limiting fecundity of the tropical tree *Ipomoea wolcottiana* (Convolvulaceae) in a Mexican tropical dry forest. *Journal of Tropical Ecology* 14: 615–627.
- PETTERSSON, M. W. 1991. Pollination by a guild of fluctuating moth populations: Option for unspecialization in *Silene vulgaris*. *Journal of Ecology* 79: 591–604.
- ROJAS-MARTÍNEZ, A., A. VALIENTE-BANUET, M. DEL C. ARIZMENDI, A. ALCÁNTARA-EGUREN, AND H. T. ARITA. 1999. Seasonal distribution of the long-nosed bat (*Leptonycteris curasoae*) in North America: Does a generalized migration pattern really exist? *Journal of Biogeography* 26: 1065–1077.
- RUÍZ, A., M. SANTOS, J. CAVELIER, AND P. J. SORIANO. 2000. Estudio fenológico de cactáceas en el enclave seco de la Tatacoa, Colombia. *Biotropica* 32: 397–407.
- SAHLEY, C. T. 1996. Bat and hummingbird pollination of an autotetraploid columnar cactus, *Weberbauerocereus weberbaueri* (Cactaceae). *American Journal of Botany* 83: 1329–1336.
- SAHLEY, C. T. 2001. Vertebrate pollination, fruit production, and pollen dispersal of *Stenocereus thurberi* (Cactaceae). *Southwestern Naturalist* 46: 261–271.
- SEVERNS, P. 2003. Inbreeding and small population size reduce seed set in a threatened and fragmented plant species, *Lupinus sulphureus* ssp. *kincaidii* (Fabaceae). *Biological Conservation* 110: 221–229.
- SHREVE, F. 1951. Vegetation of the Sonoran Desert. Carnegie Institution of Washington, Publication 591. Carnegie Institution of Washington, Washington, DC, USA.
- STEFFAN-DEWENTER, I., AND T. TSCHARNTKE. 1999. Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set. *Oecologia* 121: 432–440.
- STEPHENSON, A. G. 1980. Fruit set, herbivory, fruit reduction, and the fruiting strategy of *Catalpa speciosa* (Bignoniaceae). *Ecology* 61: 57–64.
- STEPHENSON, A. G. 1981. Flower and fruit abortion: Proximate causes and ultimate functions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12: 253–279.
- STONER, K. E., K. A. O.-SALAZAR, R. C. R.-FERNÁNDEZ, AND M. QUESADA. 2003. Population dynamics, reproduction, and diet of the lesser long-nosed bat (*Leptonycteris curasoae*) in Jalisco, Mexico: Implications for conservation. *Biodiversity and Conservation* 12: 357–373.
- SUTHERLAND, S., AND L. F. DELPH. 1984. On the importance of male fitness in plants: Patterns of fruit-set. *Ecology* 65: 1093–1104.
- TURNER, R. M., J. E. BOWERS, AND T. L. BURGESS. 1995. Sonoran Desert plants: An ecological atlas. University of Arizona Press, Tucson, Arizona, USA.
- VALIENTE-BANUET, A., M. DEL C. ARIZMENDI, A. ROJAS-MARTÍNEZ, AND L. DOMÍNGUEZ-CANSECO. 1996. Ecological relationships between columnar cacti and nectar-feeding bats in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 12: 103–119.
- VALIENTE-BANUET, A., A. ROJAS-MARTÍNEZ, A. CASAS, M. DEL C. ARIZMENDI, AND P. DÁVILA. 1997a. Pollination biology of two winter-blooming giant columnar cacti in the Tehuacan Valley, central Mexico. *Journal of Arid Environments* 37: 331–341.

- VALIENTE-BANUET, A., A. ROJAS-MARTÍNEZ, A. CASAS, MA. DEL C. ARIZMENDI, and P. DÁVILA. 1997b. Pollination Biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalensis* and *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, central Mexico. *American Journal of Botany* 84: 452–455.
- WASER, N. M., and M. PRICE. 1990. Pollination efficiency and effectiveness of bumble bees and hummingbirds visiting *Delphinium nelsonii*. *Collectanea Botanica* 19: 9–20.
- WIENS, D., C. L. CALVIN, C. A. WILSON, C. I. DAVERN, D. FRANK, and S. R. SEAVEY. 1987. Reproductive success, spontaneous embryo abortion, and genetic load in flowering plants. *Oecologia* 71: 501–509.
- WILKINSON, G. S., and T. H. FLEMING. 1996. Migration and evolution of lesser long-nosed bats *Leptonycteris curasoae*, inferred from mitochondrial DNA. *Molecular Ecology* 5: 329–339.
- YETMAN, D. A., and A. BÚRQUEZ. 1996. A tale of two species: Speculation on the introduction of *Pachycereus pringlei* in the Sierra Libre, Sonora, Mexico by *Homo sapiens*. *Desert Plants* 12: 23–32.
- YOUNG, H. J. 2002. Diurnal and nocturnal pollination of *Silene alba* (Caryophyllaceae). *American Journal of Botany* 89: 433–440.

CAPÍTULO 5



**DIVERSIDAD GENÉTICA Y FLUJO GENÉTICO EN POBLACIONES DE UNA
CACTÁCEA COLUMNAR DE AMPLIA DISTRIBUCIÓN (*STENOCEREUS
THURBERI*) DEL DESIERTO SONORENSE**

Diversidad genética y flujo genético en poblaciones de una cactácea columnar de amplia distribución (*Stenocereus thurberi*) del Desierto Sonorense

Resumen

El pitayo (*Stenocereus thurberi*), es un cactus columnar con un síndrome de polinización quiropterófilo y un sistema de polinización de entrecruza obligada, que se distribuye en el Noroeste de México. En este estudio, se optimizaron y utilizaron tres iniciadores de ISSR (Inter simple sequence repeat) para analizar la variación genética dentro y entre poblaciones de *Stenocereus thurberi*, que con base en estudios previos, se sabe, difieren en el tipo y abundancia de polinizadores (murciélagos, aves e insectos), así como, en los tiempos de floración y fructificación. Se generaron 66 de 99 posibles bandas polimórficas (66.7%) en 317 individuos de 8 poblaciones de *S. thurberi* muestreadas en Sonora, México. El valor de heterocigosis calculado a partir de la matriz de los fenotipos de ISSR revela un nivel alto de diversidad genética ($H_e=0.207$). El análisis de variación molecular (AMOVA) muestra que la mayoría de la información genética (80.5%) ocurre dentro de las poblaciones, mientras que la varianza entre poblaciones fue solo del 19.5%. A nivel de especie, los valores de $Nm_{(e)} = 1.22$ y $Nm_{(FST)} = 1.03$, indican que existe suficiente flujo génico entre poblaciones para evitar los efectos de la endogamia y la diferenciación genética entre poblaciones. Sin embargo, el número de migrantes entre pares de poblaciones es muy variable. No se encontró una correlación significativa entre las distancias genéticas y geográficas, lo que indica que *S. thurberi* no presenta aislamiento por distancia geográfica simple. Los niveles altos de diversidad genética coinciden con el sistema reproductivo de entrecruza y la elevada movilidad de los polinizadores y de los dispersores. Sin embargo, factores ecológicos como cambios en el comportamiento de los polinizadores y dispersores de semillas, y el desfase en el tiempo de floración y fructificación entre poblaciones pueden afectar el flujo génico de las poblaciones de *S. thurberi* jugando un papel importante en la biología evolutiva de la especie.

Genetic diversity and gene flow in populations of a widely distributed columnar cactus (*Stenocereus thurberi*) of the Sonoran Desert

Abstract

The organ pipe cactus (*Stenocereus thurberi*), is a widespread bat-pollinated columnar cactus occurring throughout Northwestern Mexico. It has an obligate pollination system and bats are also their main seed dispersers. Previous studies have shown that populations differ in the

type and abundance of pollinators (bats, birds and insects), and also in the timing of flowering and fruiting. In this study, we used three primers of ISSR (Inter simple sequence repeat) to analyze the within and among populations genetic variation of the organ pipe cactus. Sixty-six out of 99 possible polymorphic bands (66.7%) were generated in 317 individuals of the eight populations sampled in Sonora, Mexico. The heterocigosis computed from the phenotype matrix of the ISSR reveals a high genetic diversity ($He = 0.207$). The analysis of molecular variance (AMOVA) shows that most of the genetic information occurs within populations (80.5%), with a small variance among populations (19.5%). At the species level, the values of $Nm_{(\theta)} = 1.22$ and $Nm_{(FST)} = 1.03$, indicate a large gene flow, enough to avoid the effects of inbreeding and genetic differentiation among populations. However, the number of migrants between pairs of populations is highly variable. The absence of a significant correlation between genetic and geographic distances, indicate no isolation by simple geographic distance. The large genetic variation and diversity found in the organ pipe cactus agrees with its open reproductive system and the high pollinator and disperser mobility. However, ecological factors such as small changes in pollinator, and seed disperser behavior, and/or lags in the timing of flowering and fruiting among populations can seriously affect the gene flow among populations of this emblematic species of the Sonoran Desert.

5.1. Introducción

La diversidad genética y su distribución espacial en las poblaciones de plantas, definida como la variabilidad y la diferenciación genética dentro y entre poblaciones, es resultado de la acción de varios factores como la mutación, deriva génica, flujo génico, y selección natural que actúan dentro y entre poblaciones de una especie (Hamrick, 1982; Hartl y Clark, 1997). La relevancia de estos factores en la determinación de la diversidad genética está relacionada con las características del ambiente físico, las características biológicas intrínsecas, y la red de interacciones ecológicas de las poblaciones estudiadas. Características como los sistemas reproductivos, el modo de dispersión y el tiempo de vida han sido relacionados con la variación y la estructura genética en varios grupos de plantas (Hamrick y Godt, 1996; Duminil *et al.*, 2007). Por ejemplo, las especies leñosas de larga vida muestran mayor variación genética que las especies herbáceas; las primeras, tienen mayor oportunidad de dispersar sus genes tanto en tiempo como en espacio (Hamrick *et al.*, 1992). Los sistemas reproductivos de las plantas también pueden tener un alto impacto en la variabilidad genética de las poblaciones de plantas. Se ha mostrado que las especies que se entrecruzan usualmente tienen una alta diversidad dentro de las poblaciones y poca diferenciación poblacional, mientras que las especies que se

autopolinizan suelen tener una baja diversidad dentro de las poblaciones y altos niveles de diferenciación entre poblaciones (Hamrick *et al.*, 1992; Hamrick y Godt, 1996; Booy *et al.*, 2000). Por otra parte, cuando el polen y las semillas pueden ser transportados a larga distancia se esperan niveles altos de flujo génico (Slatkin, 1985). Los factores demográficos como la densidad y el tamaño poblacional también influyen en la estructura genética de las especies de plantas, debido a que se puede minimizar la eficiencia del flujo génico si las poblaciones son grandes (Loveless y Hamrick, 1984; Brown y Schoen, 1992).

En años recientes ha habido un creciente interés en la ecología, la evolución y la conservación de cactáceas columnares, muchas de las cuales no solo son un elemento esencial del entorno ecológico de las comunidades áridas y semiáridas, sino que también tienen un alto valor cultural y económico para la gente que habita estas regiones. Dentro de las características más importantes para la conservación de especies se destacan el conocimiento de los sistemas reproductivos, el flujo génico, y la diversidad entre poblaciones. A pesar de que la familia Cactaceae esta conformada por casi 2000 especies (Anderson, 2001), solo han sido estudiadas alrededor de 25 especies con relación a su variabilidad genética, siendo en su mayoría cactáceas columnares con un sistema reproductivo predominantemente de entrecruza y polinizadas y dispersadas por murciélagos y aves (Sahley, 1996; Fleming y Holland, 1998; Hamrick *et al.*, 2002; Nason *et al.*, 2002; Clark-Tapia y Molina-Freaner, 2003; Nassar *et al.*, 2003; Moraes *et al.*, 2005; Otero-Arnaiz *et al.*, 2005; Tinoco *et al.*, 2005; Parra *et al.*, 2008, 2010; Figueredo *et al.*, 2010). En dichos estudios, han encontrado que las cactáceas columnares presentan altos niveles de diversidad genética y polimorfismos que son comparables con los niveles reportados para especies leñosas de vida larga (Hamrick *et al.*, 1992). La estructura genética en cactáceas columnares ha sido asociada con la habilidad de los polinizadores como vectores de dispersión de genes (Hamrick *et al.*, 2002). Por ejemplo, la alta diferenciación genética observada en *Pachycereus (Lophocereus) schottii* (Engelm.) Hunt, un cactus columnar de Norte America, ha sido atribuida a la limitada capacidad de dispersión de su polinizador, la palomilla *Upiga virescens* (Fleming y Holland, 1998). En contraste, los cactus columnares que dependen de polinizadores con un alto potencial de dispersión de genes a larga distancia, como los murciélagos y las aves, generalmente muestran una baja diferenciación entre poblaciones (Hamrick *et al.*, 2002; Nassar *et al.*, 2003).

Actualmente se sabe que muchas de las especies de cactáceas columnares se entrecruzan y dependen parcial o completamente de los murciélagos y aves para su polinización y dispersión de semillas. En las plantas que son polinizadas por animales la identidad de los polinizadores y sus patrones de forrajeo tienen una gran influencia en los

patrones de flujo génico (Schmitt, 1980, Waser 1988). La densidad de las plantas que se encuentran en floración y la fenología floral, también pueden afectar los patrones de movimiento de los polinizadores (e.g. Schmitt, 1983), y consecuentemente el flujo génico entre individuos y poblaciones. La evidencia empírica sugiere que el flujo génico mediado por polen es la forma predominante del flujo génico en plantas que se entrecruzan (Ellstrand, 1992; Ennos, 1994; ver Oddou-Muratorio *et al.*, 2001). Sin embargo, en especies con mecanismos especializados de dispersión de semillas, e. g. mediada por agua (Waser *et al.* 1982) o animales (Beattie 1978), el flujo génico a través de semillas puede ser igualmente significativo y aún mayor. Por lo tanto, la conducta de los polinizadores y de los dispersores de semillas juega un papel importante al determinar el flujo génico de las poblaciones en cactáceas columnares (Nassar *et al.*, 2001).

