

00387



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Facultad de Ciencias

“Estudio comparativo de tres especies
de cactáceas columnares del género
Neobuxbaumia que difieren en su nivel
de rareza: un enfoque genético - demográfico

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

DOCTORA EN CIENCIAS

P R E S E N T A

LIGIA GUADALUPE ESPARZA OLGUÍN

DIRECTOR(A) DE TESIS: **DRA. MARÍA TERESA VALVERDE VALDÉS**



COORDINACIÓN

MÉXICO, D.F.

SEPTIEMBRE, 2005

m. 349091



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de este documento resposcional.

NOMBRE: LIGIA GPE. ESPARZA OLGUÍN

FECHA: 19 Sep - 2005

FIRMA: 

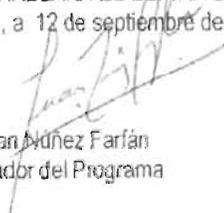
Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 18 de abril del 2005, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de DOCTORA EN CIENCIAS de la alumna **ESPARZA OLGUÍN LIGIA GUADALUPE** con número de cuenta 88417581, con la tesis titulada: "Estudio comparativo de tres especies de cactáceas columnares del género *Neobuxbaumia* que difieren en su nivel de rareza: un enfoque genético-demográfico", bajo la dirección del Dra. María Teresa Valverde Valdés .

Presidente:	Dr. Luis Felipe Eguarte Fruns
Vocal:	Dr. Carlos Montaña Carubelli
Vocal:	Dr. José Alejandro Zavala Hurtado
Vocal:	Dr. Jorge Arturo González Astorga
Secretario:	Dra. María Teresa Valverde Valdés
Suplente:	Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez
Suplente:	Dr. Jordan Golubov Figueroa

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 12 de septiembre del 2005.


Dr. Juan Vidñez Farfán
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

Agradecimientos

A Tere Valverde por su gran paciencia y cariño. Por haberme permitido compartir con ella siete años maravillosos de aprendizaje. Por tu ejemplo y amistad mil gracias.

A la Dra. Teresa Valverde por haber dirigido esta tesis con tal esmero que al final resulto un gran trabajo.

A Meli y Luis por haberme acompañado como mi comité tutorial a lo largo de este trabajo, por enriquecerlo con todos sus comentarios y por su solidaridad y cariño.

A los miembros del jurado: Dr. Luis Eguiarte, Dr. Jorge González Astorga, Dr. Jordan Golubov, Dra. Ma. Del Carmen Mandujano, Dr. Carlos Montaña, Dra. Teresa Valverde, Dr. Alejandro Zavala que revisaron y enriquecieron enormemente este trabajo con todos sus comentarios. Por su tiempo y esfuerzo gracias.

A la Dra. Valeria Souza y al Dr. Luis Eguiarte por permitirme realizar toda la parte experimental de esta tesis en el Laboratorio de Evolución Molecular y Experimental.

A la Universidad Nacional Autónoma de México, especialmente a la Facultad de Ciencias por cada momento que pase en ella aprendiendo y creciendo profesional y personalmente.

A CONACyT por otorgarme una beca de doctorado.

A todos los amigos que me ayudaron con el trabajo de campo, haciendolo divertido y menos arduo: Mariana, Pedro, Marcela, Laura, Rocio, Cynthia, Elena, Abraham, Liliana, Claudia, Oswaldo, Octavio y Eduardo, sin ustedes no lo hubiera logrado.

Gracias Aldo, Laura y Rene por enseñarme las técnicas del isoenzimas y ayudarme con el arduo trabajo de laboratorio. Sin ustedes no lo hubiera logrado.

Gracias particularmente a Octavio Q. Esparza, hermano gracias por ayudarme tanto a lo largo de este trabajo, eres parte de este logro.

A mis padres Octavio y Graciela sin ustedes simplemente no sería quien soy. Los amo, GRACIAS.

A mis hermanos Tona y Aedma por todo lo que hemos compartido.

A mis sobrinos Giovanna y Eric por convertirse en dos angelitos que impulsan nuestras vidas.

A Silvia y Eduardo, por aceptarme y quererme como una hija. Por su amor y solidaridad siempre les estaré agradecida. Los quiero.

A Abraham y Magda, por convertirse en mis hermanos, por su cariño, gracias.

Eduardo:

Amor, gracias por contagiarme de esa fuerza transformadora que aún en los peores momentos es capaz de sacar fuerza de flaqueza.

Gracias por enseñarme con tu amor y ejemplo que uno sólo puede SER en función de su propio entendimiento y tolerancia, del trabajo diario y, que esta es la única forma de transformarse y conseguir mejores amaneceres.

Por que este logro cierre un ciclo y habrá otro lleno de amaneceres juntos.

Te amo.

Octavio y Omar:

Ustedes me han enseñado que el amor significa dar, dejar ser, respetar. Que no hay nada más importante que SER.

Los amo.

Resumen

En este trabajo se abordó el estudio de la rareza mediante el análisis de las características demográficas y genéticas de tres especies de cactáceas columnares congéneres con diferentes niveles de rareza: *Neobuxbaumia macrocephala* (la más rara), *Neobuxbaumia tetetzo* (de rareza intermedia) y *Neobuxbaumia mezcalaensis* (la menos rara). Este análisis comparativo multidisciplinario nos permitió concluir que *N. macrocephala*, *N. tetetzo* y *N. mezcalaensis* presentan características ecológicas y genéticas que pueden asociarse con sus diferentes niveles de rareza.

Neobuxbaumia macrocephala, la especie que presenta una distribución geográfica más restringida y menores densidades poblacionales, mostró un comportamiento reproductivo poco variable entre años (1999-2002). Además, se encontraron evidencias de la existencia de un conflicto "semilla-plántula", pues las condiciones en las que se encontró una mayor germinación no fueron las mismas en las que se obtuvieron mayores porcentajes de sobrevivencia de plántulas. Las tasas anuales de crecimiento poblacional (λ) en la población estudiada oscilaron entre 1.009 ± 0.054 y 1.045 ± 0.071 , presentando valores de λ para la matriz promedio equivalentes a los de *N. tetetzo*, lo cual explica en parte que las densidades poblacionales de esta especie sean menores. Se llevaron a cabo experimentos de trasplantes recíprocos que mostraron que el porcentaje de germinación y el establecimiento de plántulas fueron mayores en la localidad de origen de esta especie, lo cual nos habla de una alta especificidad de hábitat. Por último, *N. macrocephala* presentó una alta variabilidad genética ($H_o = 0.166$) y poca diferenciación genética entre las poblaciones estudiadas ($\theta = 0.017$, $IC = -0.002-0.046$), seguramente como consecuencia de la cercanía geográfica entre las poblaciones estudiadas. Se consideró que las características genéticas de esta especie son consecuencia (y no causa) de su alto nivel de rareza.

En *N. tetetzo* la reproducción mostró un comportamiento intermitente. Los años de mayor producción de semillas coincidieron con los porcentajes de germinación y establecimiento más altos, favoreciendo el reclutamiento de nuevos individuos a la población. Esta especie presentó tasas de crecimiento poblacional (λ) cercanas a la unidad ($0.992 \pm 0.046 - 1.034 \pm 0.059$). El valor de λ de la matriz promedio (λ_A) fue similar al de *N. macrocephala*, siendo un valor intermedio con respecto a las de las otras dos especies. Las semillas y plántulas de esta especie mostraron un elevado nivel de tolerancia a la aridez y no mostraron una preferencia marcada hacia alguna localidad en particular. *Neobuxbaumia tetetzo* puede germinar en condiciones muy variadas, lo

que explica la baja especificidad de hábitat de esta especie. La variabilidad genética de esta especie fue alta, aunque ligeramente menor que la que se presentó en *N. macrocephala* ($H_o = 0.242$); se presentó una estructuración genética moderada ($\theta = 0.193$, IC= 0.062-0.399), quizá como producto de que la distancia geográfica entre las poblaciones muestreadas fue relativamente grande.

La especie más común, *Neobuxbaumia mezcalaensis*, presentó un comportamiento reproductivo altamente variable, con años en los que la producción de semillas fue muy pobre y un año en el que la producción fue masiva. En el año de mayor producción de semillas también se observaron los mayores porcentajes de germinación y sobrevivencia de plántulas, favoreciendo el reclutamiento de nuevos individuos a la población. Esta especie fue la única que presentó un valor de λ mayor a la unidad, al menos en uno de los periodos de estudio ($\lambda = 1.091 \pm 0.088$, en 2001-2002), lo que determinó que el valor de λ_A fuera el más alto (1.087 ± 0.062). Los resultados anteriores podrían explicar en parte las altas densidades poblacionales que se observan en esta especie. Las semillas y plántulas de *N. mezcalaensis* son más robustas que las de *N. macrocephala*, por lo que son más resistentes. Los trasplantes recíprocos mostraron que las semillas de *N. mezcalaensis* fueron las únicas capaces de germinar en sitios expuestos en todas las localidades, y sus plántulas sobrevivieron mejor que los de las otras dos especies en estos sitios. Esta alta resistencia de los estadios tempranos de desarrollo podría determinar en gran medida su amplia distribución geográfica y elevadas abundancias locales. Esta especie mostró la mayor variabilidad genética ($H_o = 0.336$) y una estructuración genética moderada ($\theta = 0.095$, I.C.= 0.026-0.186).

Abstract

In this study we addressed from a demographic and genetic point of view the differing level of rarity of three congeneric cactus species. The three species studied were *Neobuxbaumia macrocephala* (the rarest), *N. tetetzo* (intermediate level of rarity) and *N. mezcalaensis* (the most common). This multidisciplinary comparative analysis allowed us to conclude that these three species show contrasting ecological and genetic features that may be related with their differing level of rarity.

Neobuxbaumia macrocephala, the species with the smallest geographic distribution range and lowest population densities, showed little variation in its reproductive behaviour between years (1999-2002). Also, evidence of a seed/seedling conflict was apparent, since the conditions under which the highest germination percentages were observed did not coincide with those in which high seedling survival probabilities were found. Annual population growth rates (λ) varied from 1.009 ± 0.054 to 1.045 ± 0.071 , the average matrix showing a similar λ value than that of *N. tetetzo*, but a lower λ value was obtained relative to the other two species, which explains in part the relatively lower population densities displayed by *N. macrocephala*. Reciprocal transplant experiments were carried out in which germination percentages and seedling survival probabilities were highest in the site of origin than at the other two localities; these results suggest a high habitat specificity in this species. Finally, *N. macrocephala* showed high genetic variability ($H_o = 0.166$) and low genetic differentiation between populations ($\theta = 0.017$, $IC = -0.002-0.046$) the latter may be a result of the small geographic distance between the populations studied. It was concluded that the genetic features observed in this species are a consequence (rather than a cause) of its high level of rarity.

In *N. tetetzo* reproduction showed a somewhat intermittent behaviour. Furthermore, years with a high seed production coincided with periods of high seed germination and seedling establishment, which favoured the recruitment of new individuals to the population. This species showed population annual growth rate values (λ) close to unity ($0.992 \pm 0.046 - 1.034 \pm 0.059$). The λ value of the average matrix (λ_A) was similar to that of *N. macrocephala*, while an intermediate λ_A value was obtained compared to the other two species. The seeds and seedlings of *N. tetetzo* were highly tolerant to drought and they did not show any preferences towards a particular locality. The seeds of *N. tetetzo* may germinate in a wide range of environmental conditions,

which explains the low habitat specificity displayed by this species. The genetic variability of *N. tetetzo* was high, although slightly lower than that of *N. macrocephala* ($H_o = 0.242$); a moderate genetic structure was observed in this species ($\theta = 0.193$, $IC = 0.062-0.399$), perhaps as a result of the relatively large geographic distance between the three studied populations.

The most common species of the three, *N. mezcalaensis*, showed a highly variable reproductive behaviour, with years in which fruit production was extremely poor and one year in which it was massive. The year with the highest seed production coincided with the conditions that rendered high seed germination and seedling survival percentages, favouring the recruitment of new individuals to the population. This species was the only one in which a λ value significantly higher than unity was obtained, at least for one of the study periods ($\lambda = 1.091 \pm 0.088$, en 2001-2002); this determined that λ_A was highest for this species (1.087 ± 0.0624). These results may explain in part the high population densities displayed by this species. The seeds and seedlings of *N. mezcalaensis* are more robust than those of *N. macrocephala*, which makes them relatively more resistant. The results of the reciprocal transplants showed that *N. mezcalaensis* is the only species whose seeds could germinate in open areas in all three localities, while its seedlings showed the highest survival probabilities at these type of microsites. The high resistance of these early life-cycle stages could account to some degree for the broad distribution range and high population densities of this species. Finally, this species showed the highest genetic variability ($H_o = 0.336$) and a moderate level of genetic differentiation between populations ($\theta = 0.095$, $I.C. = 0.026-0.186$).