Stenocereus thurberi (Engelm.) Buxb. (pitaya dulce) es un cactus columnar quiropterófilo, autoincompatible, que muestra diferencias geográficas en su éxito reproductivo debido en gran parte por las diferencias en el tipo e eficiencia de los polinizadores, siendo sus principales polinizadores *Leptonycteris yerbabuena* y algunas especies de aves e insectos (Fleming *et al.*, 2001, Bustamante *et al.*, 2010). Como en muchas cactáceas columnares, la dispersión de semillas de *S. thurberi* depende esencialmente de los mismos organismos que actúan como polinizadores. Los murciélagos nectarívoros, más tarde en la estación reproductiva, desplazan sus preferencias alimenticias hacia la frugivoría (Sosa, 1997). Aspectos como la direccionalidad en las rutas migratorias, la movilidad de los polinizadores a nivel local y el tipo de polinizadores, pueden afectar de manera diferencial el flujo génico entre poblaciones de *S. thurberi* (Bustamante *et al.*, 2010). Ya que los murciélagos y algunas aves pueden transportar polen y semillas muy lejos de las plantas donadoras, podemos esperar que la diversidad genética intrapoblacional sea alta y que se presente una baja diferenciación interpoblacional (asumiendo ausencia de barreras geográficas).

En este estudio utilizamos el marcador molecular ISSRs (Inter Simple Sequence Repeats = secuencias repetidas intersimples) (Zietkiewicz *et al.*, 1994), para examinar y comparar los niveles y patrones de variación genética de *S. thurberi* a lo largo de su rango de distribución continental y así determinar su estructura genética. Al igual que otras especies de cactáceas columnares, esta especie ha sido utilizada principalmente como alimento, con fines medicinales, como material de construcción, y como combustible (Casas *et al.*, 1999; Yetman y Van Devender, 2002; Yetman, 2007). Además, sus frutos son comercializados en los mercados locales y regionales. Dado su valor como especie clave y su potencial económico, conocer los niveles y la distribución poblacional de la variabilidad genética, resulta importante no solo para explorar las vías de diferenciación evolutiva de una especie clave de sistemas desérticos, sino

también para inferir de manera indirecta el efecto de la movilidad espacial en términos de migraciones anuales y locales de los polinizadores y dispersores. Este tipo de estudio también es urgente ante la fragmentación y destrucción del hábitat donde ocurren las poblaciones silvestres. El corolario del estudio académico tiene también como producto la generación de directivas de conservación y uso sustentable de un recurso genético de gran importancia económica y ecológica en el noroeste de México.

5.2. Metodología

5.2.1. Especie de estudio

Stenocereus thurberi, comúnmente llamado pitaya dulce, es un cactus columnar de 3 a 8 m de altura, con numerosos brazos verticales que emergen desde la base o de un tronco pequeño (Turner *et al.*, 1995). Es una especie diploide, cuyo número de cromosomas es $2n = 22$ (Pinkawa y Parfitt, 1982). Se distribuye desde el norte de Sinaloa y oeste de Chihuahua hasta el sudoeste de Arizona, incluyendo también la mitad sur de Baja California (Turner *et al.*, 1995; Bustamante y Búrquez, 2008). Hacia el sur, las poblaciones son grandes y cubren muchos kilómetros cuadrados, pero en su límite norte y oeste, son pequeñas y pueden estar ampliamente separadas (Turner *et al.*, 1995). Sus flores son solitarias, perfectas y típicamente quiropterófilas, con colores que van del blanco-cremoso al rosado. Las flores abren durante la noche y cierran la mañana del día siguiente. La floración comienza a mediados de mayo, aunque en algunas ocasiones comienza desde finales de abril, prolongándose cuando menos 10 semanas (Bustamante y Búrquez, 2008). La floración coincide con los tiempos de llegada del murciélago migratorio *Leptonycteris yerbabuena* que durante el invierno se concentra en localidades del sur y centro de México (Rojas-Martinez *et al.*, 1999). En conjunto con varias especies de colibríes y de esfíngidos, éste murciélago actúa como uno de sus principales polinizadores (Bustamante *et al.*, 2010). Los frutos maduran a lo largo del verano y ofrecen su pulpa a los dispersores. No hay duda de que los animales son el principal medio de dispersión primaria de las semillas (Sosa, 1997).

5.2.2. Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en 8 poblaciones que cubren toda la distribución de las poblaciones continentales de *S. thurberi* en un gradiente latitudinal desde la planicie costera del sur de Sonora hasta el Altiplano de Arizona (Figura 1). Estas poblaciones también incluyen un gradiente altitudinal desde el nivel del mar hasta casi los 1000 m de elevación, ambientes con

precipitación pluvial de menos de 100 mm hasta más de 400 mm, sitios con temperaturas mínimas que habitualmente llegan al punto de congelación o donde nunca se observan heladas, sitios con diferentes tipos de suelo, y sitios con tipos de vegetación muy variados: desde el desierto hiperárido, hasta las selvas bajas caducifolias del piedemonte de la Sierra Madre Occidental (ver Búrquez *et al.*, 1999; Tabla 1). Las poblaciones de Sonoyta, Carbó y las Bocas corresponden a los sitios Norte (SN), Central (SC) y Sur (SS) que se han manejado en los capítulos anteriores, respectivamente.

5.2.3. Obtención de muestras

En cada una de las poblaciones seleccionadas se colectó tejido de las costillas de brazos jóvenes de 327 plantas adultas (reproductivas). Para ello se cortó una tira angosta de tejido fotosintético de aproximadamente 10 cm de longitud y 1-2 cm de anchura. El parénquima y las espinas se desecharon. Se muestrearon entre 30 y 45 individuos elegidos arbitrariamente en cada población siguiendo gruesamente dos ejes ortogonales desde el punto de origen y colectando cada individuo durante el trayecto. Cuando la distancia entre dos individuos fue menor de dos metros sólo se colectó uno de los individuos para evitar la rara, pero posible, propagación vegetativa. Las muestras de tejido fueron almacenadas en campo en una hielera con hielo y transportadas al laboratorio donde fueron transferidas a un congelador a -19 ° C, y posteriormente a un ultra congelador (-80° C).

5.2.4. Extracción de ADN

La extracción de ADN se hizo utilizando el protocolo conocido como mini-prep de Doyle y Doyle (1987) con algunas modificaciones para plantas suculentas (Valera y Falcón, 2007) y para la especie en particular. Se molió el tejido (1g aprox.) con nitrógeno líquido hasta convertirlo en un polvo fino. El ADN genómico fue extraído añadiendo 900 µl de alcohol etílico, 200 µl del buffer de extracción CTAB, 750 µl del buffer STE y 65 µl de SDS al 20%. La mezcla se agitó y subsecuentemente fue centrifugada a 12,000 rpm por 8 minutos. El sobrenadante fue eliminado y el precipitado resuspendido en 250 µl de buffer CTAB 2X y 750 µl del buffer STE. Las muestras fueron centrifugadas nuevamente a 12,000 rpm por 8 minutos, el sobrenadante fue eliminado y el precipitado resuspendido en 400 µl de buffer CTAB 2X y 600 µl del buffer STE. Se centrifugaron nuevamente las muestras a 10,000 rpm durante 8 minutos, se eliminó el sobrenadante y se resuspendieron con 600 µl del buffer CTAB 2X. Las muestras fueron tratadas con ribonucleasa 7000 u/ml (25 µl por muestra) a 37° C por 20 minutos para disminuir el ARN. Después de este tratamiento, se agregaron 50 µl de proteinasa-K (20 mg/ml) y se

incubó a 65° C por 30 minutos. Se colocaron las muestras en hielo por 15 minutos para detener la reacción. El ADN fue aislado añadiendo 600 µl de cloroformo:octanol (24:1) por muestra, homogenizando y centrifugando a 9000 rpm por 12 minutos. El sobrenadante fue transferido a un nuevo tubo de centrifugado. El ADN fue precipitado con 600 µl de isopropanol frío (-20° C) y mantenido por 12 horas a -20° C. Después de este tiempo las muestras fueron centrifugadas a 12,500 rpm por 7 minutos y el sobrenadante fue desechado. El pellet fue lavado agregando un 1 ml de etanol frío (-20° C) al 70% y centrifugando a 14,500 rpm por 5 minutos. Se eliminó el sobrenadante, se seco el pellet, se resuspendió en 100 µl de agua ultra pura para PCR y se almacenó a 4° C. Se estimó la concentración de ADN de las muestras usando un biofotómetro (Eppendorf HQ, Hamburgo, Alemania). Véase el Apéndice I para la preparación de los reactivos.

5.2.5. Amplificación del ADN por medio de Secuencias Repetidas Intersimples (ISSR=Inter Simple Sequence Repeats)

Se probaron un total de 20 iniciadores aleatorios de ISSR (serie No. 9 de la Universidad de British Columbia). Los iniciadores aleatorios de ISSR que mejor amplificaron los productos fueron probados nuevamente ajustando sus condiciones de PCR (cantidad y concentración de Mg, dNTP's, iniciador y ADN, así como, los tiempos y temperaturas de alineación y extensión). Tres iniciadores aleatorios de ISSR que produjeron el mayor número de polimorfismos, bandas (loci) claras y reproducibles fueron seleccionados para buscar variación genética: 835 [(AG)₈YC], 846 [(CA)₈RT] y 850 [(GT)₈YC], donde R es equivalente a Adenina (A) o Guanina (G) y Y a Citosina (C) o Timina (T).

Las condiciones de las reacciones en cadena de la polimerasa (PCR por sus siglas en ingles) para una reacción de un iniciador en un volumen total de 25 µl consistieron de: 80ng/µl de ADN (4 µl), IX de amortiguador para PCR (2.5 µl), 0.2 mM de cada dNTP (2 µl), 0.5 µM de iniciador (1.25 µl), 1 unidad de Taq polimerasa (0.2 µl), 2.25 mM de MgCl₂ para el iniciador 835 (1.87 µl), 1.25 mM de MgCl₂ para el iniciador 846 (1.04 µl) y 1.75 mM de MgCl₂ para el iniciador 850 (1.46 µl), y agua ultrapura para PCR.

Las reacciones fueron hechas en un termociclador Thermo Hybaid PCR Express con placa de calentamiento con el siguiente programa de amplificación: la desnaturalización inicial se llevo a cabo por 4 minutos a 95° C, seguido de 36 ciclos de 40 segundos a 94° C, 45 segundos a una temperatura de alineación optima (55.5° C para el iniciador 835, 52.5° C para el iniciador 846 y 51° C para el iniciador 850), 75 segundos de extensión a 72° C, y finalmente 5 minutos a 72° C, seguido de un periodo de reposo a 4° C. Se incluyó un tubo de control

negativo en cada reacción para verificar que los reactivos utilizados estuvieran libres de contaminación por ADN.

Los productos de amplificación fueron almacenados a 4° C hasta que se corrieron por electroforesis en geles de 180 ml de agarosa al 2% suspendidos en buffer TAE 1X (Tris-Acetic acid-EDTA) con un voltaje constante de 180 V. Los geles fueron visualizados en una lámpara de luz ultravioleta después de teñirlos con bromuro de etidio a 1.0 µg/ml, y fotografiados con una cámara digital Kodak EDAS 240. Las imágenes fueron documentadas usando el programa Kodak 1D Image Analysis version 3.5 (Scientific Image Systems, Eastman Kodak Company). El tamaño de los fragmentos fue determinado comparándolo con un marcador de peso molecular (ladder) de 100 pares de bases (marca Invitrogen) de 250µg (1.0 µg/ul). La lectura de los geles se realizó de forma manual identificando los patrones de los diferentes loci amplificados. Solo las bandas que mostraron consistencia con la amplificación fueron consideradas. Las bandas borrosas y débiles fueron ignoradas. Con esta información se construyó una matriz de datos de presencia/ausencia de bandas por población para cada iniciador, obteniéndose para cada individuo un patrón de presencia/ausencia que constituyó su genotipo.

5.2.6. Análisis de los datos

A partir de las matrices de presencia/ausencia de bandas se realizaron los análisis estadísticos. Los individuos que no amplificaron para uno o más iniciadores no fueron considerados en los análisis.

5.2.6.1. Variación genética

Los marcadores dominantes como los ISSRs no permiten distinguir entre los homócigos y los heterócigos (i.e. la presencia de banda puede representar el homócigo dominante (región presencia/presencia) o el heterócigo (región presencia/ausencia), y por lo tanto, la estimación de la frecuencia de alelos directamente de la lectura del gel no puede ser posible. Para reducir los sesgos en la estimación de las frecuencias alélicas, se utilizó la corrección de Lynch y Milligan (1994) para marcadores dominantes, en la que se propone excluir las bandas cuya frecuencia exceda $1-(3/N)$, donde N es el número de individuos muestreados, lo anterior se realiza para evitar seleccionar loci con altas frecuencias de alelos nulos. Asumiendo que la población se encuentra en equilibrio de Hardy-Weinberg (H-W), la frecuencia del alelo nulo (q , recesivo) se calcula como la raíz cuadrada de la frecuencia del homócigo recesivo ($q=x^{1/2}$), que se representa como la ausencia de banda (x), y la frecuencia del alelo marcado (p , dominante) es igual a $1-q$.

La variación genética de las poblaciones fue estimada utilizando la heterocigosis y la proporción de loci polimórficos. La heterocigosis esperada (He) en una población bajo equilibrio de H-W, se calcula usando la ecuación $He = 2pq$ o el equivalente $He = 1 - \sum p_i^2$, donde p_i^2 es la frecuencia del genotipo homocigoto para el alelo i , tomando valores que van desde cero, cuando no se registra variación en ninguno de los genes analizados, hasta uno, cuando todos los loci son polimórficos. Utilizando la corrección para marcadores dominantes propuesta por Lynch y Milligan (1994), la heterocigosis esperada para cada locus se obtiene a partir de la fórmula: $He = 2q(1-q) + 2Var(q)$, siendo $Var(q) = (1-x)/4N$ y la frecuencia del alelo q se calcula a partir de la fórmula: $q = x^{1/2} [1 - Var(x)/8x^2]^{1/2}$ y $Var(x) = x(1-x)/N$, donde N es el número de individuos en la muestra (Nybom y Bartish, 2000).