Presentación	1-7
Capítulo I. Qué sabemos de la rareza en especies vegetales? Un enfoque genético-demográfico.	17-32
Capítulo II. Estudio comparativo de la fenología de tres especies de <i>Neobuxbaumia</i> que difieren en su nivel de rareza.	68-83
Capítulo III. Estudio comparativo de la germinación y sobrevivencia de plántulas del género <i>Neobuxbaumia</i> (Cactaceae) que difieren en su nivel de rareza.	1-28
Capítulo IV. Comparative demographic analysis of three <i>Neobuxbaumia</i> species (Cactaceae) with differing degree of rarity.	1-49
Capítulo V. Variabilidad genética inter- e intra-poblacional en tres especies de <i>Neobuxbaumia</i> que difieren en su nivel de rareza.	1-39
Capítulo VI. Discusión General.	1-15
Conclusiones	1-2

Presentación

El estudio de la abundancia y distribución de las especies en la naturaleza es el tema central de la ecología, puesto que nos permite comprender el tipo de factores que determinan la presencia o ausencia de ciertas especies en áreas o ecosistemas particulares (Kershaw 1973, Krebs 1994). El estudio de la rareza como fenómeno biológico se enmarca de manera directa precisamente en el contexto de la abundancia y distribución de las especies. El término rareza, se asocia a especies con distribución restringida, abundancia baja y/o alta especificidad de hábitat (Rabinowitz 1981). En el caso particular de las especies vegetales, la rareza se ha dividido en tres grandes categorías: 1) rareza biogeográfica, relacionada con la limitación en la distribución geográfica de las especies, 2) rareza de hábitat, asociada con el grado de especificidad de hábitat que ocupan las especies, y 3) rareza demográfica, relacionada con la limitación en la abundancia de las especies a nivel poblacional (Rabinowitz 1981). El reconocimiento que hizo Rabinowitz (1981) y Rabinowitz *et al.* (1986) de estos tres parámetros a partir de los cuales se puede concebir la rareza, la llevó a distinguir siete formas de rareza entre las especies vegetales, las cuales se definen a partir de diferencias dicotómicas en estos tres parámetros (área de distribución geográfica -amplia o restringida-, especificidad de hábitat -alta o baja-, y abundancia local -denso o escaso).

Entre otras cosas, el estudio de la rareza ha tenido la función de proveer a los ecólogos y conservacionistas de importantes fundamentos teóricos y prácticos para la implementación de programas de conservación, puesto que muchas de las especies amenazadas o en peligro de extinción son también especies raras (Primack 1993, Gaston 1994, Hunter 1996). Así, el estudio de la rareza se ha enmarcado preferentemente dentro de la biología de la conservación, por lo que los estudios que abordan las causas y consecuencias ecológicas y evolutivas de la rareza siguen siendo muy escasos (Rabinowitz 1981, Gaston 1994). En consecuencia, nuestro entendimiento de la rareza como fenómeno biológico sigue

siendo relativamente limitado. De aquí se desprende la necesidad de realizar estudios en los cuales se aborden causas y consecuencias de la rareza, tanto a nivel ecológico como evolutivo.

En esta tesis, se aborda el estudio de la rareza a través del análisis de las características demográficas y genéticas de tres especies de cactáceas columnares congéneres que difieren en su nivel de rareza: *Neobuxbaumia macrocephala* (la más rara), *N. tetetzo* (con un nivel intermedio de rareza) y *N. mezcalaensis* (la más común). Este análisis comparativo resulta muy enriquecedor, pues al trabajar con especies cercanamente emparentadas, en este caso congéneres, se parte del supuesto de que el efecto de linaje se ve minimizado y, consecuentemente, se puede suponer que las diferencias que se observen entre las especies, son de origen reciente y posiblemente han evolucionado en respuesta a presiones específicas de selección natural. Además, puesto que la rareza es un fenómeno claramente multifacético, a lo largo de la tesis se abordan diferentes temas que pretenden abarcar aspectos complementarios de la biología de las especies estudiadas. Parte de la razón por la cual se tiene aún un marco conceptual relativamente débil en el tema de la rareza tiene que ver con que dicho fenómeno se ha estudiado frecuentemente en un número relativamente bajo de especies, analizadas éstas de manera aislada, y con que con baja frecuencia se han utilizado enfoques complementarios para lograr un mejor entendimiento de este fenómeno. Es común encontrar en la literatura trabajos que se concentran en aspectos demográficos sin tocar aspectos genéticos, o aspectos ecofisiológicos. En este caso, hemos tratado de utilizar un enfoque complementario entre varias ramas de la biología para estudiar a este sistema de tres especies congéneres con diferente grado de rareza: se abarca el tema de la demografía y la reproducción, de la variabilidad genética de las poblaciones, y de la especificidad de hábitat en lo concerniente a las respuestas ecofisiológicas de los estadios tempranos de desarrollo. Además, este trabajo se enmarca en el contexto de un proyecto de investigación que ya ha estudiado las respuestas germinativas (Ramírez-Padilla y Valverde 2005) y de crecimiento de

plántulas (Miquelajáuregui 2004) de estas especies en condiciones controladas, y que ha estudiado en detalle la distribución de las tres especies en la región de estudio (Tehuacán-Cuicatlán) (Ruedas-Medina 2003).

Así, la presente tesis se divide en seis capítulos. El primero de ellos se titula “¿Qué sabemos de la rareza en especies vegetales?: un enfoque genético-demográfico”; en él se presenta una extensa revisión de una serie de trabajos publicados hasta 2004 en referencia al análisis de la rareza desde el punto de vista ecológico y evolutivo. En este capítulo se evidencia el hecho de que las especies raras son un ensamble muy heterogéneo de especies, en el cual no es posible aún hablar de patrones generales de comportamiento a nivel demográfico o genético. Este capítulo ya está publicado a manera de un artículo de revisión en el Boletín de la Sociedad Botánica de México (Esparza-Olguín 2004).

El segundo capítulo se titula “Estudio comparativo de la fenología de tres especies de *Neobuxbaumia* que difieren en su nivel de rareza”. En él se analiza el comportamiento reproductivo de *N. macrocephala*, *N. tetetzo* y *N. mezcalaensis* en cuanto a la proporción de individuos reproductivos en tres poblaciones (una de cada especie) y la producción de estructuras reproductivas a lo largo de cuatro años (1999-2002). El comportamiento reproductivo de las especies se analizan bajo la hipótesis de que las diferencias en su éxito reproductivo podrían ser importantes en determinar su mayor o menor abundancia. Este capítulo se encuentra publicado en la revista *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* (Esparza-Olguín y Valverde 2003).

En el tercer capítulo, llamado “Estudio comparativo de la germinación y supervivencia de plántulas de tres especies del género *Neobuxbaumia* (Cactaceae) que difieren en su nivel de rareza”, se aborda el tema de la especificidad de hábitat mediante el análisis de la germinación de las semillas y la supervivencia de las plántulas de las tres especies utilizando el método de trasplantes recíprocos. En este trabajo se pretende analizar si las especies

muestran preferencia por ocupar ciertos tipos de hábitats y no otros; se presume que esta preferencia se haría evidente durante las etapas tempranas de desarrollo (germinación de semillas y establecimiento de plántulas), pues éstas son las más vulnerables y durante las cuales se presenta una mayor mortalidad.

El cuarto capítulo se titula “Comparative demographic analysis of three *Neobuxbaumia* species (Cactaceae) with differing degree of rarity” (*Population Ecology*, en prensa) y aborda el análisis de la rareza demográfica mediante un análisis comparativo de la dinámica poblacional de las tres especies a lo largo de tres años. En este capítulo se utilizan matrices de transición anuales y simulaciones estocásticas para evaluar en qué medida las diferencias en el comportamiento demográfico de las tres especies pueden explicar sus distintos niveles de abundancia en la zona de estudio. En este capítulo se integran los resultados del capítulo II (sobre fenología y comportamiento reproductivo) en un análisis más completo que incorpora no sólo las diferencias en el éxito reproductivo entre especies, sino sus consecuencias a largo plazo a nivel de la dinámica de las poblaciones.

El quinto capítulo se titula “Variabilidad genética inter- e intra-poblacional en tres especies de *Neobuxbaumia* que difieren en su nivel de rareza”. En este caso se tomaron en cuenta tres poblaciones de cada especie, situadas a lo largo de toda su área de distribución para analizar su variabilidad y estructura genética. En este capítulo se intentó buscar alguna correlación entre las características de la estructura genética de estas especies y su nivel de rareza. Se utilizaron 11 *loci* de isoenzimas para abordar este análisis, pues en el contexto del tema de la rareza los aspectos relacionados con la diversidad genética son de gran interés, no sólo desde el punto de vista de la conservación, sino también para definir en qué medida las características genéticas de las especies raras son causa o consecuencia de su rareza. Por último, el sexto capítulo presenta la Discusión General, en la que se intentan englobar todos los aspectos tocados en esta tesis, así como en trabajos anteriores (Ruedas-Medina 2003, Miquelajáuregui 2004, Ramírez-Padilla 2003) para intentar concluir en torno a las causas que subyacen

las diferencias en el nivel de rareza entre las tres especies en estudio. A pesar de que nuestros resultados se encuentran enmarcados en el análisis de un conjunto particular de tres especies congéneres de cactáceas columnares, el planteamiento del proyecto de investigación en su conjunto, así como las conclusiones a las que se llega, constituyen una aportación importante a nuestra comprensión de la rareza como fenómeno biológico a nivel global y ofrecen una perspectiva de análisis que enriquecerá nuestra visión en torno a la investigación sobre este tema.

Bibliografía.

- Kershaw K.H. 1973. *Quantitative and dynamic plant ecology*. Edward Arnold Ltd. Londres.
- Krebs J.C. 1994. *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance*. Addison-Wesley Educational Publishers Inc. U.S.A. 573 pp.
- Esparza-Olguín L. y 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.
- Esparza-Olguín L. 2004. ¿Qué sabemos de la rareza en especies vegetales?: un enfoque genético-demográfico. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 75:17-32.
- Esparza-Olguín L., Valverde T. y Mandujano-Sánchez M.C. 2005. Comparative demographic analysis of three *Neobuxbaumia* species (Cactaceae) with differing degree of rarity. *Population Ecology* (enviado).
- Gaston K.J. 1994. *Rarity*. Chapman y Hall. Londres.
- Hunter M.L. 1996. *Fundamentals of Conservation Biology*. Blackwell Science, Massachusetts.
- Miquelajáuregui, Y. (2004) Estudio comparativo de la sobrevivencia y el crecimiento temprano de dos especies de *Neobuxbaumia* (Cactaceae) que difieren en su nivel de rareza. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México
- Primack R.B. 1993. *Essentials of conservation biology*. Sinauer Associates, Inc. Massachusetts.

-
- Rabinowitz D. 1981. Seven forms of rarity. En Syngé H. (ed) The biological aspects of rare plant conservation. Jonh Wiley & Sons. Chichester. pp. 205-217
- Rabinowitz D., Cairns S. and Dillon T. 1986. Seven forms of rarity and their frequency in the flora of the British Isles. En: Soulé M.E. (ed) *Conservation Biology: the Science of Scarcity and Diversity*. Sinauer Associates, Sunderland Massachusetts. pp. 182-204.
- Ramírez-Padilla, C. A. 2003. Estudio comparativo de la germinación de tres especies de *Neobuxbaumia* que difieren en su nivel de rareza. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México D.F.
- Ruedas, M. (2003). Análisis de la abundancia y distribución de tres especies del género *Neobuxbaumia* que difieren en su nivel de rareza. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.

¿QUÉ SABEMOS DE LA RAREZA EN ESPECIES VEGETALES? UN ENFOQUE GENÉTICO-DEMOGRÁFICO

LIGIA GUADALUPE ESPARZA-OLGUÍN

Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
Ciudad Universitaria, México, 04510, México D.F. Correo-e: esparza_ligia@yahoo.com.mx

Resumen: En este trabajo se presenta una recopilación de una serie de estudios sobre demografía y genética en especies vegetales raras. El propósito es analizar si existen patrones con respecto a la demografía y genética de poblaciones en especies raras. Del análisis, se obtuvo que en la mayoría de las especies estudiadas desde el punto de vista demográfico, se presentan tasas de crecimiento poblacional cercanas a la unidad, limitaciones importantes en la reproducción, bajos porcentajes de germinación, bajas tasas de reclutamiento y, en algunos casos, ciertos aspectos del proceso reproductivo asociados a eventos intermitentes. Con respecto a los aspectos genéticos, queda de manifiesto la existencia de una amplia gama de valores en la variabilidad genética de las especies raras. Así, es claro que las especies vegetales raras constituyen un ensamble heterogéneo. Por el momento, no es posible afirmar que existan patrones demográficos o genéticos generales en este grupo de especies.