Considerando a cada una de las bandas como un locus, se calculó la proporción de loci polimórficos (P) con el criterio del 95%, en el cual se considera que un locus es polimórfico cuando la frecuencia del alelo más frecuente en la población es menor o igual a 0.95. El polimorfismo de una población se estima como el número total de loci polimórficos dividido por el número total de loci estudiados. El polimorfismo oscila entre 0 (ninguno de los loci es polimórfico) y 1 (todos los loci estudiados son polimórficos).

Para determinar si existen diferencias significativas entre las frecuencias alélicas observadas de todas las poblaciones, se aplicó la prueba exacta de diferenciación de las poblaciones (Raymond y Rousset, 1995) como se implementa en TFPGA versión 1.3 (Miller, 1997) usando 1000 corridas de cadena larga (demorization), 10 corridas de cadena corta (batches) y 2000 permutaciones por lote. Además, se hizo un análisis de Mantel (Manly, 1991) para probar si existe correlación entre las distancias genéticas y geográficas de las poblaciones.

5.2.6.2. Estructura genética y flujo génico

Suponiendo equilibrio de H-W, con el programa TFPGA versión 1.3 (Miller, 1997), se calculó el parámetro de coancestría theta (θ), que a su vez, utiliza el algoritmo de Weir y Cockerham (1984), un equivalente al coeficiente F_{ST} de Wright que es una medida del grado de diferenciación genética entre poblaciones; también se utilizaron métodos numéricos: hizo un jackknife y un bootstrap con 5000 réplicas para estimar el intervalo de confianza del 95%. A partir de este parámetro se calculó el flujo génico (Nm), que es equivalente al número de migrantes por generación (Hartl y Clark, 1997), utilizando la fórmula del modelo de islas (Wright, 1951): $Nm = 1/4(1/\theta) - 1$ donde N es el número efectivo de la población y m el número de inmigrantes por generación, el producto de ambos representa el flujo génico. Si Nm es mayor a 1 existe flujo génico en la especie. Para medir la diferenciación entre poblaciones, se obtuvieron los valores

de F_{ST} pareados y se calculó el número efectivo de migrantes por generación (Nm) para cada uno de los pares.

Para calcular la partición de la varianza entre poblaciones y entre individuos dentro de las poblaciones se hizo un análisis jerárquico de varianza molecular (AMOVA) de acuerdo al modelo propuesto de Crow y Aoki (1984), utilizando el programa Arlequin versión 3.1 (Excoffier *et al.*, 2005), el cual no considera las frecuencias alélicas y no asume equilibrio de H-W. Este análisis proporciona el porcentaje y significancia de la variabilidad explicada por cada nivel jerárquico y calcula los estadísticos Φ análogos a los estadísticos F de Wright. Los componentes de la varianza se probaron estadísticamente con una prueba aleatoria no paramétrica usando 1023 permutaciones.

5.2.6.3. Distancias genéticas y aislamiento por distancia

Para evaluar la similitud genética entre grupos, se estimó la distancia genética (D) entre poblaciones utilizando la identidad de Nei (I ; 1972), la cual evalúa las diferencias entre las frecuencias alélicas de las mismas y se calcula por medio de la ecuación $D = -\ln(I)$, siendo I el índice de identidad genética media entre las poblaciones X e Y , el cual se obtiene a partir de la fórmula $I = J_{xy} / (J_x J_y)^{1/2}$, donde J_x , J_y y J_{xy} son respectivamente, las medias aritméticas de los valores $\sum x_i^2$, $\sum y_i^2$, y $\sum x_i y_i$ calculados para cada uno de los loci y x_i e y_i las frecuencias del alelo i en las poblaciones X e Y . Las semejanzas entre poblaciones fueron establecidas por el método de ligamiento promedio aritmético no ponderado (UPGMA; Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean), validando las ramas con 5000 permutaciones de bootstrap, y visualizadas a través de un dendograma.

5.3. Resultados

5.3.1. Variación genética

A partir de las amplificaciones realizadas con los tres iniciadores de ISSR analizados, se obtuvieron 99 loci: 36 con el iniciador 835, 27 con el iniciador 846 y 36 con el iniciador 850. A través de la prueba exacta de diferenciación se encontraron diferencias significativas ($P < 0.05$) en las frecuencias alélicas entre las poblaciones para 88 de los 99 loci examinados, lo cual indica una diferenciación genética alta entre las poblaciones.

En promedio, se encontró que para el total de las poblaciones estudiadas, *S. thurberi* presenta niveles de heterocigosis y porcentajes de loci polimorficos relativamente altos ($H_{sp} = 0.207 \pm 0.016$ E.E.), $P = 66.66\%$). Al nivel poblacional, el valor máximo de variación genética lo

presentó la población norteña de Sonoyta (SN; $H_{pop} = 0.203 \pm 0.018$, $P = 61.62\%$) y el mínimo la de Guásimas en el sur ($H_{pop} = 0.146 \pm 0.018$, $P = 41.41\%$) (Tabla 2). Al hacer un análisis de correlación lineal encontramos que el porcentaje de polimorfismo está positivamente correlacionado con la heterocigosis ($r = 0.96$, $P < 0.001$), indicándonos que a medida que aumenta el polimorfismo, los niveles de heterocigosis son más altos. No se encontraron diferencias significativas al comparar los niveles de heterocigosidad entre poblaciones (ANOVA: $F_{7,784} = 1.261$; $P = 0.267$), ni correlación alguna entre los valores obtenidos de heterocigosis de cada población con su latitud, longitud o altitud ($P > 0.1$). La mayor correlación (aunque no significativa) se encontró entre la heterocigosis esperada y la latitud ($r^2 = 0.227$, $P = 0.116$), con una tendencia general a un aumento de la heterocigosis en latitudes mayores (Figura 2).

5.3.2. Estructura genética y flujo génico

Los niveles de variación entre poblaciones fueron comparados utilizando el coeficiente de coancestría (θ) de Cockerham (1969), obteniéndose un valor mínimo de $\theta = 0.14$ y un máximo de $\theta = 0.21$ con un nivel de confianza del 95%, indicándonos que θ es diferente de 0. El valor promedio de θ para todos los loci fue de 0.17, por lo que *S. thurberi* tiene una diferenciación genética alta (entre 0.15 y 0.25) según la clasificación de Wright (1978).

El flujo génico (Nm), calculado a partir del valor de θ , indica una migración de 1.22 individuos por generación entre las poblaciones para la especie en conjunto. El valor obtenido de Nm (mayor a 1 pero menor a 4) nos sugiere que existe flujo génico entre las poblaciones, aunque de manera moderada, suficiente para impedir la diferenciación genética de las poblaciones. Sin embargo, el número estimado de migrantes (Nm) entre pares de poblaciones es muy variable, con valores que van desde 0.69 en las poblaciones serranas (Tecoripa-Tayopa) hasta 2.89 en las poblaciones de las planicies (Carbó-Las Bocas), con un promedio de $Nm = 1.30$ (Tabla 3).

El AMOVA, reveló que el mayor porcentaje de la variación genética se encuentra dentro de las poblaciones (80.49%), y en menor proporción entre las poblaciones (19.51%), dando como resultado un valor de $\Phi_{ST} = 0.1951$, análogo a F_{ST} (Tabla 4). No se incluyó otro nivel jerárquico de clasificación, ya que no existen elementos físicos o biológicos que nos permitan establecer alguno en particular. Todas las fuentes de variación analizadas contribuyen a la varianza de forma significativa ($P < 0.001$).

5.3.3. Distancia genética entre poblaciones

Las distancias genéticas de las poblaciones, obtenidas a partir del índice de similitud de Nei (1972), varían de 0.0174 a 0.0706, siendo las poblaciones de Magdalena y Guásimas las mas cercanas genéticamente, y las dos mas lejanas (i.e. las poblaciones genéticamente menos emparentadas) Tecoripa y Tayopa (Tabla 5). Este resultado coincide con los valores de flujo génico encontrados. La distancia genética promedio entre todos los pares de poblaciones es $D = 0.0465$.

Las relaciones genéticas entre las ocho poblaciones estudiadas se pueden observar de manera gráfica en el dendograma obtenido a partir del UPGMA (Figura 3). En general no se observa un patrón claro de agrupamiento entre las poblaciones, aunque se detecta un grupo constituido por las poblaciones de Kino y Tecoripa, que se separa del resto de las poblaciones (Figura 3). Por otra parte, no se encontró que *S. thurberi* siga un modelo de aislamiento por distancia (geográfica simple), ya que los resultados de la prueba de Mantel muestran que no hay correlación significativa entre las matrices de distancia genética de Nei (1972) y distancia geográfica (en Kilometros) entre pares de poblaciones ($r = -0.244$; $P > 0.1$, Figura 4). Las distancias geográficas y genéticas entre cada par de poblaciones se pueden consultar en la Tabla 5.

5.4. Discusión

5.4.1. Diversidad genética

S. thurberi presenta niveles altos de diversidad genética comparado con los niveles obtenidos para angiospermas en general ($N=655$, $H_{sp}=0.15$, $P=51\%$; $N=36$, $H_{pop}=0.191$) y especies leñosas de larga vida en particular ($N=191$, $H_{sp}=0.177$, $P=65\%$; $N=23$, $H_{pop}=0.242$) derivados de isoenzimas (Hamrick *et al.*, 1992) y de RAPDs (Nybom, 2004) tanto a nivel de especie como poblacional, respectivamente. Sin embargo, al compararlo con otras especies suculentas adaptadas a ambientes áridos como las Agavaceae ($H_{sp}=0.280-0.390$, Eguiarte *et al.* 2000), que tienen una ecología y distribución geográfica parecida a las cactáceas columnares, *S. thurberi* presenta valores más bajos de diversidad genética.

Los datos de variabilidad genética en la familia Cactaceae, indican que los miembros de este grupo, particularmente aquellos con una forma de crecimiento columnar, se caracterizan por poseer altos niveles de variabilidad genética; *Stenocereus thurberi* no es la excepción ($P_{sp}=66.7\%$, $H_{sp}=0.207$). Los resultados de variabilidad genética de este estudio concuerdan con los obtenidos previamente por Hamrick *et al.* (2002) utilizando aloenzimas. En dicho estudio, reportan para *S. thurberi* valores mayores de polimorfismo tanto a nivel de especie

como dentro de las poblaciones (83.8 y 62.4%, respectivamente), pero muy parecidos a los valores de heterocigocidad que aquí se reportan ($H_{sp} = 0.201$, $H_{pop} = 0.169$). A diferencia del presente trabajo, donde únicamente se analizaron poblaciones continentales, en dicho estudio se incluyeron poblaciones de *S. thurberi* tanto continentales (Sonora) como peninsulares (Baja California), encontrándose que la diversidad genética de las poblaciones de Baja California es generalmente más alta que la de las poblaciones en Sonora, probablemente debida a la presencia de varios alelos con frecuencias bajas que están ausentes en las poblaciones de Sonora. Esta circunstancia puede explicar en parte las diferencias encontradas con este trabajo.

Comparativamente, los valores estimados de variación genética de *S. thurberi*, tanto a nivel de especie como poblacional, están dentro del rango o relativamente cercanos a los obtenidos en otras especies de cactáceas columnares (Tabla 6). De las 22 especies de cactáceas columnares de las que se tiene información, *S. thurberi* sólo presenta mayor diversidad genética que otras tres especies a nivel de especie (*Carnegiea gigantea*, $H_{sp} = 0.129$, Hamrick *et al.*, 2002; *Pachycereus (Lophocereus) schottii*, $H_{sp} = 0.145$, Parker y Hamrick, 1992; *Stenocereus griseus*, $H_{sp} = 0.182$, Nassar *et al.*, 2003) y que seis especies a nivel de población (Tabla 5). Estas comparaciones incluyen especies que comparten una historia de vida y características ecológicas similares a *S. thurberi*, incluyendo la condición de especies leñosas de larga vida, en su mayoría con distribución geográfica amplia y alta densidad poblacional, un sistema de apareamiento predominantemente de entrecruza, y dispersión de polen y semillas a larga distancia mediada por animales. Todas estas características de historia de vida y ecológicas han sido asociadas con altos niveles de diversidad genética en plantas vasculares en general (Hamrick y Godt, 1989, 1996; Hamrick *et al.*, 1992) y cactáceas columnares en particular (Nassar *et al.*, 2003; Moraes *et al.*, 2005; Figueredo *et al.*, 2010). Por ejemplo, una revisión de 38 estudios con especies de plantas que se entrecruzan reporta una diversidad genética promedio dentro de las poblaciones de 0.26 derivada de RAPDs (Nybom, 2004). Lo mismo sucede si se compara con los valores promedio para especies cuyas semillas son dispersadas por ingesta ($N=22$, $H_{pop} = 0.24$, Nybom, 2004). Dichos niveles de diversidad genética son similares a los reportados en este estudio para *S. thurberi*.

5.4.2. Estructura genética y flujo génico

El sistema de polinización y dispersión de semillas a larga distancia puede promover substancialmente el flujo génico entre poblaciones de cactáceas columnares. Hamrick *et al.* (2002) y Nassar *et al.* (2003) asocian los niveles relativamente bajos de estructura genética

poblacional encontrados en tres especies de cactáceas columnares quiropterofilas de Norteamérica (incluyendo a *S. thurberi*, $G_{ST}=0.043-0.128$) y tres de Venezuela ($G_{ST}=0.043-0.126$), con dos factores que se saben aumentan sus niveles de diversidad genética: la polinización y la dispersión de semillas por murciélagos y aves.

En el caso de *S. thurberi*, tanto murciélagos como aves e insectos han sido asociados con el movimiento de polen y/o semillas (Sosa *et al.*, 1997, Fleming *et al.*, 2001; Bustamante y Búrquez, 2010). Es posible que estos vectores de polen y semillas transporten los propágulos ampliamente en el rango de distribución de esta especie, reduciendo la estructuración poblacional y por lo tanto contribuyendo a mantener los altos niveles de diversidad genética. Sin embargo, *S. thurberi* tiene valores de diferenciación genética relativamente más altos que la mayoría de las especies de cactus quiropterófilos mencionados anteriormente. Nuestros resultados son comparables con especies de cactáceas polinizadas por insectos (*Pereskia guamacho*, $G_{ST}=0.112$; Nassar *et al.*, 2002), y colibríes (*Melocactus curvispinus*, $G_{ST}=0.189$; Nassar *et al.*, 2001). La compleja diferenciación fenológica entre poblaciones (Bustamante y Búrquez, 2008) y la marcada variación espacial y temporal de diferentes grupos de polinizadores (Bustamante *et al.*, 2010) pueden explicar esta incipiente diferenciación genética y provocar restricción al flujo genético entre algunas poblaciones. Tal es el caso de las poblaciones del sur que presentan la mayor duración de la floración y la mayor variación temporal y espacial en los tipos de polinizadores (Bustamante *et al.*, 2010). En cambio, en las poblaciones norteñas, la floración es corta y los únicos polinizadores observados fueron murciélagos. De esta manera, los murciélagos, que pueden viajar largas distancias (polinizando flores y posteriormente dispersando semillas), producen niveles bajos de diferenciación genética (esto es, homogeneizan las poblaciones a través del flujo genético; Nassar *et al.*, 2003), mientras que los esfíngidos, las aves percheras y los colibríes parecen guiar a las poblaciones hacia una mayor diferenciación ya que por sus hábitos territoriales y menos específicos de lugares de descanso tienden a mantener el flujo en el ámbito local.

Los valores de los parámetros estimados de flujo génico entre poblaciones son generalmente mayores a 1 (total $Nm_{(\theta)}= 1.22$ y $Nm_{(FST)} = 1.03$). Sin embargo, no en todos los casos los valores documentados entre pares de poblaciones son significativamente más grandes que 1 (ver Tabla 3). Los valores moderados de flujo génico pueden ser explicados en parte porque el murciélago nectarívoro *L. yerbabuena* es uno de los polinizadores principales de *S. thurberi* (Fleming *et al.* 2001, Bustamante *et al.*, 2010), y ha sido demostrado que tiene una alta movilidad, es capaz de volar hasta 100 km para forrajear en el Desierto Sonorense (Horner *et al.*, 1998). El flujo génico esta también determinado por los dispersores de semillas,

en su mayoría aves y murciélagos quienes son aparentemente muy efectivos en la dispersión. Otros grupos de organismos participan, o han participado en la dispersión de semillas. Por ejemplo, se ha documentado que los humanos han sido probables responsables de la dispersión a larga distancia de *Pachycereus pringlei* y probablemente para otras cactáceas columnares (Yetman y Búrquez, 1996). Los grupos indígenas de Sonora, con una tradición inmemorial de consumo de los frutos de cactáceas columnares, indudablemente han tenido un impacto en la distribución, abundancia y flujo genético en las poblaciones de *S. thurberi* a través del flujo genético por dispersión de semillas. Actualmente, existe un intenso comercio de los frutos en los mercados locales, los cuales son traídos en la mayoría de los casos de otras localidades (datos no publicados), sin duda, algunas semillas logran el establecimiento, especialmente en las comunidades rurales. Los murciélagos, aves y humanos son eficientes dispersores, pero difieren en su capacidad para mover el polen y las semillas entre las poblaciones estudiadas. El resultado promedio de diferenciación genética entre poblaciones es sólo un reflejo de la importancia de los diversos vectores de polen y semillas. En poblaciones polinizadas y dispersadas primariamente por murciélagos tendremos muy poca diferenciación, mientras que en poblaciones caracterizadas por la escasez de polinizadores y dispersores puede existir una mayor diferenciación y probablemente menor variación genética.

Por lo tanto, los valores intermedios de diferenciación genética comparados con otras cactáceas, y los valores de Nm menores a 1 entre algunos pares de poblaciones obtenidos en este estudio, pueden estar asociados con los vectores de genes que tienen una capacidad limitada para generar flujo génico entre poblaciones aisladas. No obstante, dado que *S. thurberi* tiene un sistema reproductivo de entrecruza, otros factores ecológicos como el desfase en el tiempo de floración y fructificación entre las poblaciones (Bustamante y Búrquez, 2010), pueden también limitar el flujo génico entre ellas.

La diferenciación genética entre pares de poblaciones de *S. thurberi* no se relacionó con las distancias geográficas, lo que significa que no siguen un patrón de aislamiento por distancia simple. Cuando en las poblaciones se presenta aislamiento por distancia, el flujo génico disminuye al aumentar la distancia física que separa las poblaciones (Slatkin, 1993). La ausencia de un patrón geográfico entre poblaciones revelado por el análisis del UPGMA sugiere que las poblaciones están fuera del equilibrio entre deriva génica y migración (Slatkin, 1993). Esto se debe a que existe un constante flujo génico entre las poblaciones que impide que haya gran diferenciación, y/o que el tiempo transcurrido ha sido insuficiente para alcanzar el equilibrio debido a que las poblaciones fueron fundadas recientemente y la deriva génica y/o selección natural han tenido poco o ningún efecto en ellas. Sugiere además, que la fragmentación a las

que están sometidas las poblaciones de *S. thurberi* no ha afectado el intercambio genético. Además, los murciélagos migratorios no siguen una ruta simple sur-norte en el noroeste de México, sino que realizan complejos movimientos siguiendo la floración serrana (en la Sierra Madre Occidental) de las agaváceas y cactáceas columnares en el desierto tal como lo demostró Cockrum (1991) (añadiendo algunas bombacáceas como *Ceiba aesculifolia* y *Bombax palmeri* en las selvas bajas caducifolias más septentrionales en Sonora central). Este patrón fue confirmado por Bustamante *et al.* (2010), quienes mostraron que las poblaciones más norteñas son visitadas únicamente por murciélagos, y que estos lo hacen durante toda la floración, mientras que las poblaciones más meridionales son visitadas al principio de la floración por aves y esfíngidos y sólo reciben visitas por murciélagos al final de la estación reproductiva; motivo por el cual se cree extienden el periodo de floración. Por lo tanto, es probable que debido al complejo patrón de las rutas migratorias de los polinizadores y dispersores, asociado a la variación espacial en los tiempos de floración y fructificación de *S. thurberi*, los patrones de flujo génico y de diferenciación estén mayormente relacionados con las distancias migratorias y las barreras geográficas que con la distancia geográfica. Además de los patrones de movimiento de los murciélagos (flujo génico actual), la falta de un patrón de aislamiento por distancia simple, puede estar también relacionado con la distribución y rutas de colonización de las poblaciones de *S. thurberi* en el pasado.

5.4.3. Conclusiones

Los resultados obtenidos de variabilidad y estructura genética en *S. thurberi*, coinciden con los esperados con base en la información que se tiene sobre sus polinizadores y dispersores. Las características de historia de vida de *S. thurberi* (xenógama estricta, perenne de larga vida con un rango geográfico grande) pueden contribuir a mantener sus niveles altos de diversidad genética. Estos resultados apoyan las observaciones previas de que las cactáceas tienen altos niveles de variabilidad genética y un flujo génico de intermedio a alto entre poblaciones.

Los polinizadores y los dispersores juegan un papel importante en la biología evolutiva de la especie. La falta de correlación entre las distancias genéticas y geográficas de las poblaciones puede ser debido a que otras características ecológicas como el movimiento y tipo de los polinizadores migratorios y dispersores de semillas tienen un efecto mayor en la cantidad de flujo génico que las distancias geográficas, aunado esto, a las diferencias en la fenología reproductiva entre poblaciones.

Asimismo, los niveles de diversidad genética intrapoblacional observados sugieren que las poblaciones estudiadas poseen la variación necesaria para responder evolutivamente a un ambiente cambiante. Dado lo anterior, se podría pensar que conservar unas cuantas poblaciones debe ser suficiente para mantener la diversidad genética actual. Sin embargo, este criterio no consideraría la necesidad de mantener los corredores de polinización que permitan la migración de los polinizadores y dispersores. Aun cuando *S. thurberi* mantiene relativamente altos niveles de diversidad genética, la persistencia de esta especie, que depende de las actividades de organismos migratorios para su polinización y dispersión está amenazada por la deforestación y fragmentación del paisaje a lo largo de su distribución para actividades agrícolas, ganaderas y acuícolas (Búrquez y Martínez-Yrizar, 2006). En este estudio solo se examinaron las poblaciones en la región continental de su distribución, *Stenocereus thurberi* es una especie que se encuentra en ambos lados del Golfo de California, por lo que es necesario incluir poblaciones peninsulares y en las islas del Golfo, para tener la representación total de la variación de la especie y poder comprender mejor la estructura filogeográfica y el origen de la distribución disyunta de las poblaciones, el cual puede ser explicado por los patrones históricos de dispersión, flujo génico y vicarianza.

Literatura citada

- Anderson, E. F. 2001. The cactus family. Timber Press, Inc. Portland Oregon, U.S.A.
- Arizmendi, M. C. 2001. Multiple ecological interactions: nectar robbers and hummingbirds in a highland forest in Mexico. *Canadian Journal of Zoology*, 79: 997-1006.
- Booy, G. R., J. J. Hendricks, M. J. M Smulders, J. M. Van Groenendael y B. Vosman. 2000. Genetic diversity and the survival of populations. *Plant Biology*, 2: 379-395.
- Brown, A. D. H y D. J. Schoen. 1992. Plant population genetic structure and biological conservation. En I. T. Sandlund, K. Hindlar y A. H. D. Brown (eds.), *Conservation of biodiversity for sustainable development*, pp. 219-239. Elsevier Science Publishers, Amsterdam.
- Búrquez, A. y A. Martínez-Yrizar. 2006. Conservation and Landscape Transformation northwestern Mexico: Status and future of biological reserves, En R. S. Felger, y B. Broyles (eds). *Dry borders: Great Natural Areas of the Gran Desierto and Upper Gulf of California*, pp. 465-475 + bibliografía. University of Utah Press.
- Búrquez, A., A. Martínez-Yrizar, R. S. Felger y D. Yetman. 1999. Vegetation and habitat diversity at the southern edge of the Sonoran Desert. En R. H. Robichaux (ed.). *Ecology*

- of *Sonoran Desert plants and plants communities*, pp. 36-67. University of Arizona Press. Tucson, Arizona.
- Bustamante, E. y A. Búrquez. 2008. Effects of plant size and weather on the flowering phenology of the organ pipe cactus (*Stenocereus thurberi*). *Annals of Botany*, 102: 1019-1030.
- Bustamante, E., A. Casas y A. Búrquez. 2010. Geographic variation in reproductive success of *Stenocereus thurberi* (Cactaceae): effects of pollination timing and pollinator guild. *American Journal of Botany*, 97(12): 1-11.
- Casas, A., J. Caballero, A. Valiente-Banuet. 1999. Use, management and domestication of columnar cacti in south-central Mexico: a historical perspective. *Journal of Ethnobiology*, 19: 71-95.
- Casas, A., J. Cruse-Sanders, E. Morales, A. Otero-Arnaiz y A. Valiente-Banuet. 2006. Maintenance of phenotypic and genotypic diversity in managed populations of *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) by indigenous peoples in Central Mexico. *Biodiversity and Conservation*, 15: 879-898.
- Clark-Tapia, R., C. A. Corrado, L. E. Eguiarte y F. Molina-Freaner. 2005. Clonal diversity and distribution in *Stenocereus eruca*, a narrow endemic cactus of the Sonoran desert. *American Journal of Botany*, 92: 272-278.
- Clark-Tapia, R. y F. Molina-Freaner. 2003. The genetic structure of a columnar cactus with a disjunct distribution: *Stenocereus gummosus* in the Sonoran desert. *Heredity*, 90: 443-450.
- Cockerham, C. C. 1969. Variance of gene frequencies. *Evolution*, 23: 72-83.
- Cockrum, E. L. 1991. Seasonal distribution of northwestern populations of the long-nosed bats, *Leptonycteris sanborni* family Phyllostomidae. *Anales del Instituto de Biología, UNAM. Serie Zoología*, 62: 181-202.
- Crow, J.F. y K. Aoki. 1984. Group selection for a polygenic behavioral trait: estimating the degree of population subdivision. *Proceedings of the Natural Academy of Sciences USA*, 81: 6073-6077.
- Doyle, J. J. y J. L. Doyle, 1987. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochemistry Bulletin*, 19: 11-15.
- Eguiarte, L. E., V. Souza y A. Silva-Montellano. 2000. Evolución de la familia Agavaceae: Filogenia, biología reproductiva y genética de poblaciones. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 66: 131-150.
- Ellstrand N. C. 1992. Gene flow among seed plant populations. *New Forests*, 6: 241-256.