Palabras clave: conservación, demografía, genética, rareza.

Abstract: In this paper I present a review of a number of studies that have addressed demographic or genetic aspects of rare plant species, with the purpose of analyzing whether there are any demographic or genetic patterns which characterize them. From this review, I observed that in the majority of the rare plant species studied from a demographic point of view, several common features appear: population growth rates close to unity, important reproductive limitations, low germinability, low recruitment rates, and in some cases, certain aspects of the reproductive process are associated to intermittent events. Regarding the genetic studies, the existence of a wide range of values in the genetic variability of rare species became clear. Therefore, it may be concluded that rare plant species constitute a biologically heterogeneous assemblage. At present it is not possible to conclude about the existence of general demographic or genetic patterns within this group.

Key words: conservation, demography, genetics, rarity.

El estudio de la rareza como fenómeno biológico constituye un área de gran interés en el ámbito ecológico. Históricamente el concepto de rareza, desde el punto de vista biológico, ha sido utilizado como sinónimo de una abundancia baja y de un área de distribución restringida. Así, la mayoría de las definiciones se han basado principalmente en características como la abundancia, la distribución y la restricción del hábitat de las especies (Griggs, 1940; Drury, 1974; Harper, 1981; Rabinowitz, 1981; Cody, 1986; Soulé, 1986; Rabinowitz *et al.*, 1986; Gaston, 1994; Kunin y Gaston, 1997). De los múltiples intentos por definir el término de rareza, el más conocido y empleado actualmente para el caso de especies vegetales es el propuesto por Rabinowitz (1981, Rabinowitz *et al.*, 1986), quien reconoce que la rareza de las especies se da a diferentes niveles y puede ser de diferentes tipos. Esta autora

reconoce básicamente tres tipos de rareza: 1) rareza biogeográfica (relacionada con la distribución de las especies), 2) rareza de hábitat (relacionada con el grado de restricción de hábitat de las especies), y 3) rareza demográfica (relacionada con la abundancia de las especies). A partir de este reconocimiento, distingue siete formas de rareza que dependen de diferencias dicotómicas en los tres criterios de rareza propuestos (área de distribución amplia o restringida, especificidad de hábitat extenso o limitado, y abundancia local alta o baja).

Dado que las especies raras tienen una mayor probabilidad de desaparecer que las especies comunes, el tema de la rareza se ha enmarcado preferentemente dentro de la biología de la conservación siendo, en cambio, muy pocos los estudios que abordan las causas y conse-

cuencias ecológicas y evolutivas de la rareza (Rabinowitz, 1981; Gaston, 1994). El hecho de que el estudio de la rareza se haya enmarcado preferentemente dentro de la biología de la conservación ha aportado importantes fundamentos teóricos y prácticos para la instrumentación de programas de conservación, puesto que la mayoría de las especies amenazadas o en peligro de extinción son también especies raras (Primack, 1993; Gaston, 1994; Schemske *et al.*, 1994; Hunter, 1996). Sin embargo, no se debe perder de vista que el estudio de la rareza es importante *per se* al igual que lo es el estudio de la competencia, el mutualismo, la estructura de las comunidades y otros temas de relevancia ecológica, pues nos llevan a entender los patrones de abundancia y distribución de las especies en la naturaleza. Por esta razón, es necesario realizar estudios en los que se intente reconocer las causas y consecuencias tanto ecológicas como evolutivas de la rareza.

Para reconocer las causas de la rareza, se vuelve crucial la determinación de los factores que ocasionan que una especie tenga una abundancia baja o una distribución restringida, tomando en cuenta que: 1) en ausencia de cualquier otro factor (*i.e.* antropogénico) la abundancia y la distribución de una especie están limitadas por variables ambientales (abióticas y bióticas), y 2) las poblaciones de especies raras están influenciadas por una gran cantidad de factores determinísticos y estocásticos (*i.e.* eventos naturales de disturbio, cambios azarosos en las tasas de natalidad y mortalidad, cambios en la calidad del hábitat, depresión endogámica, deriva génica, etc.), por lo que es muy probable que la rareza sea el resultado de la combinación de varios factores y no de uno solo (Kruckeberg y Rabinowitz, 1985; Soulé, 1986; Begon *et al.*, 1990; Prober y Austin, 1990; Gaston, 1994; Root, 1998). ¿Cuánto sabemos acerca del comportamiento demográfico o de la estructura genética de las especies raras? ¿es factible hablar de patrones demográficos o genéticos que caractericen a las especies raras? Si es así ¿cómo son estos patrones? En esta revisión pretendo analizar la información disponible hasta el momento con respecto a la demografía y la genética de poblaciones de especies raras con el propósito de contestar estas preguntas. A diferencia de la revisión publicada por Schemske *et al.* (1994) hace una década, en la que los autores evalúan los diferentes enfoques que se han utilizado para el estudio de especies raras con un énfasis en la conservación, en el presente trabajo pretendo brindar un panorama general sobre lo que se sabe de la rareza como fenómeno biológico, en particular con respecto a las características genéticas y demográficas de las especies raras en comparación con las que presentan especies comunes cercanamente emparentadas.

El fenómeno de la rareza en especies vegetales. Para abordar el análisis de los procesos que provocan que una especie sea rara, debe entenderse el fenómeno de la rareza,

para lo cual se requiere definir claramente el concepto de rareza. De hecho, los primeros trabajos que abordaron este tema se enfocaron a definirla. Como se mencionó antes, las definiciones se han basado principalmente en la abundancia, la distribución y la restricción de hábitat de las especies (Griggs, 1940; Drury, 1974; Harper, 1981; Rabinowitz, 1981). Posteriormente comenzaron a generarse listados de especies raras para diferentes regiones, en gran medida con la finalidad de generar estrategias de conservación para estas especies (Cody, 1986; Hubbell y Foster, 1986; Rabinowitz *et al.*, 1986; Andersen, 1989; Lahti *et al.*, 1991; Pate y Hopper, 1994; Woolley y Kirkpatrick, 1999). Estos listados se han basado en el conocimiento de la distribución, la abundancia y la restricción del hábitat de diferentes taxa y se han convertido en un intento por encontrar patrones y comportamientos asociados a las especies raras.

Algunos autores sugieren que tanto la diversidad como la incidencia de especies raras dependen tanto de las características del hábitat, como de las características propias de cada taxón (Cody, 1986). Otros autores proponen que las especies que pertenecen a distintas formas de rareza presentan diferentes características biológicas, tales como su nivel de plasticidad, tolerancia a cambios ambientales y formas de dispersión específicas, entre otras (Rabinowitz *et al.*, 1986). En otros estudios se señala que, tanto los disturbios naturales como los antropogénicos, pueden producir un efecto más dramático, en términos de extinciones locales y cambios en las tasas de reclutamiento y crecimiento, en las poblaciones de especies raras que en las poblaciones de especies comunes (Hubbell y Foster, 1986; Andersen, 1989).

En los ejemplos del párrafo anterior, los autores señalan la falta de información detallada sobre la biología de las especies raras, coincidiendo en que es indispensable profundizar en el tema para la formación de criterios adecuados de conservación y manejo de las especies raras, y para la comprensión del fenómeno de la rareza en sí mismo. La falta de información detallada que nos permita identificar características generales que pudieran estar determinando que unas especies sean raras y otras relativamente más comunes, ha generado un interés por desarrollar estudios en los que se aborde el análisis ecológico de estas especies, particularmente en el área de ecología de poblaciones, de manera complementaria al análisis de sus características genéticas. La finalidad de estos trabajos (*e.g.* Loveless y Hamrick, 1984; Falk y Holsinger, 1991; Beville y Louda, 1999) no es sólo la de identificar aquellos atributos que puedan estar limitando la abundancia y la distribución de estas especies, sino también la de generar, como se mencionó con anterioridad, mejores propuestas para asegurar su persistencia.

La relevancia de contar con estudios genéticos para especies vegetales raras es clara, pues se sabe que la estructura y la variabilidad genética de las poblaciones juegan un

papel muy importante en la distribución y abundancia de las especies vegetales (Milligan *et al.*, 1994). Además, el conocimiento de la variabilidad genética en las poblaciones naturales y el análisis de la manera en la que ésta puede verse amenazada cuando las poblaciones están aisladas o cuando presentan un número reducido de individuos (que frecuentemente es el caso de las poblaciones de especies raras) es de suma importancia para la generación de propuestas de conservación y manejo, pues es esta variabilidad la que le brinda a las especies la posibilidad de adaptarse a las condiciones ambientales presentes y futuras (Holsinger y Gottlieb, 1991; Rosseto *et al.*, 1995).

En relación con los estudios llevados a cabo con especies vegetales raras, puede constatar que los de genética de poblaciones son más numerosos que los realizados en otros ámbitos de la biología, lo que ha permitido detectar algunas características generales de las especies raras a este nivel. Por ejemplo, se sabe que algunas de las consecuencias evolutivas más importantes de tener poblaciones pequeñas o aisladas (o pequeñas y aisladas a la vez) son la pérdida de variación genética por deriva génica, la acumulación de mutaciones deletéreas, la reducción del número de heterocigos asociada a procesos de endogamia y la depresión endogámica (Lande, 1988, 1995; Milligan *et al.*, 1994; O'Brien, 1994; Ouborg *et al.*, 1995; Lynch y Vaillancourt, 1995; Fischer y Matthies, 1998). A corto plazo, todo esto trae como consecuencia la reducción en la adecuación de los individuos y, a largo plazo, la reducción en la capacidad de adaptación de las poblaciones a cambios en el ambiente (Lande, 1988; Oostermeijer *et al.*, 1994; Rosseto *et al.*, 1995; Fischer y Matthies, 1998). Esto reafirma la idea de que las características genéticas de las poblaciones tienen influencia directa en su abundancia y su distribución.

La ecología de poblaciones en el análisis de la rareza. Los estudios que abordan aspectos de la ecología de poblaciones y la demografía de especies raras pueden dividirse en dos grandes grupos, según el enfoque que utilizan: 1) *estudios comparativos* en los cuales se contrastan las características de especies raras y especies comunes (Rabinowitz *et al.*, 1989; Lahti *et al.*, 1991; Prober, 1992; Kunin y Gaston, 1993; Gaston, 1994; Byers y Meagher, 1997; Walck *et al.*, 1999), o de especies cercanamente emparentadas o ecológicamente similares que varían en su nivel de rareza (Fiedler, 1987; Louda, 1994; Baskin *et al.*, 1997; Coates y Hamley, 1999), y 2) *estudios uni-específicos* que brindan información más detallada acerca de la biología de una especie rara en particular, con la finalidad de detectar los factores que limitan su abundancia y su distribución (Menges, 1990; Prober y Austin, 1990; Shmalzel *et al.*, 1995; García, 1997; Fisher y Matthies, 1998; Wong y Sun, 1999).

En general, en los estudios comparativos realizados hasta la fecha, se aborda el papel que juegan aspectos como la

competencia y las características del hábitat en el fenómeno de la rareza (*e.g.* Rabinowitz, 1981; Lahti *et al.*, 1991; Prober, 1992; Walck *et al.*, 1999). El común denominador que se enfatiza en los trabajos comparativos que contrastan características de especies raras y comunes, o de especies con diferentes niveles de rareza, es la "preferencia" de las especies raras por ambientes extremos, ya sea por los altos niveles de sequía, de disturbio (*i.e.* fuego) o de temperaturas extremas, así como la restricción de su hábitat (Prober, 1992; Coates y Hamley, 1999; Walck *et al.*, 1999). Otra característica común en las especies de plantas raras pareciera ser su baja competitividad con respecto a especies vegetales comunes cercanamente emparentadas (Prober, 1992; Walck *et al.*, 1999). Sin embargo, son tan pocos los trabajos comparativos y detallados realizados sobre este tema, que no es posible hacer generalizaciones al respecto. Claramente hace falta más información para poder decidir si los ejemplos antes mencionados constituyen patrones generales en especies raras.

En cuanto a los estudios realizados con una sola especie rara, tenemos diferentes enfoques que varían desde el estudio de las restricciones del hábitat (Prober y Austin, 1990), hasta el estudio de la biología de la reproducción (Wong y Sun, 1999) y de algunos parámetros demográficos (Schmalzel *et al.*, 1995; Fisher y Matthies, 1998), incluyendo propuestas de estrategias de conservación (García, 1997). En estos trabajos se ha reportado que algunas especies raras presentan un alto nivel de especificidad de hábitat (Prober y Austin, 1990), mientras que en otros casos se reporta que poseen características reproductivas que tienen un efecto negativo en la tasa de crecimiento de la población, como un alto porcentaje de aborto y depredación de semillas, bajos niveles de fertilización, bajos porcentajes de germinación o serios problemas en el establecimiento (Godínez-Álvarez *et al.*, 1999; Esparza-Olguín *et al.*, 2002).

Los estudios uni-específicos generan información que, al ser específica y detallada, coadyuva a comprender algunos de los procesos involucrados en el fenómeno de la rareza en especies vegetales. Sin embargo, el conocimiento acerca de la dinámica poblacional de las especies raras sigue siendo muy pobre (Kunin y Gaston, 1997), debido particularmente a la falta de trabajos en los cuales se estudien las características demográficas y de dinámica poblacional de las especies raras, tales como las tasas de natalidad y mortalidad, la fecundidad, los estadios críticos a lo largo del ciclo de vida de las especies y la tasas de crecimiento poblacional. En opinión de muchos investigadores, son estas características las que determinan que ciertas especies presenten distribuciones geográficas restringidas o sean localmente poco abundantes (Lande, 1988; Menges, 1990; Schemske *et al.*, 1994). De aquí la importancia de realizar análisis demográficos preferentemente comparativos en especies vegetales raras, que nos permitan conocer cómo se

comportan en las diferentes especies las tasas de natalidad y mortalidad, cómo es la reproducción, qué tan vulnerables son las diferentes etapas del ciclo de vida, y cómo varían estos atributos en el tiempo y en el espacio. Este tipo de estudios sobre la dinámica poblacional y la historia de vida de las especies nos permitirán conocer de qué manera su abundancia se ve regulada a partir de los elementos antes citados.

Los análisis demográficos en el estudio de la rareza. La demografía es una herramienta que nos permite conocer cómo y por qué cambia el tamaño de una población a través del tiempo. El estudio de la dinámica de una población aborda tres aspectos fundamentales que están, a su vez, íntimamente relacionados con la abundancia de las especies: 1) la tasa de crecimiento poblacional, determinada a partir de las tasas de natalidad, mortalidad, migración y emigración; 2) los atributos de la historia de vida de los organismos (e.g. edad a la primera reproducción, número de eventos reproductivos durante el ciclo de vida, número de descendientes en cada evento reproductivo, longevidad máxima, etc.); y 3) las proyecciones sobre el futuro de la población suponiendo que las condiciones iniciales permanecieran constantes (Franco, 1990; Stearns, 1992). Un estudio demográfico enfocado al análisis de los patrones generales de rareza debería considerar al menos los tres aspectos antes señalados (Kunin y Gaston, 1997; Bevill y Louda, 1999).

Se han desarrollado diferentes metodologías para estudiar la dinámica poblacional. Una de las más utilizadas en la actualidad son los modelos matriciales de proyección poblacional (Caswell 1989; Menges, 1990; Schemske *et al.*, 1994). Los análisis matriciales representan una herramienta muy poderosa para el análisis del comportamiento demográfico de las especies raras, ya que permiten realizar proyecciones y simulaciones sobre el futuro potencial de sus poblaciones e identificar los estadios del ciclo de vida más vulnerables. Esta información, a su vez, puede integrarse a planes de manejo y conservación. Sin embargo, este tipo de análisis tienen ciertas restricciones que deben entenderse claramente para sacar el mayor provecho posible de los resultados obtenidos con estos modelos. Por ejemplo, los modelos matriciales convencionales son determinísticos y presuponen que las condiciones establecidas por la matriz se mantienen constantes, por lo que no consideran que el crecimiento poblacional puede estar afectado por cambios en el ambiente y por factores densodependientes, que llevan a variaciones en la mortalidad, la natalidad, el crecimiento y la reproducción de los individuos (Bierzychudek, 1982; Menges, 1990; Boyce, 1992).

Entre los ejemplos de estudios demográficos utilizando matrices de proyección y comparando las características de especies vegetales raras y comunes cercanamente emparentadas se encuentra el de Fiedler (1987) y el de

Byers y Meagher (1997). Fiedler (1987) comparó tres especies raras del género *Calochortus* (*C. obispoensis*, *C. tiburonensis* y *C. pulchellus*) con una común, *C. albus*, durante un periodo de cuatro años (1981-84) en la costa central de California. Esta autora encuentra que, aunque en dos periodos de estudio (1982-83 y 1983-84) las tasas finitas de crecimiento poblacional (λ) fueron mayores en *C. albus* (1.714 y 1.336) que en las especies raras (*C. pulchellus* 0.997/1.073, *C. obispoensis* 1.031/0.960 y *C. tiburonensis* 1.302/0.992), las poblaciones estudiadas de las cuatro especies estaban creciendo. A partir de análisis de sensibilidad, la autora sugiere que las especies raras tienen un comportamiento reproductivo "caótico", con ciertos periodos de alta producción de semillas que parecen asegurar su persistencia a largo plazo. Además, afirma que cada una de las especies raras estudiadas exhibe un comportamiento demográfico característico, que puede distinguirlas no sólo de la especie común, sino también de las otras especies raras. Finalmente, comenta que la rareza es una respuesta a muchos factores como las condiciones ambientales, las características biológicas inherentes a cada especie y los factores históricos, entre otros.

Por su parte, Byers y Meagher (1997) trabajaron con dos especies del género *Eupatorium*, *E. perfoliatum* (común) y *E. resinsum* (rara). Estos autores estudiaron tres poblaciones de cada una de las especies por tres años (1989-91) y encontraron que *E. resinsum* (rara) tiene niveles menores de reproducción sexual que *E. perfoliatum* (común), lo que aparentemente se refleja en un decrecimiento poblacional en el tiempo. Estos autores hacen énfasis en el hecho de que las especies raras y comunes cercanamente emparentadas pueden diferir drásticamente en sus estrategias de reproducción (*i.e.* reproducción sexual vs. propagación vegetativa) y señalan la importancia de conocer estos comportamientos para tomar las decisiones correctas en el terreno de la conservación.

Byers y Meagher (1997) mencionan que los valores de λ que encontraron en su estudio (*E. resinsum*, la rara: 0.747, 1.169 y 1.047; *E. perfoliatum*, la común: 1.088, 0.764 y 0.791) deben tomarse con precaución, puesto que en el caso de *E. resinsum*, λ podría fluctuar drásticamente debido a cambios en las condiciones ambientales, ya que esta especie es propia de los primeras etapas serales de las comunidades en las que se establece y su persistencia está ligada a la ocurrencia de disturbios. Los autores concluyen que es necesario comparar los parámetros demográficos entre especies raras y comunes cercanamente emparentadas para entender el papel que juega la dinámica poblacional como causa de la rareza, señalando la importancia de tener réplicas de varias poblaciones de una misma especie. Por último, sugieren que esta información es indispensable para tomar decisiones correctas para la conservación o el manejo de las especies raras.

Los resultados de los dos trabajos aquí discutidos per-

miten evidenciar ciertas coincidencias en el comportamiento demográfico de las especies analizadas, que son herbáceas perennes. En ambos estudios los valores de λ se encuentran cercanos a la unidad y no son muy diferentes de los valores calculados para las especies comunes, y en ambos casos se enfatiza la importancia que tienen los cambios temporales en el ambiente sobre la fluctuación en el valor de λ . Los estudios coinciden también en la observación de que las especies raras tienden a mostrar una reproducción sexual más limitada que sus congéneres comunes. En un caso (Fiedler, 1987) se sugiere la posibilidad de un comportamiento "caótico" en los eventos de reproducción de las especies raras y en el otro (Byer y Meagher, 1997) se enfatiza la relevancia de la propagación asexual.

Entre los estudios demográficos con un enfoque uni-específico, Schemske *et al.* (1994) incluyen en su revisión varios ejemplos. Además, tenemos ejemplos más recientes, como el trabajo realizado por Schmazel y colaboradores (1995) con *Coryphantha robbinsorum* (Cactaceae), en el que estudiaron tres poblaciones al sur de Arizona durante cinco años. Estos autores encontraron que existen asociaciones significativas entre diferentes eventos demográficos y las condiciones ambientales. Por ejemplo, los bajos porcentajes de reclutamiento de nuevos individuos estuvieron relacionados con periodos en los cuales la precipitación durante la temporada invernal de lluvia fue baja. Los autores reportan tasas finitas de crecimiento poblacional ligeramente mayores a uno para las tres poblaciones (1.094, 1.003 y 1.041) y señalan que las poblaciones presentan densidades bajas, por lo que sugieren que el valor de λ podría decrecer con el tiempo; de ahí que, en su opinión, resulte indispensable continuar monitoreando las poblaciones estudiadas. Las simulaciones realizadas modificando la permanencia y la fecundidad muestran que el efecto más drástico se da al disminuir en un 50% la permanencia de los individuos adultos ($\lambda = 0.822$) y se concluye que una práctica recomendable para la conservación de esta especie consistiría en la protección de los individuos de esta categoría.

En el trabajo realizado por Esparza-Olguín *et al.* (2002), se estudió una población de *Neobuxbaumia macrocephala*, cactácea columnar endémica del Valle de Tehuacán, en el centro de México, durante dos periodos anuales (1997-98 y 1998-99). El porcentaje de germinación en condiciones naturales fue extremadamente bajo (0.25%) y la probabilidad de establecimiento de las plántulas fluctuó entre 0.025 a 0.074. La tasa finita de crecimiento mostró valores por debajo de la unidad (aunque no de manera significativa: 0.979 ± 0.119 y 0.994 ± 0.115). Al hacer simulaciones modificando las entradas de la matriz que corresponden a la permanencia, la fecundidad y el establecimiento, se encontró que el valor de λ se reduce considerablemente al disminuir la permanencia de los individuos adultos en un

30% ($\lambda = 0.931$), mientras que al aumentar la fecundidad o el establecimiento hasta 10 veces se obtienen valores de λ por encima de la unidad (1.002 en ambos casos). Se sugiere que la clave para asegurar la permanencia de esta especie está en la protección de los individuos adultos y en fomentar el establecimiento de las plántulas, de tal manera que aumente el reclutamiento en la población.

En el caso del trabajo reportado por Godínez-Álvarez *et al.* (1999), se hace un análisis de la dinámica poblacional de *Neobuxbaumia tetetzo*, cactácea columnar endémica de los estados de Puebla y Oaxaca, en México. En este caso los autores reportan que las fases más críticas del ciclo de vida de esta especie son la germinación y el establecimiento. Señalan que la polinización y la dispersión de semillas juegan un papel importante en la dinámica poblacional de *N. tetetzo*, la cual, además, presenta una reproducción intermitente, con años en los cuales prácticamente no se producen estructuras reproductoras. La tasa de crecimiento poblacional que encuentran estos autores es igual a la unidad.

Aunque los ejemplos referidos en los párrafos anteriores no cubren de manera exhaustiva la literatura sobre demografía de especies raras, sí nos permiten ver algunos rasgos en común entre las especies estudiadas, las cuales coinciden en presentar bajas tasas de reclutamiento, asociadas a condiciones ambientales estresantes que parecen jugar un papel preponderante (*i.e.* radiación intensa, escasa precipitación, etc.). Otra coincidencia importante radica en los valores de λ obtenidos a partir del análisis de las matrices: en los tres casos los valores de λ son muy cercanos a la unidad. Los resultados de las simulaciones realizadas por Schmazel *et al.* (1995) y por Esparza-Olguín *et al.* (2002) muestran, por un lado, lo difícil que es lograr aumentos en el valor de la tasa finita de crecimiento poblacional y, por otro lado, la gran vulnerabilidad de estas poblaciones, pues el valor de λ decrece fácilmente. Estos resultados indican que algunas especies raras presentan limitaciones inherentes a su biología que impiden un aumento significativo en el crecimiento poblacional. También hacen notar que las condiciones ambientales (*i.e.* cuando se presentan periodos favorables sólo ocasionalmente) tienen una fuerte influencia en la dinámica poblacional de estas especies. Sin embargo, nuevamente el bajísimo número de estudios hasta ahora publicados para especies raras donde se señalen por lo menos los valores de las tasas de crecimiento poblacional y algunos de los estadios más vulnerables del ciclo de vida de las especies, hace prácticamente imposible saber en qué medida el comportamiento de las especies raras citado en estos ejemplos constituye un patrón general.