- Ennos R. A. 1994. Estimating the relative rates of pollen and seed migration among plant populations. *Heredity* 72: 250-259
- Excoffier, L., G. Laval y S. Schneider. 2005. Arlequin ver. 3.0: An integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics Online*, 1: 47-50.
- Figueredo, C. J., J. M. Nassar, A. E. García-Rivas y J. A. González-Carcacía. 2010. Population genetic diversity and structure of *Pilosocereus tillianus* (Cactaceae, Cereeae), a columnar cactus endemic to the Venezuelan Andes. *Journal of Arid Environments*, 74: 1392-1398.
- Fleming, T. H. y J. N. Holland. 1998. The evolution of obligate mutualisms: the senita and senita moth. *Oecologia*, 114: 368-378.
- Fleming T. H., C. T. Sahley, J. N. Holland, J. D. Nason y J. L. Hamrick. 2001. Sonoran desert columnar cacti and the evolution of generalized pollination systems. *Ecological Monographs*, 71: 511-530
- Hamrick, J. L. 1982. Plant population genetics and evolution. *American Journal of Botany*, 69: 1685-1693.
- Hamrick, J. L. y M. J. V. Godt. 1989. Allozyme diversity in plant species. En A. H. D. Brown, M.T. Clegg, A. L. Kahler y B.S. Weir (eds.), *Plant Population Genetics, Breeding and Genetic Resources*, pp. 43–63. Sinauer, Sunderland.
- Hamrick, J. L. y M. J. V. Godt. 1996. Effects of life history traits on genetic diversity in plant species. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Biological Sciences*, 351: 1291-1298.
- Hamrick, J. L., M. J. W. Godt y S. L. Sherman-Broyles. 1992. Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species. *New Forests*, 6: 95-124.
- Hamrick, J. L., J. D. Nason, T. H Fleming y J. F. Nassar. 2002. Genetic diversity in columnar cacti. En T. Fleming y A. Valiente (eds.), *Columnar cacti and their mutualist: evolution, ecology, and conservation*, pp. 122-133. University of Arizona Press, Tucson, Arizona, USA.
- Hartl, D. L. y A. G. Clark. 1997. Principles of population genetics. 3rd edition. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Mass.
- Horner, M., T. Fleming y C. Sahley. 1998. Foraging behaviour and energetics of a nectar-feeding bat, *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Zoology*, 244: 575-586.
- Loveless, M. D. y J. L. Hamrick. 1984. Ecological determinants of the genetic structure in plant populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15: 65-95.

- Lynch, M. y B. G. Milligan, 1994. Analysis of population genetic structure with RAPD markers. *Molecular Ecology*, 3: 91-99.
- Manly, B. F. J. 1991. *Randomization and Monte Carlo Methods in Biology*. Chapman and Hall, London.
- Miller, M. P. 1997. Tools for Population Genetic Analyses (TFPGA) 1.3: A windows program for the analysis of allozyme and molecular population genetic data. Computer software distributed by author.
- Moraes, E. M., A. G. Abreu, S. C. S. Andrade, F. M. Sene y V. N. Solferini. 2005. Population genetic structure of two columnar cacti with a patchy distribution in eastern Brazil. *Genetica*, 125: 311-323.
- Nason, J. D., J.L. Hamrick y T. H. Fleming. 2002. Historical vicariance and postglacial colonization effects on the evolution of genetic structure in *Lophocereus*, a Sonoran desert columnar cactus. *Evolution*, 56: 2214-2226.
- Nassar, J. M., J. L. Hamrick, T. H. Fleming. 2001. Genetic variation and population structure of the mixed-mating cactus, *Melocactus curvispinus* (Cactaceae). *Heredity*, 87: 69-79.
- Nassar, J. M., J. L. Hamrick y T. H. Fleming. 2002. Allozyme diversity and genetic structure of leafy cactus (*Pereskia guamacho*, Cactaceae). *Journal of Heredity*, 93: 193-200.
- Nassar, J. M., J. L. Hamrick y T. H. Fleming. 2003. Population genetic structure of Venezuelan chiropterophilous columnar cacti (Cactaceae). *American Journal of Botany*, 90: 1628-1637.
- Nei, M. 1972. Genetic distance between populations. *The American Naturalist*, 106(949): 283-292.
- Nybom, H. 2004. Comparison of different nuclear DNA markers for estimating intraspecific genetic diversity in plants. *Molecular Ecology*, 13: 1143-1155.
- Nybom, H. y I. Bartish, 2000. Effects of life history traits and sampling strategies on genetic diversity estimates obtained with RAPD marker in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 3: 93-114.
- Oddou-Muratorio S., R. J. Petit, B. Le Guerroue, D. Guesnet y B. Demesure. 2001. Pollen-versus seed-mediated gene flow in a scattered forest tree species. *Evolution*, 55: 1123-1135.
- Otero-Arnaiz, A., A. Casas, J. L. Hamrick y J. Cruse-Sanders. 2005. Genetic variation and evolution of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) under domestication in the Tehuacán Valley, central Mexico. *Molecular Ecology*, 14: 1603-1611.
- Parker, K. C. y J. L. Hamrick. 1992. Genetic Diversity and clonal structure in a columnar cactus, *Lophocereus schottii*. *American Journal of Botany*, 79: 86-96.

- Parra, F., N., A. Casas, J. M. Peñaloza- Ramírez, A. C. Cortés-Palomec, V. Rocha-Ramirez y A. González-Rodríguez. 2010. Evolution under domestication: ongoing artificial selection and divergence of wild and management *Stenocereus pruinosus* (Cactaceae) populations in the Tehuacán Valley, Mexico. *Annals of Botany*, 106: 483-496.
- Parra, F., N. Perez-Nasser, R. Lira, D. Pérez-Salicrup, A. Casas. 2008. Population genetics and process of domestication of *Stenocereus pruinosus* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, México. *Journal of Arid Environments*, 72: 1997-2010.
- Pinkawa, D. J. y B. D. Parfitt. 1982. Chromosome number in some cacti of western North America. IV. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 109(2): 121-128.
- Raymond, M. y F. Rousset. 1995. An exact test for population differentiation. *Evolution*, 49: 1280-1283.
- Rojas-Martínez, A., A. Valiente-Banuet, M. del C. Arizmendi, A. Alcántara-Eguren y H. T. Arita. 1999. Seasonal distribution of the long-nosed bat (*Leptonycteris curasoae*) in North America: Does a generalized migration pattern really exist? *Journal of Biogeography*, 26: 1065-1077.
- Sahley, C. T. 1996. Bat and hummingbird pollination of an autotetraploid columnar cactus, *Weberbauerocereus weberbaueri* (Cactaceae). *American Journal of Botany*, 83: 1329-1336.
- Slatkin, M. 1985. Gene flow in natural populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16: 393-430.
- Slatkin, M. 1993. Isolation by distance in equilibrium and non-equilibrium populations. *Evolution*, 47: 264-279.
- Sosa, V. J. 1997. *Seed dispersal and recruitment ecology of columnar cacti in the Lower Sonoran Desert*. Tesis de doctorado, University of Miami, Coral Gables.
- Tinoco, A., A. Casas, R. Luna y K. Oyama. 2005. Population genetics of *Escontria chiotilla* in wild and silvicultural managed populations in the Tehuacán Valley, Central Mexico. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 52: 525-538.
- Turner, R. M., J. E. Bowers y T. L. Burgess. 1995. *Sonoran Desert Plants: an ecological atlas*. The University of Arizona Press. Tucson, Arizona.
- Valera A., y L. Falcón. 2007. Extracción de ácidos nucleicos. En L. E. Eguiarte, V. Souza y X. Aguirre (comps), *Ecología Molecular*, pp. 499-516. SEMARNAT-INE-UNAM-CONABIO.
- Yetman, D. y A. Búrquez. 1996. A tale of two species: speculation on the introduction of *Pachycereus pringlei* in the Sierra Libre, Sonora, Mexico by *Homo sapiens*. *Desert Plants*, 12: 23-32.

- Yetman, D. y T. R. Van Devender. 2002. *Mayo ethnobotany: land, history, and traditional knowledge in northwest Mexico*. University of California Press. California.
- Yetman, D. 2007. *The great cacti: biogeography and ethnobotany of columnar cacti*. University of Arizona Press, EUA.
- Weir, B. S. y C. C. Cockerham. 1984. Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution*, 38: 1358-1370.
- Wright, S. 1951. The genetical structure of populations. *Annals of Eugenetics*, 15: 323-354.
- Zietkiewicz, E., A. Rafalski y D. Labuda. 1994. Genome fingerprinting by Simple Sequence Repeat (SSR)-Anchored polimerase chain reactions amplification. *Genomics*, 20: 176-183.

Tabla 1. Localización geográfica, elevación y tipo de vegetación en las poblaciones de *Stenocereus thurberi* utilizadas para los análisis genéticos en este estudio. N = número de individuos muestreados. SN = Sitio Norte, SC = Sitio Central, SS = Sitio Sur.

Población	N	Latitud norte	Latitud oeste	Altitud (msnm)	Vegetación
Sonoyta (SN)	44	31°48'17''	112°51'56''	512	Altiplano de Arizona ¹
Magdalena	45	30°40'57''	110°58'46''	964	Altiplano de Arizona ¹
Carbó (SC)	42	29°34'06''	111°05'29''	501	Planicies de Sonora ¹
Kino	30	28°52'56''	112°01'39''	60	Costa central del Golfo de California ¹
Tecoripa	30	28°37'50''	109°57'42''	411	Matorral del piedemonte ³
Guásimas	43	27°52'10''	110°28'55''	5	Costa central del Golfo de California ^{1,2}
Tayopa	40	28°20'16''	109°13'06''	730	Selva baja caducifolia
Las Bocas (SS)	43	26°38'12''	109°18'39''	15	Matorral costero ³

¹Desierto Sonorense de acuerdo a Shreve (1951). ²Transición con matorral costero.

³Actualmente no forma parte del Desierto Sonorense (ver Búrquez *et al*, 1999).

Tabla 2. Variación genética obtenida para cada una de las poblaciones, a partir de la heterocigosis esperada (H_{pop}) \pm E.E.M. y porcentaje de loci polimórficos (% P) con el criterio del 95% de confianza, así como para el total de las poblaciones (H_{sp}). N = número de individuos.

Población	N	H_{pop}	%P
Sonoyta (Sitio Norte)	44	0.203 \pm 0.018	61.62
Magdalena	45	0.161 \pm 0.017	53.53
Carbó (Sitio Central)	42	0.187 \pm 0.017	56.56
Kino	30	0.147 \pm 0.018	44.44
Tecoripa	30	0.178 \pm 0.018	54.54
Guásimas	43	0.146 \pm 0.018	41.41
Tayopa	40	0.164 \pm 0.016	54.54
Las Bocas (Sitio Sur)	43	0.175 \pm 0.017	53.53
<i>Total</i>	<i>317</i>	<i>$H_{sp}=0.207\pm0.016$</i>	<i>66.66</i>

Tabla 3. Valores de F_{ST} pareados (debajo de la diagonal) y Nm (arriba de la diagonal) para las ocho poblaciones estudiadas. Todos los valores son significativos ($P < 0.001$). $Nm = 0.25((1/F_{ST}) - 1)$. SN = Sitio Norte, SC = Sitio Central, SS = Sitio Sur.

	1	2	3	4	5	6	7	8
1 Sonoyta (SN)	0	2.00836	1.72316	0.88482	1.11537	1.30376	2.03728	1.3872
2 Magdalena	0.1107	0	1.3872	1.08618	1.13735	2.64352	1.12212	1.0548
3 Carbó (SC)	0.1267	0.1527	0	1.09264	1.28846	0.82066	1.67604	2.8907
4 Kino	0.2203	0.1871	0.1862	0	1.45648	0.81883	0.88533	0.95715
5 Tecoripa	0.1831	0.1802	0.1625	0.1465	0	0.84553	0.7675	1.07205
6 Guásimas	0.1609	0.0864	0.2335	0.2339	0.2282	0	0.68668	0.7484
7 Tayopa	0.1093	0.1822	0.1298	0.2202	0.2457	0.2669	0	1.63111
8 Las Bocas (SS)	0.1527	0.1916	0.0796	0.2071	0.1891	0.2504	0.1329	0

Tabla 4. Resumen del análisis de varianza molecular (AMOVA) efectuado con 99 loci ISSRs en ocho poblaciones de *Stenocereus thurberi*. Estadístico $\Phi_{FST} = 0.1951$. * $P < 0.001$

Fuente de variación	g.l.	Suma de cuadrados	Componentes de la varianza	Porcentaje de variación
Entre poblaciones	7	728.323	2.38454 Va	19.51*
Dentro de poblaciones	309	3040.63	9.84023 Vb	80.49*
<i>Total</i>	316	3768.953	12.22476	

Tabla 5. Distancias genéticas de Nei (diagonal superior) y geográficas en km (diagonal inferior) entre las ocho poblaciones estudiadas de *Stenocereus thurberi*. SN = Sitio Norte, SC = Sitio Central, SS = Sitio Sur.

	1	2	3	4	5	6	7	8
1 Sonoyta (SN)	-	0.0282	0.0364	0.0655	0.0561	0.0414	0.0284	0.0436
2 Magdalena	222.06	-	0.0390	0.0446	0.0462	0.0174	0.0449	0.0497
3 Carbó (SS)	299.40	117.00	-	0.0492	0.0453	0.0630	0.0328	0.0196
4 Kino	333.29	217.00	119.00	-	0.0351	0.0552	0.0557	0.0539
5 Tecoripa	448.00	240.00	151.00	203.00	-	0.0583	0.0706	0.0522
6 Guásimas	493.00	227.00	197.00	288.00	99.00	-	0.0698	0.0666
7 Tayopa	520.00	304.00	227.00	187.00	79.00	134.00	-	0.0324
8 Las Bocas (SS)	668.00	470.00	368.00	364.00	230.00	178.00	189.00	-

Tabla 6. Estimaciones de diversidad genética a nivel de especie y de población en 22 especies de cactáceas columnares reportadas hasta el 2010. N= número de poblaciones muestreadas.