La genética de poblaciones en el estudio de la rareza. En el campo de la genética de poblaciones se han llevado a cabo un gran número de estudios en los cuales se aborda el estudio de la variabilidad genética en poblaciones de especies raras. Esto se debe a que, como se dijo en un prin-

cipio, el estudio de la rareza como fenómeno biológico ha estado ligado a la biología de la conservación y en este sentido se reconoce que la conservación a largo plazo de las especies raras depende de nuestra capacidad de conocer y entender los procesos evolutivos a los que están sometidas (Hamrick y Godt, 1996).

El estudio de la diversidad genética en poblaciones naturales de especies vegetales raras se ha abordado utilizando diferentes técnicas moleculares. Durante la década de 1980 y principios de la década de 1990 la técnica molecular más utilizada fue la electroforesis de isoenzimas. Los estudios realizados con esta técnica permitieron conocer los patrones de variabilidad genética inter- e intra-poblacional y así examinar el impacto de los procesos de dispersión y de los sistemas reproductivos en la diversidad genética de un gran número de especies (Cruzan, 1998). Los resultados de estos estudios han revelado, en su mayoría, que las especies que se distribuyen a manera de poblaciones pequeñas o aisladas (es decir, que son raras) presentan una baja diversidad genética (cuadro 1).

Una de las especies estudiadas bajo este enfoque fue *Gentiana pneumonanthe*, hierba perenne de vida larga, autoincompatible con polinización cruzada. Para esta especie se reportó una heterocigisidad observada de $H_o = 0.18$, lo cual se considera un índice bajo, en comparación con otras especies más comunes (Oostermeijer *et al.*, 1994). El análisis con isoenzimas reveló que la pérdida de grandes extensiones de hábitat (a causa de la extensión de la frontera agrícola) ha reducido drásticamente las poblaciones de esta especie, aumentando los niveles de endogamia y reduciendo el número de heterocigos en sus poblaciones. Aparentemente esto ha tenido el efecto de reducir la adecuación a nivel poblacional. Otro estudio de este tipo es el realizado con *Lynchnis viscaria* (Lammí *et al.*, 1999), para la cual se evaluó la variación genética en poblaciones periféricas y poblaciones centrales con respecto a su área de distribución en Finlandia. En ambos tipos de poblaciones se encontraron niveles bajos de variabilidad genética (periféricas $H = 0.034$ y centrales $H = 0.114$) pero, contrario a lo esperado, no hubo diferencias significativas

Cuadro 1. Información general sobre la variabilidad genética en especies vegetales raras. Abreviaturas: %P = Porcentaje de polimorfismo, A = Número promedio de alelos por *locus*, H_o = Heterocigisidad promedio observada, H_e = Heterocigisidad promedio esperada, H_t = Diversidad genética total, H_s = Variación genética promedio dentro de las poblaciones, F_{ST}/G_{ST} = Coeficientes de diferenciación genética entre poblaciones, V = Variabilidad exhibida en la población.

* Datos provenientes de análisis con isoenzimas. + Datos provenientes de análisis con RAPDs.

Familia y especie	%P	A	H_o	H_e	H_t	H_s	F_{ST}/G_{ST}	V	Referencias
Agavaceae									
<i>Agave cerulata</i>	77.6			0.181		0.181	0.098		Navarro-Quezada (1999)
<i>Agave subsimplex</i>	78.5			0.142		0.143	0.084		Navarro-Quezada (1999)
<i>Agave victoriae-reginae</i>	83	2.2		0.335			0.236		Martínez-Palacios <i>et al.</i> (1999)
Alismataceae									
<i>Sagittaria isoetiformis</i>	93.8	1.90		0.218			0.399		Edward y Sharitz (2000)
<i>Sagittaria teres</i>	75	1.30		0.101			0.261		Edward y Sharitz (2000)
Alliaceae									
<i>Allium aaseae</i>	56.9				0.323	0.274	0.126		Smith y Pham (1996)
Anacardiaceae									
<i>Rhus michauxii</i>	47		0.07		0.215		0.335		Sherman-Broyles <i>et al.</i> (1992)
Apiaceae									
<i>Aletes humilis</i>	81	303			0.327	0.249	0.197		Linhart y Premoli (1993)
<i>Lomatium rollinsii</i>	18.4	1.22							Soltis <i>et al.</i> (1997)
<i>Lomatium serpentinum</i>	2.8	1.03							Soltis <i>et al.</i> (1997)
<i>Lomatium laevigatum</i>	2.6	1.02							Soltis <i>et al.</i> (1997)
Asteraceae									
<i>Achillea millefolium</i> var. <i>megacephala</i>	31.6	1.45	0.129	0.126	0.296	0.272	0.078		Purdy y Bayer (1996)
<i>Antennaria virginica</i>	22.9	1.27	0.093		0.107		0.187		Bayer y Crawford (1986)
<i>Argyroxiphium sandwicense</i> var. <i>sandwicense</i>	2.5					0.183			Friar <i>et al.</i> (1996)
<i>Centaurea corymbosa</i>	11.8	1.1	0.043				0.334		Fréville <i>et al.</i> (1998)
<i>Centaurea maculosa</i> var. <i>albida</i>	23.5	1.5	0.071						Fréville <i>et al.</i> (1998)

Cuadro 1. Continuación

Familia y especie	%P	A	Ho	Hf	Hr	Hs	Fst/Gsr	V	Referencias
<i>Cirsium pitcheri</i>	28.6	2.5	0.018	0.024	0.119	0.083	0.139		Loveless y Hamrick (1988)
<i>Dendroseris verteroana</i>					0.000				Esselman <i>et al.</i> (2000)
<i>Dendroseris litoralis</i>					0.071				Esselman <i>et al.</i> (2000)
<i>Dendroseris micrantha</i>					0.065				Esselman <i>et al.</i> (2000)
<i>Dendroseris neriifolia</i>					0.053				Esselman <i>et al.</i> (2000)
<i>Dendroseris pinnata</i>					0.024				Esselman <i>et al.</i> (2000)
<i>Dendroseris pruina</i>					0.000				Esselman <i>et al.</i> (2000)
<i>Echinacea tennesseensis</i>	27.8	1.5	0.069				0.02		Baskauf y Eickmeier (1994)
<i>Hymenopappus artemisiifolius</i>	71	2.05	0.208		0.371	0.311	0.162		Babbel y Selander (1974)
<i>Layia discoidea</i>	90.5	3.1							Gottlieb <i>et al.</i> (1985)
<i>Layia jonesii</i>	64.7	3.0							Warwick y Gottlieb (1985)
<i>Layia munzii</i>	52.9	3.2							Warwick y Gottlieb (1985)
<i>Layia leucoppa</i>	58.8	3.2							Warwick y Gottlieb (1985)
<i>Lasthenia maritima</i>	8.9	2			0.104	0.024	0.294		Crawford <i>et al.</i> (1985)
<i>Stephanomeria exigua</i> var. <i>carotulifera</i>	57	2.10	0.092		0.331	0.300	0.077		Hamrick (1983)
<i>Stephanomeria exigua</i> var. <i>coronaria</i>	71.4	2.3							Gottlieb (1973a,b, 1977)
<i>Tragopogon minus</i>	4.2		0.430		0.188	0.038	0.515		Roose y Gottlieb (1976) Hamrick (1983)
<i>Tragopogon miscellus</i>					0.154	0.133	0.136		Roose y Gottlieb (1976) Hamrick (1983)
<i>Wyethia reticulata</i>	67* 68.7	1.87*	0.240	0.240	0.280		0.250* 0.273+		Ayres y Ryan (1997)
Brassicaceae									
<i>Warea carteri</i>		1.87	0.018	0.026			0.304		Evans <i>et al.</i> (2000)
Cactaceae									
<i>Carnegiea gigantea</i>	53.7	2.20	0.110	0.116			0.075		Hamrick <i>et al.</i> (2002)
<i>Lophocereus schottii</i>	49.5	2.33	0.142	0.144			0.242		Hamrick <i>et al.</i> (2002)
<i>Pachycereus pringlei</i>	62.1	2.50		0.200			0.076		Hamrick <i>et al.</i> (2002)
<i>Pereskia guamacho</i>	63.4	2.42	0.169	0.202			0.112		Hamrick <i>et al.</i> (2002)
<i>Stenocereus eruca</i>	46.2	1.48	0.040	0.154			0.069		Clark-Tapia (2000)
<i>Stenocereus griceus</i>	57.1	2.36	0.139	0.167			0.096		Hamrick <i>et al.</i> (2002)
<i>Stenocereus gummosus</i>	75	1.96	0.103	0.261			0.102		Clark-Tapia (2000)
<i>Stenocereus thurberi</i>	62.4	2.36	0.157	0.169			0.128		Hamrick <i>et al.</i> (2002)
Caryophyllaceae									
<i>Cerastium fischerianum</i> var. <i>molle</i>					0.479	0.273			Maki y Horie (1999)
<i>Lychnis viscaria</i>	21	1.3	0.050	0.056			0.430		Lamni <i>et al.</i> (1999)
<i>Stellaria arenicola</i>	30	1.41		0.087	0.163	0.147	0.102		Pudrý y Macdonald (1994)
Ceratophyllaceae									
<i>Ceratophyllum echinatum</i>	7	1.07	0.071		0.234		0.845		Les (1991)
Convallariaceae									
<i>Tricyrtis flava</i>	64.7	2.05			0.168		0.409		Maki y Horie (1999)
Dipsacadeae									
<i>Scabiosa columbaria</i>									Bijisma <i>et al.</i> (1991)
Fabaceae									
<i>Astragalus linifolius</i>	64	1.42	0.375	0.440			0.020		Karron <i>et al.</i> (1988)
<i>Astragalus osterhoutii</i>	79	1.25	0.325	0.357					Karron <i>et al.</i> (1988)
<i>Baptisia nuttalliana</i>	20	1.20	0.275						Hamrick <i>et al.</i> (1979)
<i>Lepedeza leptostachya</i>	0	1.0	0.000				0.000		Cole y Biesboer (1992)
<i>Lupinus nanus</i>	50	1.50	0.241						Scogin (1973)
<i>Lupinus subcarinosus</i>	88	1.84	0.241		0.913	0.119	0.383		Babbel y Selander (1974) Hamrick (1983)
<i>Lupinus texensis</i>	87.5	3.12	0.356		0.525	0.428	0.183		Babbel y Selander (1974) Hamrick (1983)

Cuadro 1. Continuación

Familia y especie	%P	A	H _D	H _E	H _I	H _S	F _{ST} /G _{ST}	V	Referencias
Gentianaceae									
<i>Gentiana pneumonanthe</i>			0.184						Oostermeijer <i>et al.</i> (1994)
<i>Lisianthus aurantiacus</i>	33.3	2	0.106						Systema y Schaal (1985)
<i>Lisianthus habuansis</i>	8.3	2	0.017						Systema y Schaal (1985)
<i>Lisianthus jefensis</i>	16.7	2	0.03						Systema y Schaal (1985)
<i>Lisianthus peduncularis</i>	33.3	2	0.073						Systema y Schaal (1985)
Grammitidaceae									
<i>Adenophorus periens</i>	80	2.8	0.191						Ranker (1994)
Labiatae									
<i>Agastache cusickii</i>	60	1.80	0.166						Vogelman y Gastony (1987)
<i>Agastache occidentalis</i>	66.7	2.07	0.122						Vogelman y Gastony (1987)
<i>Agastache parvifolia</i>	53.3	1.80	0.107						Vogelman y Gastony (1987)
<i>Salvia pratensis</i>	31	1.34					0.156		Bijlsma <i>et al.</i> (1991) Ouborg y van Treuren (1995)
Lauraceae									
<i>Lindera melissifolia</i>	33.3	1.46			0.020				Godt y Hamrick (1996)
Liliaceae									
<i>Erythronium propullans</i>	24	1.80	0.180	0.33					Pleasant y Wedel (1989)
<i>Helonias bullata</i>	12.8	1.14	0.025	0.029	0.160	0.086	0.306		Godt <i>et al.</i> (1995)
<i>Helonias hakuuensis</i>	76.2	2.99	0.188	0.245			0.249		Godt <i>et al.</i> (1995)
<i>Helonias hongdoensis</i>	55.6	2.11	0.119	0.165			0.269		Godt <i>et al.</i> (1995)
<i>Helonias taeanensis</i>	81.3	3.21	0.151	0.231			0.411		Godt <i>et al.</i> (1995)
Limnathaceae									
<i>Limnanthes alba</i>	52.2	1.73	0.159						Arroyo (1975)
<i>Limnanthes bakeri</i>	36.8	2.3							Kesseli y Jain (1984)
<i>Limnanthes floccosa</i>	17.6	1.19	0.130						Arroyo (1975)
<i>Limnanthes macounii</i>	11.1	2.0							Kesseli y Jain (1984)
<i>Limnanthes vinculans</i>	41.2	3.0							Keseli y Jain (1984)
Malvaceae									
<i>Hibiscus dasycalyx</i>	10								Clips (1995)
Myrtaceae									
<i>Austromyrtus gonoclada</i>	59.4	1.8	0.055						Shapcott y Playford (1996)
<i>Austromyrtus hillii</i>	31.3	1.4	0.010						Shapcott y Playford (1996)
<i>Austromyrtus inophloia</i>	31.3	1.6	0.025						Shapcott y Playford (1996)
<i>Eucalyptus argutifolia</i>	45.9	1.8	0.190		0.261		0.212		Kennington y James (1998)
<i>Eucalyptus caesia</i>	38.8	2.1							Moran y Hoper (1983)
<i>Eucalyptus phylaxis</i>								0.00	Rosseto <i>et al.</i> (1999)
Onagraceae									
<i>Clarkia amoena</i>	62	1.37							Gottlieb (1973a,b)
<i>Clarkia biloba</i>	61	2.09	0.150						Gottlieb (1974)
<i>Clarkia dudleyana</i>	75	2.09	0.160						Gottlieb (1974)
<i>Clarkia franciscana</i>	7.7	2.0	0.000						Gottlieb (1973a,b)
<i>Clarkia lingulata</i>	56	2.06	0.080						Gottlieb (1974)
<i>Clarkia rubicunda</i>	59	1.69	0.110						Gottlieb (1973a,b)
<i>Gaura demareei</i>	22	1.39	0.051		0.198	0.186	0.060		Gottlieb y Plitz (1976)
<i>Oenothera argillicola</i>	20	1.25	0.080						Levy y Levin (1975)
<i>Oenothera organensis</i>	6.7	2.0							Levy <i>et al.</i> (1979)
Orchidaceae									
<i>Goodyera procera</i>	22*	1.22*	0.073*						Wong y Sun (1999)
	55+				0.290+	0.180+	0.390+		
Papaveraceae									
<i>Arctomecon humilis</i>	10.4	1.43	0.100						Allphin <i>et al.</i> (1998)

Cuadro 1. Continuación

Familia y especie	%P	A	Ho	He	Hr	Hs	Fst/Gst	V	Referencias
Pinaceae									
<i>Picea engelmannii</i>							0.100		Hiebert y Hamrick (1983)
<i>Pinus balbouriana</i>	56.7	2.10							Hiebert y Hamrick (1983)
<i>Pinus edulis</i>		1.8		0.150			0.012		Betancourt <i>et al.</i> (1991)
<i>Pinus longaeva</i>	78.6	2.35	0.327		0.484	0.465	0.038		Hamrick (1983)
<i>Pinus pungens</i>	4	1.33	0.002		0.342	0.331	0.032		Feret (1974)
<i>Pinus radiata</i>	45.4	2.2			0.154	0.133	0.136		Moran <i>et al.</i> (1980)
									Hamrick (1983)
<i>Pinus rzedowskii</i>	46.8	1.8	0.162	0.219			0.175		Delgado <i>et al.</i> (1999)
<i>Pinus torreyana</i>	3.4	2.2					1.000		Leding y Conkle (1983)
<i>Pinus washoensis</i>				0.150			0.016		Niebling y Conkle (1990)
Poaceae									
<i>Deschampsia mackenziana</i>	18.9	1.55			0.189		0.268		Purdy y Bayer (1995b)
<i>Elymus hystrix</i>	7.7								Clegg <i>et al.</i> (1976)
<i>Elymus wiegandii</i>	7.7								Clegg <i>et al.</i> (1976)
Polemoniaceae									
<i>Phlox cuspidata</i>	7.9	1.08	0.010		0.074	0.046	0.299		Levin (1975, 1978)
									Hamrick (1983)
<i>Phlox roemariana</i>	16.3	1.13	0.046		0.356	0.278	0.244		Levin (1975, 1978)
									Hamrick (1983)
Polygonaceae									
<i>Polygonella basiramia</i>	28.5	2.5							Lewis y Crawford (1995)
<i>Polygonella ciliata</i>	21.3	2.0							Lewis y Crawford (1995)
<i>Polygonella fimbriata</i>	33.3	2.28							Lewis y Crawford (1995)
<i>Polygonella macrophylla</i>	29.6	2.27							Lewis y Crawford (1995)
<i>Polygonella parksii</i>	23.7	2.55							Lewis y Crawford (1995)
<i>Polygonella robusta</i>	54.5	2.17							Lewis y Crawford (1995)
Proteaceae									
<i>Grevillea scapigera</i>	4.3								Rossetto <i>et al.</i> (1995)
<i>Lambertia orbifolia</i>	38.5	1.5	0.060	0.100			0.441		Coates y Hamley (1999)
<i>Leucadendron elimense</i>								0.35	Tansley y Brown (2000)
Rosaceae									
<i>Geum radiatum</i>	23		0.052	0.074					Hamrick y Godt (1996)
Rutaceae									
<i>Zieria prostrata</i>	37								Hogbin y Peakall (1999)
Salicaceae									
<i>Salix salicifolia</i>	35.3	1.59			0.305		0.159		Purdy y Bayer (1995a)
Sarraceniaceae									
<i>Sarracenia rubra</i> var. <i>alabamensis</i>	53.3	1.73	0.183		0.262		0.086		Godt y Hamrick (1998)
Scrophulariaceae									
<i>Mabrya acerifolia</i>	15.9	1.16	0.041		0.077		0.208		Elisens y Crawford (1988)
<i>Mabrya coccinea</i>	9	1.09	0.035						Elisens y Crawford (1988)
<i>Mabrya rosei</i>	18.2	1.18	0.045						Elisens y Crawford (1988)
<i>Pedicularis furbishiae</i>	0	0	0.000	0.000					Waller <i>et al.</i> (1987)
Solanaceae									
<i>Capsicum cardenasii</i>	19.2	1.27							McLeod <i>et al.</i> (1983)
<i>Lycopersicon parviflorum</i>	0	1	0.000						Rick <i>et al.</i> (1976)
<i>Lycopersicon pimpinellifolium</i>	36.3	1.54	0.074		0.239	0.125	0.317		Rick <i>et al.</i> (1977)
									Hamrick (1983)

entre los niveles de adecuación de ambos tipos de poblaciones, encontrándose además niveles altos de diferenciación interpoblacional. Esto llevó a los autores a sugerir que la mejor estrategia de conservación para esta especie sería conservar no sólo las poblaciones centrales, sino también las poblaciones pequeñas y más aisladas (periféricas) con el fin de conservar la mayor cantidad de variabilidad genética posible.

A mediados de la década de 1990 se empezó a generalizar el uso de marcadores moleculares de ADN, como los microsatélites, los AFLPs y los RAPDs. Estas nuevas técnicas necesitan menos material y son más finas; además, permiten detectar niveles de variabilidad genética que las isoenzimas no detectan (cuadro 1) (Rossetto *et al.*, 1995, Maki y Horie, 1999). En el caso de los estudios realizados con especies vegetales raras, el marcador molecular más utilizado han sido los RAPDs (Random Amplified Polymorphic DNA). Por ejemplo, en el estudio realizado por Friar *et al.* (1996) con *Argyroxiphium sandwicense* var. *sandwicense* se empleó esta técnica. Esta especie, endémica del volcán Mauna Kea en Hawaii, es autoincompatible y pasó por un cuello de botella que redujo la población de aproximadamente 40,000 individuos a apenas 4,000. Esto trajo como consecuencia la pérdida de variabilidad genética, presentando una heterocigosidad de apenas 0.17, con un nivel de polimorfismo de 0.024. En la actualidad la población se reduce a tan solo 46 individuos. Otro ejemplo es el estudio realizado por Hogbin y Peakall (1999), en el cual se analiza la variabilidad genética en poblaciones de *Zieria prostrata*. Esta especie arbustiva postrada presenta altos niveles de autofertilización en poblaciones semiaisladas. El análisis con RAPDs mostró niveles de variabilidad altos (65%) a nivel intrapoblacional, pero niveles bajos de variabilidad (37%) a nivel interpoblacional.

La mayoría de los estudios que han evaluado la variabilidad genética intra- o interpoblacional en poblaciones naturales de especies raras (cuadro 1) han encontrado poca o nula variabilidad en estas especies. Sin embargo, existen reportes de especies raras con alta variabilidad genética (cuadro 1) y de especies muy comunes con muy poca variabilidad genética (e.g. *Pteridium aquilinum*) (Gottlieb *et al.*, 1985, Karron *et al.*, 1988, Ranker, 1994, Lewis y Crawford, 1995, Smith y Pham, 1996). Por ejemplo, en *Grevillea scapigera*, especie endémica de una pequeña región de Australia y hasta hace poco considerada extinta, se detectó un nivel relativamente alto de variabilidad genética ($V = 0.32$; Rossetto *et al.*, 1995). El 87% de esta variabilidad corresponde a variabilidad intrapoblacional, mientras que el restante 13% se refiere a variabilidad interpoblacional. Los autores señalan que esto se debe probablemente a que ésta es una planta exógama. En *Allium aaseae*, especie endémica del suroeste de Idaho, también se encontraron altos niveles de variación genética ($H_t = 0.446$, $p = 0.569$; Smith y Pham, 1996); los autores señalan que

estos resultados son en parte el reflejo de los altos niveles de entrecruzamiento entre individuos y entre poblaciones de esta especie. Sugieren además, como hipótesis alternativa, que es posible que esta especie tenga poco tiempo de haber divergido de su ancestro *A. simillimum*, que también tiene altos niveles de variación genética ($H = 0.500$, $p = 0.590$), por lo que tal vez aún conserve gran parte de dicha variación. Una alternativa es que exista hibridación entre ambas especies, a consecuencia de la cual se integren constantemente a la población de *A. aaseae* nuevos alelos.

Gitzendanner y Soltis (2000) publicaron una revisión de los patrones de variación genética en especies raras y comunes cercanamente emparentadas y señalaron que las revisiones de este tipo publicadas previamente (e.g. Hamrick *et al.*, 1979; Stebbins, 1980; Hamrick y Godt, 1989) no consideran la importancia de las relaciones filogenéticas entre las especie estudiadas. Los autores señalan que este "olvido" viola algunos de los supuestos de los métodos estadísticos utilizados para analizar los datos, por lo que no es posible afirmar que los patrones reportados en esas publicaciones sean del todo válidos. En esta nueva revisión los autores se dan a la tarea de buscar patrones en el comportamiento de especies raras, a partir de datos publicados, por medio de la comparación de sus características a nivel genético con especies comunes congéneres cercanamente emparentadas. Estos autores encuentran que, efectivamente, las especies vegetales raras presentan en general menor variabilidad genética que sus congéneres comunes, sin que esto signifique necesariamente que tengan poca variabilidad genética ($\%P_{\text{raras}} = 36.7$, $\%P_{\text{comunes}} = 44.9$, $H_{\text{raras}} = 0.095$, $H_{\text{comunes}} = 0.119$, $H_{\text{raras}} = 0.219$, $H_{\text{comunes}} = 0.242$). Este resultado concuerda con el reportado por Young y Brown (1996), quienes concluyen que en algunos géneros tanto las especies raras como las comunes presentan muy altos o muy bajos niveles de polimorfismo, siendo éste muy parecidos en ambos tipos de especies.

La gama de valores de variabilidad genética encontrada en las especies vegetales raras es hasta el momento muy amplia. Existen especies raras con altos niveles de variabilidad genética, por ejemplo, *Agastache occidentalis* (Vogelmann y Gastony, 1987), *Adenophorus periens* (Ranker, 1994) y *Daviesia suaveolens* (Young y Brown, 1996), y otras con bajos niveles de variabilidad genética, por ejemplo, *Ceratophyllum echinatum* (Les, 1991), *Bensoniella oregona* (Soltis *et al.*, 1992) y *Lespedeza leptostachya* (Cole y Biesboer, 1992).