Especie	Marcador	N	Variación genética				Localidad	Fuente
			%P _{sp}	%P _{pop}	H _{sp}	H _{pop}		
<i>Carnegiea gigantea</i>	Isoenzimas	16	93.3	54	0.129	0.116	Norteamérica	Hamrick et al 2002
<i>Cereus repandus</i>	Isoenzimas	14	94.1	71	0.242	0.170	Venezuela	Nassar et al. 2003
<i>Escontria chiotilla</i>	Isoenzimas	3	-	36	-	0.134	Sur-Centro México	Tinoco et al. 2005
<i>Facheiroa squamosa</i>	Isoenzimas	1	92.8	93	0.401	0.401	Brazil	Moraes et al. 2005
<i>Lophocereus schottii</i>	Isoenzimas	8	44.4	34	0.145	0.126	Norteamérica	Parker y Hamrick, 1992
<i>Lophocereus schottii</i>	Isoenzimas	21	90.3	50	0.214	0.144	Norteamérica	Hamrick et al., 2002
<i>Lophocereus schottii</i>	Isoenzimas	21	90.6		0.226		Norteamérica	Nason et al. 2002
<i>Pachycereus gatesii</i>	Isoenzimas	-	-	66	-	0.153	EUA	Nason et al., 2002
<i>Pachycereus pringlei*</i>	Isoenzimas	19	91.7	62	0.212	0.200	Norteamérica	Hamrick et al 2002
<i>Polaskia chichipe</i>	Isoenzimas	-	-	-	-	0.504	Sur-Centro México	Casas et al. 2007
<i>Polaskia chichipe</i>	Microsatelites	2	-	-	-	0.631	Sur-Centro México	Otero-Arnaiz et al., 2005
<i>Polaskia chende</i>	Isoenzimas	-	-	-	-	0.542	Sur-Centro México	Parra et al., 2008
<i>Praecereus euchlorus</i>	Isoenzimas	6	88.2	92	0.443	0.397	Brazil	Moraes et al. 2005
<i>Pilosocereus aureispinus</i>	Isoenzimas	1	70.5	71	0.284	0.284	Brazil	Moraes et al. 2005
<i>Pilosocereus lanuginosus*</i>	Isoenzimas	10	91.3	76	0.274	0.253	Venezuela	Nassar et al. 2003
<i>Pilosocereus machrisii</i>	Isoenzimas	6	78.9	82	0.380	0.373	Brazil	Moraes et al. 2005
<i>Pilosocereus vilaboensis</i>	Isoenzimas	1	70.5	70.5	0.292	0.292	Brazil	Moraes et al. 2005
<i>Pilosocereus tillianus</i>	Isoenzimas	2	100	98	0.352	0.35	Venezuela	Figueredo et al., 2010
<i>Stenocereus eruca^a</i>	RAPD	4	76	72	-	0.277	Norteamérica	Clark-Tapia et al., 2005
<i>Stenocereus griseus</i>	Isoenzimas	15	100	57	0.182	0.161	Venezuela	Nassar et al. 2003
<i>Stenocereus gummosus</i>	Isoenzimas	12	-	75	-	0.261	Norteamérica	Clark-Tapia y Molina-Freaner, 2003
<i>Stenocereus pruinosus</i>	isoenzimas	3	-	100	-	0.580	Sur-Centro México	Parra et al., 2008
<i>Stenocereus pruinosus</i>	Microsatelites	3	-	-	-	0.720	Sur-Centro México	Parra et al., 2010
<i>Stenocereus thurberi</i>	Isoenzimas	20	83.8	62	0.201	0.169	Norteamérica	Hamrick et al., 2002
<i>Stenocereus thurberi</i>	ISSR	8	66.7	54	0.207	0.175	Norteamérica	Este estudio
<i>Stenocereus stellatus</i>	Isoenzimas	6	-	86	-	0.253	Sur-Centro México	Casas et al., 2006
<i>Weberbaurocereus weberbaueri*</i>	Isoenzimas	1	-	-	-	0.257	Perú	Sahley, 1996

Nota: En los estudios en los que se han incluido poblaciones silvestres y con algún tipo de manejo (in situ o ex situ), solo fueron incluidos los datos de las poblaciones silvestres. *Especies poliploides. ^aEsta especie no es un cactus columnar propiamente, crece de manera postrada.

Pies de figura

Figura 1. Distribución geográfica de *Stenocereus thurberi* (modificada de Turner *et al.*, 1995) y localización de las 8 poblaciones estudiadas (estrellas).

Figura 2. Resultados del análisis de correlación de Pearson entre la latitud y la heterocigosis poblacional promedio.

Figura 3. Dendrograma construido por medio del algoritmo UPGMA basado en las distancias genéticas de Nei (1972) de las ocho poblaciones estudiadas de *S. thurberi*. En la parte superior de cada nodo se muestra el valor de las distancias genéticas y en la parte inferior el valor de “bootstrap” que lo soporta.

Figura 4. Prueba de mantel para evaluar el aislamiento por distancia entre cada par de poblaciones, obtenida a partir de las distancias genéticas de Nei (1972) y las distancias geográficas (en Kilometros).

Figura 1.

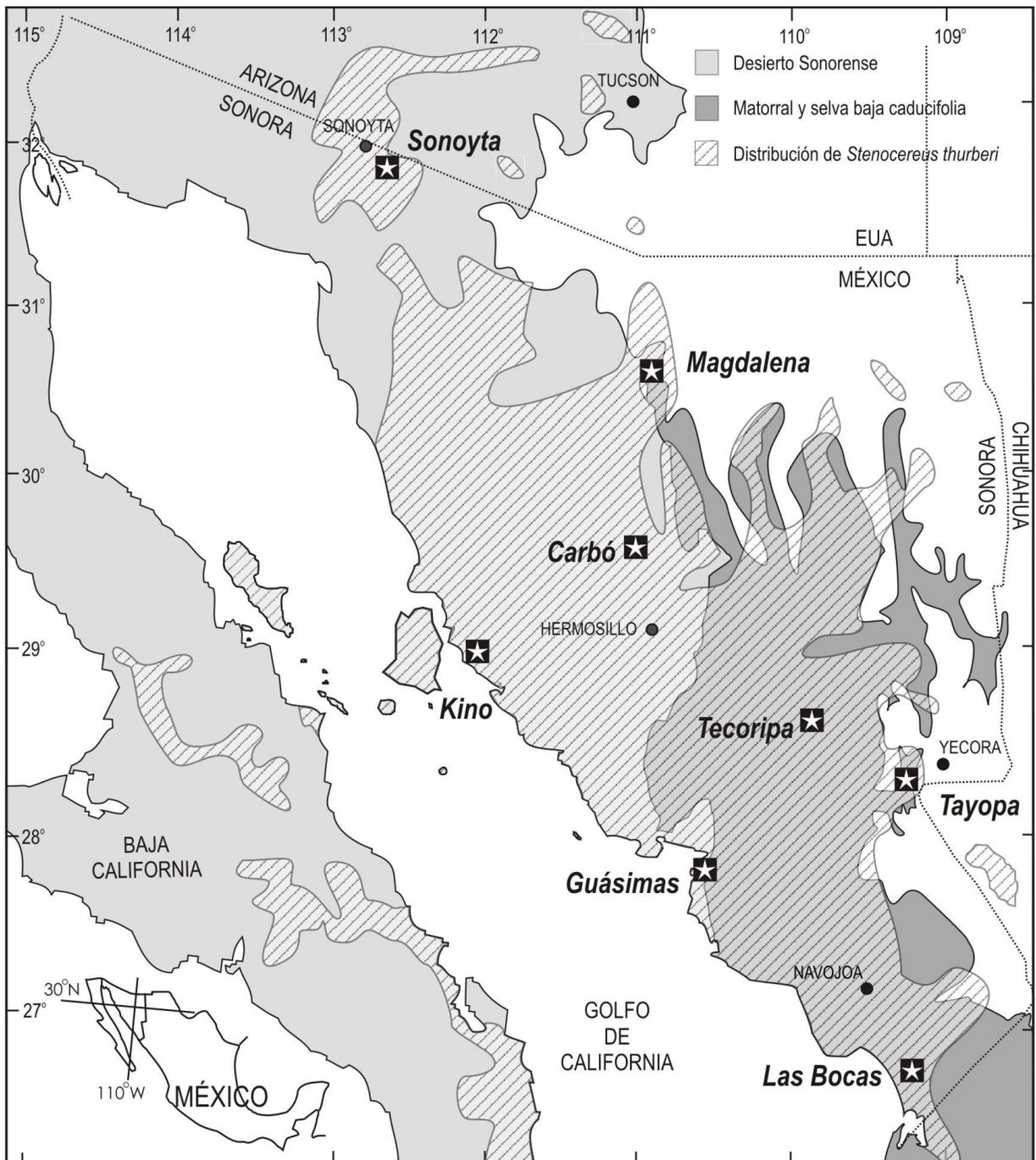


Figura 2.

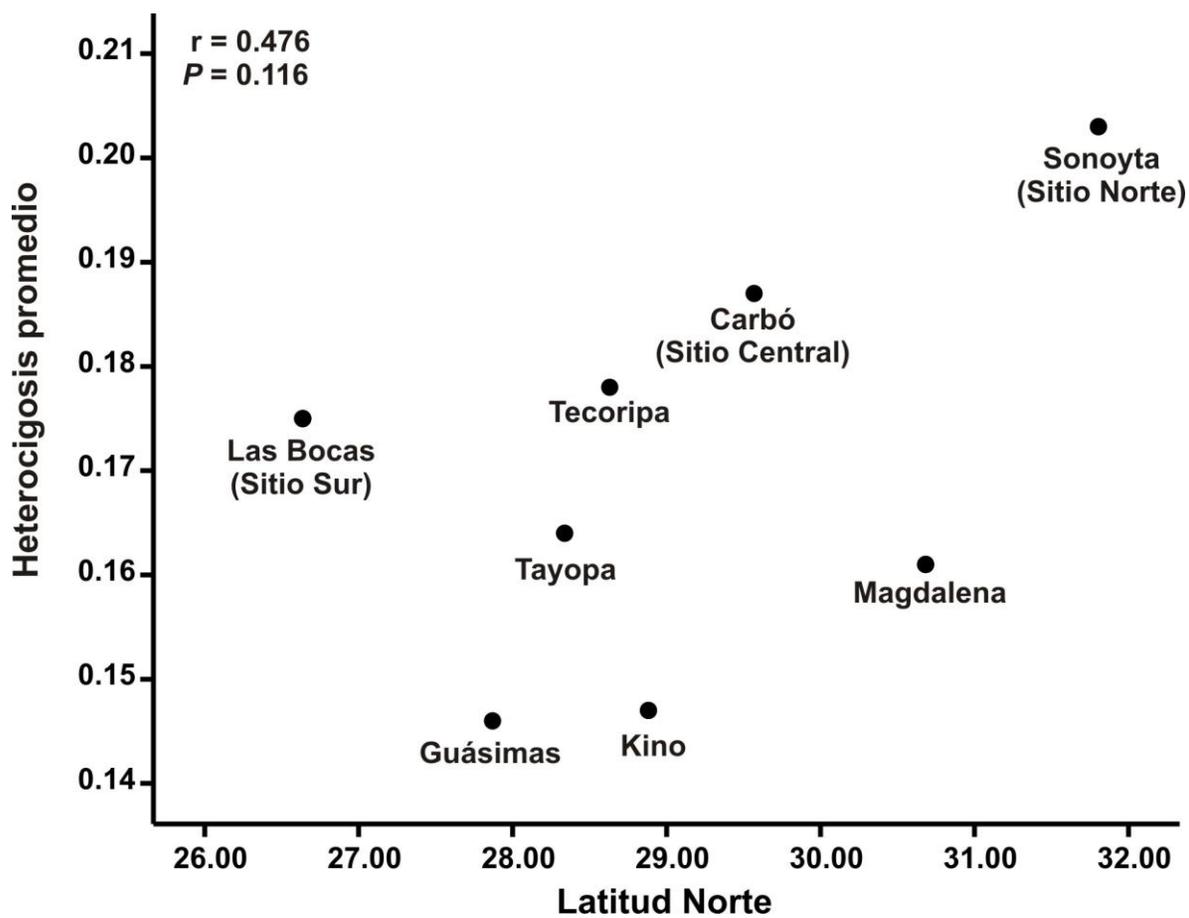


Figura 3.