Discusión

La información demográfica de la que se dispone hasta la fecha para diferentes especies vegetales raras nos permite observar ciertos patrones demográficos que, sin embargo, por el momento no podemos considerar como generales en este tipo de especies, debido principalmente a la escasez de

estudios de este tipo. Hasta ahora todas las especies de plantas raras que se han estudiado a este nivel presentan tasas de crecimiento poblacional cercanas a la unidad. Además, en su mayoría tienen limitaciones para reproducirse sexualmente y, en algunos casos, la reproducción presenta un comportamiento intermitente, con periodos largos de baja reproducción sexual, seguidos por periodos cortos en los que la reproducción sexual es relativamente más exitosa. Sin embargo, no podemos decir que estos comportamientos constituyan patrones demográficos generales en las especies raras, pues algunas de estas características demográficas se presentan también en especies relativamente más comunes. Esto mismo sucede con los reportes de bajos porcentajes de germinación y bajas tasas de reclutamiento de nuevos individuos en las poblaciones de las especies raras. Todas estas características inciden directamente en la abundancia y en la distribución de las especies, por lo que pueden considerarse causas o consecuencias de la rareza, ya que en todos los casos limitan tanto la abundancia como la distribución de las especies. En este contexto, es importante reconocer que las especies raras no constituyen un ensamble uniforme, sino que, por el contrario, representan una amplia gama de taxones con características biológicas diversas, en los que cada especie posee sus propios atributos demográficos y está representada por poblaciones locales que presentan abundancias diversas, distintos niveles de especificidad de hábitat y áreas de distribución geográfica heterogéneas, lo que se traduce en diferentes niveles e incluso tipos de rareza (Rabinowitz, 1981).

En lo que a los estudios genéticos se refiere, la gran cantidad de trabajos publicados sobre el tema muestra claramente la importancia de considerar las diferencias y afinidades ecológicas y filogenéticas al comparar especies raras, con el objeto de poder evaluar de manera adecuada la existencia potencial de patrones generales para este tipo de especies. Queda de manifiesto que la comparación del comportamiento demográfico y de las características genéticas entre especies congéneres raras y comunes es crucial para la identificación y el entendimiento de las causas evolutivas y ecológicas de la rareza y que, más que proponer generalizaciones sobre la biología de las especies raras, es indispensable enfocar los esfuerzos de investigación hacia tratar de entender y explicar cómo se relacionan diferentes características ecológicas y evolutivas, y de qué manera podemos concebirlas como causas o consecuencias de la rareza en especies vegetales. En este sentido, es notable la ausencia de estudios que incorporen simultáneamente aspectos genéticos y ecológicos, en un intento por comprender el fenómeno de la rareza desde ambas perspectivas. A pesar de que esta falta de articulación entre la genética de poblaciones y la demografía se ha mencionado en repetidas ocasiones (van Groenendael *et al.*, 1988; Silvertown, 1991; Schemske *et al.*, 1994), es

claro que a la fecha todavía no se ha construido un puente tangible entre ambas disciplinas. El conocimiento que se podría generar de un enfoque interdisciplinario de esta naturaleza nos permitirá no sólo ampliar nuestro conocimiento y comprensión sobre la biología de las especies raras, sino que también nos ayudará a generar mejores propuestas de conservación para éstas.

En este sentido, valdría la pena considerar cómo es la cadena causal de la rareza en cada especie. ¿Es posible que cada especie tenga su propia cadena causal o, por el contrario, que podamos encontrar patrones generales en este sentido? Por ejemplo, considerando que tanto la distribución como la abundancia de las poblaciones están determinadas primordialmente por parámetros demográficos, como las tasas de natalidad y mortalidad, la fecundidad, la estructura poblacional y las tasas de crecimiento poblacional, y que esta distribución y abundancia impacta la estructura genética de las poblaciones, el nivel de adecuación de los individuos y, por tanto, su capacidad de adaptación al ambiente, podríamos considerar que las características demográficas de las especies son aspectos causales de la rareza, mientras que las características genéticas de las especies raras son consecuencia de los tamaños poblacionales pequeños o del aislamiento característico de las poblaciones de este tipo de especies.

El planteamiento y el análisis de argumentos como el anterior resultan trascendentales en la búsqueda e interpretación de respuestas a un sin fin de preguntas que aún nos quedan por resolver acerca de la biología de las especies vegetales raras. Por ejemplo, ¿cómo afecta la heterogeneidad ambiental al comportamiento demográfico de las especies de plantas raras?, ¿qué características demográficas y genéticas están asociadas a los diferentes tipos de rareza?, ¿qué relación existe entre los atributos demográficos, los genéticos y la restricción de hábitat?, ¿cómo afectan las diferencias a nivel filogenético y ecológico el comportamiento demográfico y genético de las especies raras?, ¿son las bajas tasas de reproducción sexual en especies vegetales raras las responsables de las bajas tasas de colonización?, ¿los patrones demográficos y genéticos descritos hasta la fecha en especies raras son causas o consecuencias de la rareza? Las respuestas a estas y otras preguntas sólo podrán resolverse en la medida en que, por un lado, se incremente el número de estudios comparativos entre especies emparentadas con diferentes niveles de rareza, que nos permita contar con análisis comparativos más reales, puesto que al comparar especies cercanas se minimiza el efecto de linaje y se puede suponer que las diferencias entre ellas son de origen reciente y posiblemente han evolucionado en respuesta a presiones específicas de selección natural. Por otro lado, es necesario que se utilicen enfoques novedosos, como aquellos en los que se integran los conocimientos generados a partir de diferentes disciplinas biológicas (*i.e.* demografía, genética, fisiología,

interacciones bióticas, etc.). Esta falta de integración fue señalada por Schemske *et al.* (1994), quienes revisaron un total de 78 artículos publicados hasta esa fecha sobre la biología de especies raras; entre éstos, sólo cuatro estudios incluían información tanto genética como ecológica de manera simultánea. Diez años después todavía es poco común la aplicación de diversas disciplinas o enfoques de manera paralela en un mismo estudio, en gran parte debido a que los resultados son difíciles de compaginar. Lo anterior tiene que ver en alguna medida con el hecho de que muchos de los conceptos que utiliza la genética de poblaciones (como el efecto fundador, la deriva génica, la diferenciación genética, el flujo génico, la especiación alopátrica, el tamaño efectivo de la población, etc.) parten de la base de que las poblaciones tienen una estructura espacial, es decir, que están organizadas a manera de demes, o subpoblaciones esparcidas en el espacio (concepción que poco a poco se ha ido integrando en el concepto de metapoblación; Levins, 1969). Por otro lado, en la mayoría de los estudios que emplean un enfoque ecológico para analizar a las especies raras, no se emplea este tipo de visión, puesto que las poblaciones son concebidas como entidades "globales"; cuando se estudian varias poblaciones, éstas son consideradas como replicas o entidades separadas y no como unidades potencialmente interdependientes, es decir, como partes de una metapoblación (Silvertown, 1991). En este sentido, el surgimiento y desarrollo de la teoría metapoblacional, que ha llevado también a los demógrafos a concebir a las especies como entidades estructuradas en subpoblaciones repartidas en el espacio, puede funcionar, como lo sugiere Silvertown (1991), como el puente que permita integrar los enfoques ecológico y genético en una nueva disciplina que seguramente podrá dar respuesta a muchas de las interrogantes que existen alrededor de la rareza. La integración de los resultados de estas dos disciplinas en el contexto de la teoría metapoblacional promete la creación de un conjunto de variables comunes que permitan analizar a las poblaciones como entidades espacialmente estructuradas, dejando atrás la concepción de la población como un sistema cerrado, la cual no dejaba de imprimirle una cierta idea de estática e irrealidad a dicho concepto.

En resumen, lo que seguramente nos llevará poco a poco a comprender el fenómeno de la rareza a mayor profundidad, serán los estudios multidisciplinarios en los cuales se analice la biología de diferentes especies congéneres con distintos niveles de rareza, abordando temas como a) sus características reproductivas (fenología, germinación, establecimiento de plántulas), b) su comportamiento demográfico (incluyendo la demografía a nivel metapoblacional), c) su estructura genética, d) sus interacciones bióticas (*i.e.* capacidades competitivas, asociaciones con otras especies) y e) las características de los ambientes a los que

están asociadas. Esto nos permitirá tener suficiente información para empezar a entender por qué hay unas especies con una distribución más amplia y con poblaciones más abundantes que otras, que finalmente sigue siendo una de las preguntas centrales de la ecología.

Agradecimientos

Agradezco la minuciosa revisión de Teresa Valverde, Francisco Molina Freaner y Eduardo Martínez Romero, cuyos comentarios enriquecieron este manuscrito. Así mismo, agradezco los comentarios de María del Carmen Mandujano, Luis Eguiarte Fruns, Luz María Calvo y de un revisor anónimo a versiones previas de este trabajo. El presente proyecto se realizó gracias a una beca doctoral por parte de CONACyT a la autora.

Literatura citada

- Allphin L., Windham M.D. y Harper K.T. 1998. Genetic diversity and gene flow in the endangered bear poppy, *Arcomecon humilis* (Papaveraceae). *American Journal of Botany* **85**:1251-1261.
- Andersen H. 1989. The rare plants of the Galápagos Islands and their conservation. *Biological Conservation* **47**:49-77.
- Arroyo M.T.K. 1975. Electrophoretic studies of genetic variation in natural populations of allogamous *Limnanthes alba* and autogamous *Limnanthes floccosa* (Limnanthaceae). *Heredity* **35**:153-164.
- Ayres D.R. y Ryan F.J. 1997. The clonal and population structure of a rare endemic plant, *Wyethia reticulata* (Asteraceae): allozyme and RAPD analysis. *Molecular Ecology* **6**:761-772.
- Babbel G.R. y Selander R.K. 1974. Genetic variability in edaphically restricted and widespread plant species. *Evolution* **28**:619-630.
- Baskauf C.J. y Eickmeier W.G. 1994. Comparative ecophysiology of a rare and a widespread species of *Echinacea* (Asteraceae). *American Journal of Botany* **81**:958-964.
- Baskin J.M., Snyder K.M., Walck J.L. y Baskin C.C. 1997. The comparative autoecology of endemic, globally-rare, and geographically-widespread, common plant species: three case studies. *The Southwestern Naturalist* **42**:384-399.
- Bayer R.J. y Crawford D.J. 1986. Allozyme divergence among five diploid species of *Antennaria* (Asteraceae: Inuleae) and their allopolyploid derivatives. *American Journal of Botany* **73**:287-296.
- Begon M., Harper J.L. y Townsend C.R. 1990 *Ecology: Individuals, Populations and Communities*. Blackwell Scientific, Oxford.
- Betancourt L.J., Schuster W.S., Mitton J.B. y Anderson R.S. 1991. Fossil and genetic history of a pinyon pine (*Pinus edulis*) isolate. *Ecology* **72**:1685-1696.
- Bevill R.L. y Louda S.M. 1999. Comparisons of related rare and common species in the study of plant rarity. *Conservation Biology* **13**:493-498.
- Bierzychudek P. 1982. The demography of jack-in-the-pulpit, a forest perennial that changes sex. *Ecological Monographs* **52**:335-351.