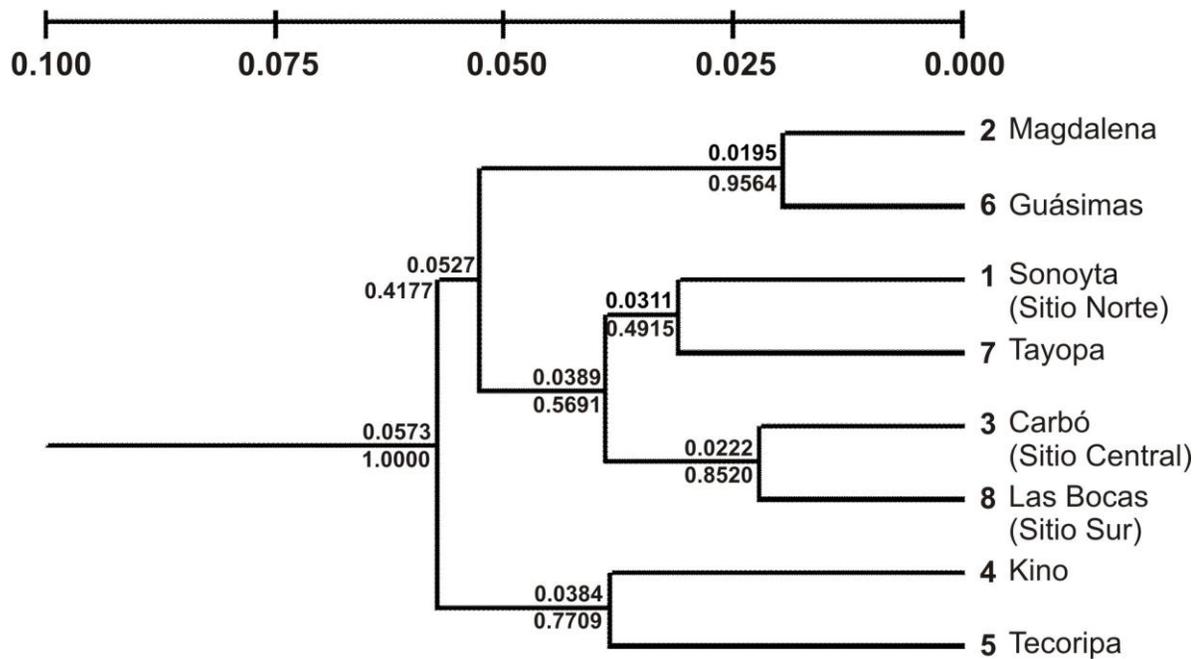
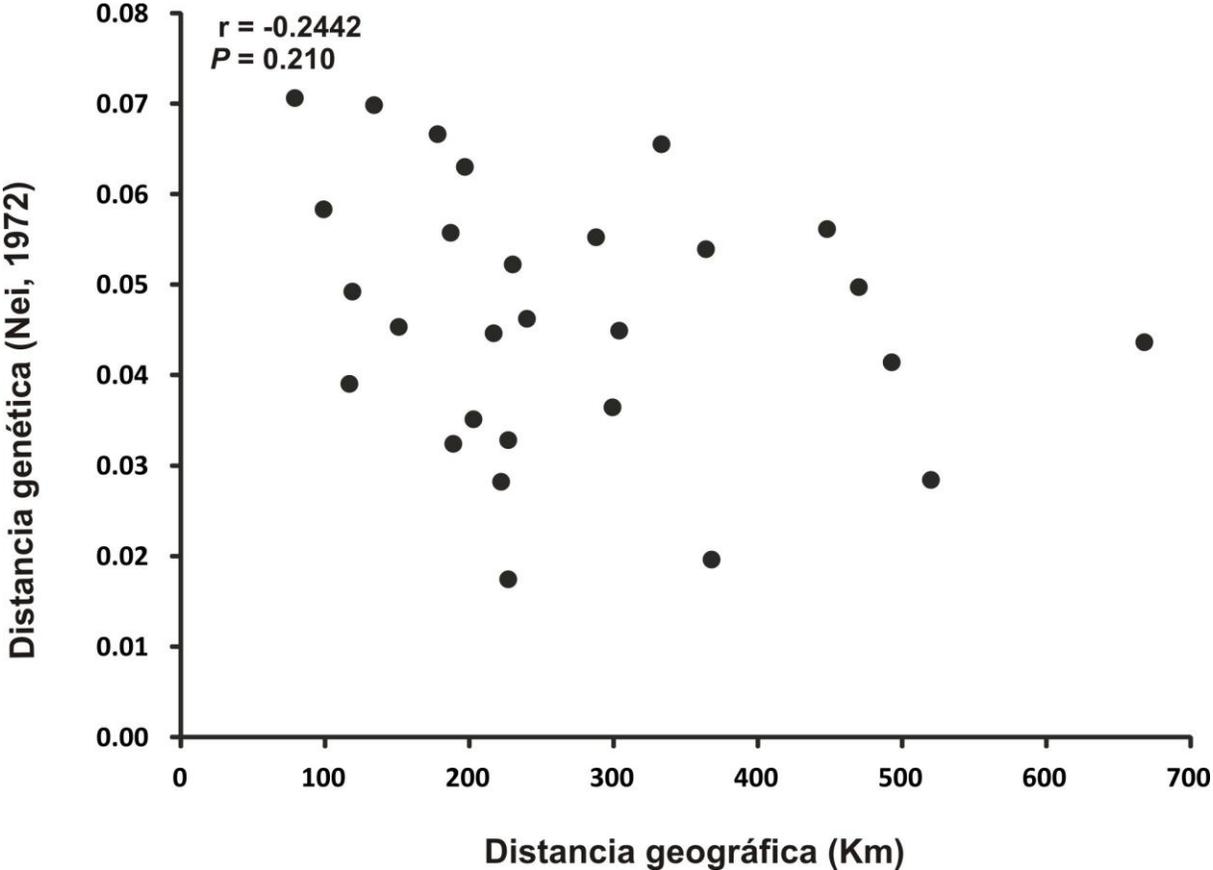


Figura 4.



CAPÍTULO 6



CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

Los ecosistemas áridos están dominados por plantas perenes que, dentro de los límites impuestos por la distribución de características determinadas por los filtros ambientales, varían en la forma de crecimiento, fenología y estrategias de historia de vida. Las especies exhiben respuestas comunes y específicas a la variación ambiental (biótica y abiótica). Esta variación espacial y temporal en las condiciones ambientales, como las temperaturas extremas, la imprevisibilidad de la precipitación, la asociación con plantas nodrizas, y la presión de los herbívoros, regulan fuertemente tanto la estructura como la dinámica de las especies perenes en las comunidades desérticas. La diferenciación causada por dicha variación ambiental, no se observa únicamente en las grandes escalas de biomas y comunidades (distribución de características entre especies), sino también en las escalas de poblaciones e individuos, donde las diferencias se reflejan principalmente en términos de la adecuación individual, y por lo tanto, en la dinámica de las poblaciones y la evolución de historias de vida.

Esta tesis es un estudio monográfico de una especie perene con amplia distribución del Desierto Sonorense: *Stenocereus thurberi*. El enfoque comparativo a escala geográfica de este trabajo nos ha permitido entender mejor las características de historia de vida que aparentemente cambian en espacio y tiempo por la variación en los factores abióticos y especialmente de sus interacciones con animales y otras plantas. A partir de los datos obtenidos sobre la estructura poblacional, el éxito reproductivo y la estructura genética es posible derivar aquellos aspectos que resultan relevantes para la evolución de esta especie, y que también podrán ser utilizados para diseñar medidas apropiadas de uso y conservación.

6.1. Descubrimientos claves y sus implicaciones

6.1.1. Aspectos demográficos

En el capítulo 2 de esta tesis, se exploran los efectos de la densidad, estructura poblacional y fecundidad de los individuos en la dinámica poblacional de 3 poblaciones, una central y dos marginales. Contrario a lo que se esperaría según la teoría de poblaciones periféricas versus centrales, la población Central es la que presenta la mas baja densidad de individuos. Sin embargo, los individuos de la población Central, son los que tienen la mas alta fecundidad promedio, lo cual esta asociado con el incremento en el tamaño de los individuos (Capítulo 3), coincidiendo con la hipótesis de que en las poblaciones periféricas existe una disminución en el desarrollo y la fecundidad de los individuos comparativamente con las poblaciones centrales. Aún así, el carácter multimodal de la estructura de tamaños indica que el reclutamiento de individuos es episódico y que ninguna de las poblaciones muestra una estructura estable de edades. En este contexto, para afinar las estimaciones

demográficas es necesario medir por periodos más largos la tasa de crecimiento de individuos de diferentes categorías de tamaño para poder establecer una correlación confiable entre edad y tamaño. En este caso particular –poblaciones con reclutamiento episódico– es recomendable continuar estudios a largo plazo para poder tener un mejor entendimiento de la dinámica poblacional y los efectos que pueden tener sobre los parámetros demográficos la variación en las condiciones climáticas durante el reclutamiento, crecimiento y reproducción de los individuos. Ya que el pitayo es una especie de larga vida y de crecimiento lento, se requiere de un periodo extenso de monitoreo que permita inferir con mayor certeza los procesos que influyen mayormente en la dinámica poblacional de esta especie.

6.1.2. Ecología reproductiva

Los resultados del estudio sobre la ecología reproductiva (Capítulos 3 y 4) sugieren que en un contexto general *S. thurberi* tiene un buen desempeño reproductivo, relacionado con un sistema reproductivo estricto de entrecruza y con la eficiencia de los polinizadores. Sin embargo, a nivel local, contrario a lo que sucede en las poblaciones del norte y centro de su distribución, observamos que las poblaciones del sur tienen una baja predictibilidad de la llegada de los polinizadores migratorios; principalmente murciélagos. En esta población, existe limitación de polinizadores, que finalmente afecta la producción total de frutos y semillas. Por lo tanto, el tiempo de llegada, el número, y la disponibilidad de polinizadores son factores importantes que deben tomarse en cuenta para la conservación de la especie. En este sentido, los resultados no apoyan la percepción propuesta –ampliamente citada en la literatura– de un gradiente de especialización-generalización sur-norte en la polinización de cactáceas columnares.

La variación en el tiempo de floración y el esfuerzo reproductivo (Capítulo 3), particularmente la variación a lo largo de un gradiente, sugiere una fuerte presión de selección relacionada con la llegada de los polinizadores migratorios y la economía de agua en un ambiente desértico. Además de la variación a escala geográfica, a nivel local también existe variación en los tiempos de floración y en el esfuerzo reproductivo. La probabilidad de florecer es altamente variable y es dependiente del tamaño de los individuos. Los individuos pequeños se reproducen por tiempos cortos y con menor intensidad que los individuos grandes. Esto sugiere una estrategia de “bet hedging” donde los individuos grandes se reproducen más intensamente y por más tiempo. Asimismo, el tamaño de la planta no solo tiene un efecto directo en la fecundidad individual, sino que también puede influir en el tiempo de floración y por lo tanto, puede afectar indirectamente su capacidad reproductiva.

Dado el efecto del tamaño de las plantas, vemos que la estructura poblacional influye directamente en la fenología floral. Las poblaciones con muchos individuos jóvenes tienen distintos patrones fenológicos a los que tienen las poblaciones con muchos individuos adultos.

Conjuntamente con el tamaño de las plantas, el estado del tiempo previo a la floración, incluso hasta casi un año antes de la floración, tiene un efecto decisivo en la fenología reproductiva. Contrario a lo que se piensa para ambientes desérticos, la precipitación no es el principal factor que controla el tiempo de inicio y la duración de la floración en esta especie, otros factores como la varianza y el promedio de las temperaturas mínimas y máximas tienen un mayor efecto.

Considerando el efecto del tamaño de las plantas y de las condiciones climáticas en la fenología reproductiva, es relevante considerar la variación en el tamaño de las plantas cuando se estudia el efecto del tiempo de floración en el éxito reproductivo. Las presiones de selección relacionadas con la llegada de los polinizadores migratorios, el clima y la disponibilidad de recursos en un ambiente desértico, parecen estar más relajadas en las poblaciones donde los individuos tienen tallas grandes; al mismo tiempo, dado que otros estudios han mostrado variación significativa en la fecha de inicio de floración como resultado del cambio climático, los estudios a largo plazo son necesarios para tener un mejor entendimiento de la evolución del tiempo de floración en *S. thurberi*, que a su vez puede modificar su interacción con los polinizadores migratorios.

En el Capítulo 4 se discute específicamente el efecto del tipo de polinizadores y el tiempo de la polinización en el éxito reproductivo de *S. thurberi*. En esta especie, como lo indica su síndrome de polinización quiropterofilo, los murciélagos son los principales polinizadores. Sin embargo, los polinizadores diurnos contribuyen de manera importante en la producción de frutos, lo cual es particularmente notable en la población sureña donde los polinizadores diurnos llegan a ser responsables de la mayor parte de la producción de frutos en algunas fechas.

La polinización de *S. thurberi* es muy variable en espacio y tiempo. Conocer quiénes son los polinizadores efectivos y como varía en espacio y tiempo la identidad de los mismos, es importante. Las comparaciones entre los frutos de las polinizaciones naturales y las cruces manuales indican que hay un mayor efecto en el éxito reproductivo relacionado con el efecto de los polinizadores que con la limitación de recursos. Independientemente de la población, los murciélagos siempre son los mejores polinizadores. Sin embargo, en algunas poblaciones los murciélagos nectarívoros son abundantes y constantes durante toda la temporada, pero en otras poblaciones faltan porque nunca llegan a estos sitios, o porque los

murciélagos, dados su carácter migratorio, tienen un tiempo de llegada variable. En esos sitios, el éxito reproductivo depende de otros polinizadores generalistas como aves percheras, colibríes y esfingidos. Las poblaciones como las del Sur donde los murciélagos están ausentes la mayor parte de la estación reproductiva, resultan con mayores niveles de limitación de polen.

La polinización por murciélagos es por mucho más eficiente que los servicios de polinización que provee cualquier otro visitante floral, aunque la ausencia de murciélagos no parece tan relevante como se pensaba. Por ejemplo, ajustes simples en el momento del cierre de la flor permiten la producción exitosa de frutos y semillas por los polinizadores diurnos, sugiriendo una estrategia de “bet-hedging” para la persistencia de las poblaciones; lo que Herbert Baker (1961) llamó “safeguard pollination mechanisms”. En este caso, el éxito reproductivo puede ser diferido temporalmente dependiendo de la abundancia de uno u otro tipo de polinizador.

La variación en el sistema de polinización (composición de los polinizadores, variación espacial en la eficiencia de los polinizadores, y éxito reproductivo) encontrada en este estudio, no apoya la hipótesis de que existe una variación latitudinal de polinización generalista (norte- áreas subtropicales) a especialista (sur-áreas tropicales) como ha sido sugerida en otros estudios para cactáceas columnares. La alta dependencia de polinización por murciélagos en las poblaciones del norte y centrales, y la ausencia de murciélagos durante la mayor parte del tiempo en la población del sur, son una clara indicación de que los movimientos migratorios y la actividad de polinización por murciélagos es mucho más complejo que un simple movimiento de sur a norte.

6.1.3. Variación genética y flujo génico

Stenocereus thurberi presenta un alto nivel de variación genética (Capítulo 5), que es consistente con un sistema de polinización cruzada. En condiciones naturales, el transporte de polen es efectuado principalmente por murciélagos que se caracterizan por ser sumamente móviles. Gracias a estos polinizadores, que también son los dispersores de semillas (junto algunas aves percheras) el flujo génico entre las poblaciones es suficiente como para evitar que exista una fuerte diferenciación poblacional, explicando así el hecho de que la mayor parte de la variación genética de la especie se encuentre al interior de las poblaciones.

El valor de flujo génico de *S. thurberi* ($Nm > 1$) indica que la especie está poco estructurada genéticamente. De acuerdo a estos resultados, tampoco se encontró correlación entre la distancia geográfica y la distancia genética, esto es, no existe

aislamiento por distancia. Aún así, los niveles de flujo génico entre algunas poblaciones pueden ser relativamente pequeños y entre otras alto, lo que apunta a considerar el papel de las rutas migratorias y de forrajeo de los murciélagos. Los valores de flujo génico entre poblaciones pueden ser un indicador de estas rutas aun cuando no estén cercanas geográficamente. Estas diferencias en cuanto a la correlación genética y geográfica se pueden asociar con los corredores biológicos por los cuales se desplazan los murciélagos nectarívoros que utilizan principalmente especies de cactáceas columnares, Agavoideae, y Bombacoideae como fuentes de néctar. La separación parcial en la fenología floral de las poblaciones de *S. thurberi* (Capítulo 3) probablemente obedece también a estos movimientos migratorios de carácter global y local, indicando el importante papel que juegan los polinizadores en la estructura genética poblacional.

La alta diversidad genética observada en las poblaciones sugiere que las poblaciones poseen la variación necesaria para responder evolutivamente a cambios ambientales. Por lo tanto, la conservación de las poblaciones en un contexto genético no necesariamente debe incluir todos los hábitats en los que se encuentra la especie. Sin embargo, la dependencia de los polinizadores para garantizar el éxito reproductivo, hace necesario considerar como estrategia de conservación la integridad de los corredores migratorios.

6.2. Investigación futura recomendada

La investigación ecológica y genética futura sobre *S. thurberi* debe enfocarse en las poblaciones que se encuentran en la península de Baja California y en las islas del Mar de Cortez, de las cuales se sabe poco o nada. Específicamente, se recomienda realizar estudios detallados sobre la disponibilidad de polinizadores, niveles de producción de semillas (como indicador de adecuación y de eficiencia de la polinización) y establecimiento de juveniles. Los estudios demográficos combinados con estudios de diversidad genética y estudios que comparen poblaciones continentales versus peninsulares, pueden ayudar a establecer si *S. thurberi* depende más de los factores demográficos o de factores genéticos. Finalmente, el conocimiento de la estructura genética puede ayudarnos a definir si existen o no fenómenos de vicarianza en esta especie o si los polinizadores son suficientemente efectivos para erosionar las barreras geográficas al flujo génico ya sea a través de “stepping stones”, rutas migratorias directas entre el continente y la península o una combinación de ambos procesos.

Además de los patrones de movimiento de los murciélagos (flujo génico actual), la falta de un patrón de aislamiento por distancia simple encontrado en este estudio, puede estar también relacionado con la distribución y rutas de colonización de las poblaciones de *S.*

thurberi en el pasado. Se recomienda combinar un enfoque filogeográfico utilizando DNA de cloroplasto (que no se mueve con el polen) con un modelo de nichos ecológicos para explorar la influencia de factores históricos sobre la diversidad genética y la estructura genética en *S. thurberi*. Los modelos de GARP (Genetic Algorithm for Rule-Set Production) han sido utilizados exitosamente para producir mapas de distribución potencial tanto en el presente como en el pasado (Martínez-Meyer *et al.*, 2004; Martínez-Meyer y Peterson, 2006; Pérez-Alquicira *et al.*, 2010). Los modelos de GARP identifican las condiciones climáticas actuales en las cuales las poblaciones están presentes (*i. e.* su nicho ecológico) y las áreas donde las condiciones son adecuadas para que se establezca la especie de estudio (*i.e.* su distribución potencial). Aunado a esto, se puede producir un mapa de distribución potencial en el pasado, utilizando una base de datos geográfica en paralelo que represente las condiciones climáticas que prevalecieron en el Pleistoceno. El Desierto Sonorense aparentemente se formó en respuesta a una tendencia de sequía en el Mioceno tardío (5,000 a 8,000 años atrás), sin embargo, la mayoría de las especies del desierto (incluyendo a las cactáceas) probablemente evolucionaron más temprano en el matorral espinoso ó el bosque tropical deciduo (Van Devender, 1990, 2002). Las distribuciones actuales de cactáceas columnares del Desierto Sonorense probablemente ocurrieron en cada uno de los 15-20 interglaciares durante el Pleistoceno (Van Devender, 1990, 2002).

Por otra parte, la mayoría de los estudios demográficos sobre cactáceas suponen generalmente un ambiente constante o analizan una sola población en intervalos cortos de tiempo. Dada la heterogeneidad ambiental tanto en tiempo como en espacio, es esencial contrastar la estructura y dinámica poblacional entre hábitats considerando la variación temporal más allá de una sola temporada. Esto permitirá comprender mejor la variación en la estructura y dinámica poblacional. Una forma de cubrir la dinámica durante condiciones estables y cambiantes es realizar estudios demográficos en varias poblaciones, aumentar la duración de los estudios y complementar las observaciones con manipulaciones experimentales.

La continuación de las mediciones de las tasas de crecimiento individual nos permitirá establecer una correlación entre tamaño y edad, para poder estimar la periodicidad de los eventos de reclutamiento. Así como, para establecer los correlatos ambientales que afectan el crecimiento de los individuos, y por lo tanto, las formas de las distribuciones de la estructura poblacional. Se recomienda el uso de modelos matriciales de transición para el estudio de la dinámica poblacional de *S. thurberi*, los cuales constituyen una herramienta analítica poderosa que puede ser útil para la proyección del destino potencial de las poblaciones bajo distintos escenarios teóricos, así como para la evaluación de la

contribución relativa de los procesos demográficos que ocurren en diferentes estadios del ciclo de vida (Silvertown *et al.*, 1993). Específicamente, el uso de los modelos matriciales estocásticos, que permiten incluir la variación ambiental y temporal dentro del análisis a largo plazo de dinámica de poblaciones, y que han demostrado recientemente que el efecto de la estocasticidad en el destino a largo plazo de una población puede depender en una interacción entre las características de historia de vida y la sensibilidad a la varianza ambiental.

Un aumento en el número de años de estudio, también puede ayudarnos a detectar otros fenómenos como el efecto de El Niño en el crecimiento de los individuos y en la fenología reproductiva, obteniéndose resultados más finos acerca del efecto del cambio climático en la dinámica de poblaciones de *S. thurberi*.

6.3. Algunas reflexiones: Conservación

Esta tesis muestra que para entender la dinámica de las comunidades del Desierto Sonorense se requiere una perspectiva a largo plazo y el enfoque de escalas múltiples, ya que la comunidad es dinámica y cambia en el corto plazo y a diferentes escalas. En este contexto, los estudios puntuales en tiempo y espacio limitado pueden proporcionar conclusiones engañosas. Hay una necesidad de realizar estudios sobre varias dimensiones espaciales y temporales, dado que la escala en que la naturaleza funciona es definitivamente más grande que la que puede ser cubierta a pequeña escala en el campo o laboratorio. Por lo tanto, los estudios a grandes escalas y los programas de monitoreo a largo plazo son el único medio por el que las tendencias naturales pueden ser comprendidas y suelen ser la única manera de predecir si los cambios presentan un origen antropogénico o son resultado de la dinámica natural. Es hora de comprender y apreciar la importancia de los monitoreos a largo plazo y garantizar la continuación de los pocos programas que se están ejecutando. Esto debe recordarse especialmente en planes de manejo y en las estrategias de conservación de recursos, ya que unos cuantos programas de muestreo no pueden describir la comunidad en su totalidad.

Esta tesis ayuda a cubrir algunos huecos en el conocimiento de la ecología y genética de poblaciones de las cactáceas, específicamente de las cactáceas columnares. Desafortunadamente, la investigación biológica sola puede resolver únicamente una pequeña fracción de los problemas de conservación de plantas, especialmente en un país como México, donde la sobreexplotación de recursos, y donde la conservación del ambiente tiende a recibir menos atención que la búsqueda del crecimiento económico. Dado que la conservación de los hábitats de las cactáceas generalmente está en conflicto con la

necesidades de las comunidades humanas adyacentes, el éxito en los esfuerzos de conservación esencialmente depende de la disponibilidad y la voluntad de utilizar los recursos limitados de conservación para la lucha contra la extracción ilegal, para la capacitación de las comunidades en la conservación de los hábitats y para la generación de medios de subsistencia que utilizan los recursos de forma sostenible. La tendencia actual de conservación que busca la integración de la conservación y el desarrollo social es, por tanto, un enfoque deseado también en la conservación de cactáceas.

Por último, relacionando este proyecto con los temas de biodiversidad, patrimonio comunitario y preservación de los recursos naturales, recordemos que las cactáceas columnares en el noroeste de México, incluyendo a *S. thurberi* (pitaya dulce), han sido fuente de alimento (frutos y semillas), así como de materiales de construcción para muchos grupos indígenas americanos (papagos, seris, guarijios, yaquis y mayos), haciendo no solo relevante estudiar las diferencias entre poblaciones desde el punto de vista ecológico y genético, sino también por su importancia socio-económica debido a las diferencias en términos del uso tradicional del suelo, la influencia del hombre en los procesos económicos, y remuneraciones económicas por la cosecha de los frutos. Por lo tanto, existe la necesidad de combinar la ecología básica con la valoración de los servicios ecosistémicos para proveer las bases para la conservación y restauración, y por supuesto, para detener o cambiar de una apropiación de recursos a un uso compartido.

Literatura citada

- Baker, H. G. 1961. The adaptation of flowering plants to nocturnal and crepuscular pollinators. *The Quarterly Review of Biology*, 36 (1): 64-73.
- Martínez-Meyer, E. y A. T. Peterson, 2006. Conservatism of ecological niche characteristics in North American plant species over the Pleistocene-to-Recent transition. *Journal of Biogeography*, 33: 1779-1789.
- Martínez-Meyer, E., A. Townsend Peterson y W.W. Hargrove, 2004. Ecological niches as stable distributional constraints on mammal species, with implications for Pleistocene extinctions and climate change projections for biodiversity. *Global Ecology and Biogeography*, 13: 305-314.
- Pérez-Alquicira, J., F. E. Molina-Freaner, D. Piñero, S. G. Weller, E. Martínez-Meyer, J. Rozas y C. A. Domínguez. The role of historical factors and natural selection in the evolution of breeding systems of *Oxalis alpina* in the Sonoran desert 'Sky Islands'. *Journal of Evolutionary Biology*, 23: 2163-2175.
- Silvertown, J. W., M. Franco, I. Pisanty y A. Mendoza. 1993. Comparative plant demography- relative importance of life cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology*, 81: 465-476.

- Van Devender, T. 1990. Late quaternary vegetation and climate of the Sonoran Desert, United States and Mexico. En J. Betancour, T. Van Devender y P. Martín (eds.), *Packrat middens. The last 40,000 years of biotic change*. Pp. 104-133. University of Arizona Press, Tucson, Arizona.
- Van Devender, T. R. 2002. Environmental history of the Sonoran Desert. En T. H. Fleming, y A. Valiente-Banuet (eds.). *Columnar cacti and their mutualistic: evolution, ecology and conservation*. Pp. 3-24. University of Arizona Press. Tucson, Arizona.

APÉNDICE 1

Preparación de reactivos para la extracción de ADN y corrimiento electroforético

Buffer de extracción CTAB 2X

- Tris-HCl 100 mM pH8
- NaCl 1.4 M
- EDTA 20 mM pH8
- CTAB 2%
- b-mercaptoetanol 0.3%

1. Preparar solución 0.5 M de TRIS y ajustar el pH a 8 con HCL.
2. Preparar solución 3.0 M de NaCl
3. Preparar solución 0.5 M de EDTA y ajustar pH a 8 con NaOH
4. Preparar solución de Tris-HCl 100mM, NaCl 1.4 M y EDTA 20mM. Hacer cálculos según el volumen final que se desee preparar utilizando la formula $C_i V_i = C_f V_f$.
5. Agregar (en gramos) 2% del volumen total de CTAB
6. Aforar con agua destilada al volumen final
7. Al momento de utilizar, agregar 0.3% de b-mercaptoetanol
8. Guardar en un frasco ambar.

Buffer de extracción CTAB

- Tris-HCl 100 mM pH8
- NaCl 1.5 M
- EDTA 20 mM pH8
- CTAB 4%
- PVP40 4%
- Ac. Ascorbico 0.1%
- DIECA 0.1%
- b-mercaptoetanol 0.3%

1. Preparar solución 0.5 M de TRIS y ajustar el pH a 8 con HCL.
2. Preparar solución 3.0 M de NaCl
3. Preparar solución 0.5 M de EDTA y ajustar pH a 8 con NaOH
4. Preparar solución de Tris-HCl 100mM, NaCl 1.4 M y EDTA 20mM (hacer cálculos según el volumen final que se desee preparar)

5. Agregar (en gramos) 4% del volumen total de CTAB, 4% de PVP40, 0.01% de Ac. Ascórbico y 0.1% de DIECA.
6. Aforar con agua destilada al volumen final
7. Al momento de utilizar, agregar 0.3% de b-mercaptoetanol
8. Guardar en un frasco ambar.

Buffer de extracción STE

- Tris-HCl 100 mM pH8
- EDTA 50 mM pH8
- NaCl 100 mM
- b-mercaptoetanol 0.3% (no agregar este reactivo hasta el momento de usar el buffer)

1. Preparar solución 0.5 M de TRIS y ajustar el pH a 8 con HCL.
2. Preparar solución 3.0 M de NaCl
3. Preparar solución 0.5 M de EDTA y ajustar pH a 8 con NaOH
4. Preparar solución de Tris-HCl 100mM, NaCl 1.4 M y EDTA 50mM. Hacer cálculos según el volumen final que se desee preparar utilizando la formula $C_i V_i = C_f V_f$.
5. Aforar con agua destilada al volumen final
6. Al momento de utilizar, agregar 0.3% de b-mercaptoetanol
7. Guardar en un frasco ambar.

Buffer de extracción SDS 20%

- Acetato de potasio 5 M
- Acetato de sodio 3 M

Buffer de electroforesis TAE 1X

Para preparar 1 litro a 10X:

- 48.4 gramos de Tris ultra puro
- 11.42 ml de ácido acético glacial
- 20 ml de EDTA 0.5 M, pH 8
- Aforar a 1000 ml
- Ajustar pH final a 8.2-8.3 con ácido acético glacial o EDTA.