- Bijlsma R., Ouborg N.J. y van Treuren R. 1991. Genetic and phenotypic variation in relation to population size in two plant species: *Salvia pratensis* and *Scabiosa columbaria*. En: Seitz A. y Loeschke V. Eds. *Species Conservation: A Population-Biological Approach*, pp. 89-101, Birkhauser Verlag, Basilea.
- Boyce M. 1992. Population viability analysis. *Annual Review of Ecology and Systematics* 23:481-506.
- Byers D.L. y Meagher T.R. 1997. A comparison of demographic characteristics in a rare and a common species of *Eupatorium*. *Ecological Applications* 7:519-530.
- Caswell H. 1989. *Matrix Population Models*. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts.
- Clark-Tapia R. 2000. Estructura genética de dos cactáceas columnares del Desierto Sonorense *Stenocereus gummosus* y *S. eruca* (Cactaceae). Tesis de Maestría, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., 75 pp.
- Clegg M.T., Horch C.R. y Church G.L. 1976. Extreme genetic similarity among northeastern species of wild rye. *Genetics* 83:Suppl.15.
- Coates D.J. y Hamley V.L. 1999. Genetic divergence and the mating system in the endangered and geographically restricted species, *Lambertia orbifolia* Gardner (Proteaceae). *Heredity* 83:418-427.
- Cody M.L. 1986. Diversity, rarity, and conservation in Mediterranean-climate regions. En: Soulé M.E. Ed. *Conservation Biology: the Science of Scarcity and Diversity*, pp. 122-152, Sinauer, Sunderland.
- Cole C.T. y Biesboer D.D. 1992. Monomorphism, reduced gene flow, and cleistogamy in rare and common species of *Lespedeza* (Fabaceae). *American Journal of Botany* 79:567-575.
- Crawford D.J., Ornduff R. y Vasey M.C. 1985. Allozyme variation within and between *Lasthenia minor* and its derivative species *L. maritime* (Asteraceae). *American Journal of Botany* 72:1177-1184.
- Cruzan M.B. 1998. Genetic markers in plant evolutionary ecology. *Ecology* 79:400-412.
- Delgado P., Piñero D., Chaos A., Pérez-Nasser N. y Álvarez-Buylla E.R. 1999. High population differentiation and genetic variation in the endangered Mexican pine *Pinus rzedowskii* (Pinaceae). *American Journal of Botany* 86:669-684.
- Drury W.H. 1974. Rare species. *Biological Conservation*. 6:162-169.
- Edward A.L. y Sharitz R.R. 2000. Population genetics of two rare perennials in isolated wetlands: *Sagittaria isoetiformis* and *S. teres* (Alismataceae). *American Journal of Botany* 87:1147-1158.
- Elisens W.J. y Crawford D.J. 1988. Genetic variation and differentiation in the genus *Mabrya* (Scrophylariaceae-Antirrhineae). Systematic and evolutionary inferences. *American Journal of Botany* 75:85-96.
- Esparza-Olguín L., Valverde T. y Vilchis-Anaya E. 2002. Demographic analysis of a rare columnar cactus (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, Mexico. *Biological Conservation* 103:249-259.
- Esselman E.J., Crawford D.J., Brauner S., Sruessy T.F., Anderson G.J. y Silva-O M. 2000. RAPD marker diversity within and divergence among species of *Dendroseris* (Asteraceae: Lactuceae). *American Journal of Botany* 87:591-596.
- Evans M.E.K., Dolan R.W., Menges E.S. y Gordon D.R. 2000. Genetic diversity and reproductive biology in *Warea carteri* (Brassicaceae), a narrowly endemic Florida scrub annual. *American Journal of Botany* 87:372-381.
- Falk D.A. y Holsinger K.E. 1991. *Genetics and Conservation of Rare Plants*. Oxford University Press, Oxford.
- Feret P.P. 1974. Genetic differences among three small stands of *Pinus pungens*. *Theoretical and Applied Genetics* 44:173-177.
- Fiedler P.L. 1987. Life history and population dynamics of rare and common mariposa lilies (*Calochortus* Pursh: Lilaceae). *Journal of Ecology* 75:977-995.
- Fisher M. y Matthies D. 1998. RAPD variation in relation to population size and plant fitness in the rare *Gentianella germanica* (Gentianaceae). *American Journal of Botany* 85:811-819.
- Franco M. 1990. Ecología de poblaciones. *Ciencias Núm. Esp.* 4:4-9.
- Fréville H., Colas B., Ronfort J., Riba M. y Olivieri I. 1998. Predicting endemism from population structure of a widespread species: case study *Centaurea maculosa* Lam. (Asteraceae). *Conservation Biology* 12:1269-1278.
- Friar E.A., Robichaux R.H. y Mount D.W. 1996. Molecular genetic variation following a population crash in the endangered Mauna Kea silversword, *Argyroxiphium sandwicense* ssp. *sandwicense* (Asteraceae). *Molecular Ecology* 5:687-691.
- García M.B. 1997. *Borderea chouardii*, la primera planta española que cuenta con un plan de recuperación. www.querqus.es/RedQercus/Articulos/borderea.htm
- Gaston K.G. 1994. *Rarity*. Chapman and Hall, Londres.
- Gitzendanner M.A. y Soltis P.S. 2000. Patterns of genetic variation in rare and widespread plant congeners. *American Journal of Botany* 87:783-792.
- Godínez-Álvarez H., Valiente-Banuet A. y Valiente-Banuet L. 1999. Biotic interactions and the population dynamics of the long-lived columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo* in the Tehuacán Valley, Mexico. *Canadian Journal of Botany* 77:203-208.
- Godt M.W., Hamrick J.L. y Bratton S. 1995. Genetic diversity in a threatened wetland species, *Helonias bullata* (Liliaceae). *Conservation Biology* 9:596-604.
- Godt M.W. y Hamrick J.L. 1996. Allozyme diversity in the endangered shrub *Lindera melissifolia* (Asteraceae) and its widespread congener *Lindera benzoin*. *Canadian Journal of Forest Research* 26:2080-2087.
- Gottlieb L.D. 1973a. Genetic differentiation, sympatric speciation, and the origin of a diploid species of *Stephanomeria*. *American Journal of Botany* 60:545-553.
- Gottlieb L.D. 1973b. Enzyme differentiation and phylogeny in *Clarkia franciscana*, *C. rubicunda* and *C. amoena*. *Evolution* 27:205-214.
- Gottlieb L.D. 1974. Genetic confirmation of the origin of *Clardia ligulata*. *Evolution* 28:244-250.
- Gottlieb L.D. y Plitz G. 1976. Genetic similarity between *Gaura longiflora* and its obligately outcrossing derivative *G. demareei*. *Systematic Botany* 1:181-187.
- Gottlieb L.D. 1977. Genotypic similarity of large and small individuals in a natural population of the annual plant *Stephanomeria exigua* spp. *coronaria* (Compositae). *Journal of Ecology* 65:127-134.
- Gottlieb L.D., Warwick S.I. y Ford V.S. 1985. Morphological and electrophoretic divergence between *Layia discoidea* and *L.*

- glandulosa*. *Systematic Botany* 10:484-495.
- Griggs R.F. 1940. The ecology of rare plants. *Bulletin of Torrey Botanic Club* 67:575-594.
- Hamrick J.L. 1983. The distribution of genetic variation within and among natural plant populations. En: Shonewald-Cox M., Chambers S.M., MacBryde B. y Thomas L. Eds. *Genetics and Conservation: A Reference for Managing Wild Animal and Plant Population*, pp. 500-508. Benjamin Cummings, Menlo Park, California.
- Hamrick J.L. y Godt M.J.W. 1989. Allozyme diversity in plant species. En: Brown A.D.H., Clegg M.T., Kahler A.L. y Weir B.S. Eds. *Plant Populations Genetics, Breeding and Genetic Resources*, pp. 43-63, Sinauer, Sunderland.
- Hamrick J.L. y Godt M.W. 1996. Conservation genetics of endemic plant species. En: Avise J.C. y Hamrick J.L. Eds. *Conservation Genetics: Case Histories from Nature*, pp. 281-303, Chapman and Hall, Londres.
- Hamrick J.L., Linhart Y.B. y Mitton J.B. 1979. Relationships between life history characteristics and electrophoretically detectable genetic variation in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10:173-200.
- Hamrick J.L., Nason J.D. y Fleming T.H. 2002. Genetic diversity in columnar cacti. En: Fleming T. y Valiente A. Eds. *Evolution, Ecology and Conservation of columnar cacti and their mutualists*. University of Arizona Press, Tucson, Arizona. pp: 122-133.
- Harper J.J. 1981. The means of rarity. En: Synge H. Ed. *Biological Aspects of Rare Plant Conservation*, pp. 189-203. John Wiley and Sons, Nueva York.
- Hogbin P.M. y Peakall R. 1999. Evaluation of the contribution of genetic research to the management of the endangered plant *Zieria prostrata*. *Conservation Biology* 13:514-522.
- Holsinger K.E. y Gotlieb L.D. 1991. Conservation of rare and endangered plants: principles and prospects. En: Falk D.A. y Holsinger K.E. Eds. *Genetics and Conservation of Rare Plants*, pp. 195-208, Oxford University Press, Nueva York.
- Hubbell S.P. y Foster R.B. 1986. Commonness and rarity in a Neotropical forest: implications for tropical tree conservation. En: Soulé M.E. Ed. *Conservation Biology: the Science of Scarcity and Diversity*, pp. 205-231, Sinauer, Sunderland.
- Hunter M.L. 1996. *Fundamentals of Conservation Biology*. Blackwell Science, Oxford.
- Karron J.D., Linhart Y.B., Chaulk C.A. y Robertson C.A. 1988. Genetic structure of populations of geographically restricted and widespread species of *Astragalus* (Fabaceae). *American Journal of Botany* 75:1114-1119.
- Kennington W.J. y James S.H. 1998. Allozyme and morphometric variation in two closely related mallee species from Western Australia, *Eucalyptus argutifolia* and *E. obusiflora* (Myrtaceae). *Australian Journal of Botany* 82:173-186.
- Kesseli R.V. y Jain S.K. 1984. New variation and biosystematic patterns detected by allozyme and morphological comparisons in *Limnanthes* sect. *reflexae* (Limnanthaceae). *Plant Systematics and Evolution* 147:133-165.
- Kruckerberg A.R. y Rabinowitz D. 1985 Biological aspects of endemism in higher plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16:447-479.
- Kunin W.E. y Gaston K.G. 1993. The biology of rarity: patterns, causes and consequences. *Trends in Ecology and Evolution* 8:298-301.
- Kunin W.E. y Gaston K.G. 1997. *The Biology of Rarity: Patterns, Causes and Consequences of Rare-Common Differences*. Chapman and Hall, Londres.
- Lahti T., Kemppainen E., Kurtto A. y Uotila P. 1991. Distribution and biological characteristics of threatened vascular plants in Finland. *Biological Conservation* 55:299-314.
- Lammi A., Siikamäki P. y Mustajärvi K. 1999. Genetic diversity, population size, and fitness in central and peripheral population of a rare plant *Lychnis viscaria*. *Conservation Biology* 13:1069-1078.
- Lande R. 1988. Genetics and demography in biological conservation. *Science (Washington)* 241:1455-1460.
- Lande R. 1995. Mutation and conservation. *Conservation Biology* 9:782-791.
- Leding F.T. y Conkle M.T. 1983. Gene diversity and genetic structure in a narrow endemic, Torrey pine (*Pinus torreyana* Parry ex. Carr). *Evolution* 37:79-85.
- Les D.H. 1991. Genetic diversity in the monoecious hydrophile *Ceratophyllum* (Ceratophyllaceae). *American Journal of Botany* 78:1070-1082.
- Levin D.A. 1975. Interspecific hybridization, heterozygosity and gene exchange in *Phlox*. *Evolution* 29:37-51.
- Levin D.A. 1978. Genetic variation in annual *Phlox*: self-compatible versus self-incompatible species. *Evolution* 32:245-263.
- Levins R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America* 15:237-240.
- Levy M. y Levin D.A. 1975. Genic heterozygosity and variation in permanent translocation heterozygotes of the *Oenothera biennis* complex. *Genetics* 79:493-512.
- Lewis P.O. y Crawford D.J. 1995. Pleistocene refugium endemics exhibit greater allozymic diversity than widespread congeners in the genus *Polygonella* (Polygonaceae). *American Journal of Botany* 82:141-149.
- Linhart Y.B. y Premoli A.C. 1993. Genetic variation in *Aletes acaulis* and its relative, the narrow endemic *A. humilis* (Apiaceae). *American Journal of Botany* 80:598-605.
- Louda S.M. 1994. Experimental evidence for insect impact on populations of short-lived, perennial plants, and its application in restoration ecology. En: Bowles M.L. y Whelan C.J. Eds. *Restoration of Endangered Species*, pp. 118-138, Cambridge University Press, Cambridge.
- Loveless M.D. y Hamrick J.L. 1984. Ecological determinants of genetic structure in plant populations. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15:65-95.
- Loveless M.D. y Hamrick J.L. 1988. Genetic organization and evolutionary history in two North American species of *Cirsium*. *Evolution* 42: 254-265.
- Lynch A.J.J. y Vaillancourt R.E. 1995. Genetic diversity in the endangered *Phebalium daviessii* (Rutaceae) compared to that in two widespread congeners. *Australian Journal of Botany* 43:181-191.
- Maki M. y Horie S. 1999. Random amplified polymorphic DNA (RAPD) markers reveal less genetic variation in the endangered plant *Cerastium fischerianum* var. *molle* than in the widespread conspecific *C. fischerianum* var. *fischerianum* (Caryophyllaceae). *Molecular Ecology* 8:145-150.
- Martínez-Palacios A., Eguiarte L.E. y Furnier G.R. 1999. Genetic diversity of the endangered endemic *Agave victoriae-reginae* (Agavaceae) in the Chihuahuan Desert. *American Journal of*

- Botany* 86:1093-1106.
- McLeod M.J., Guttman S.I., Eshbaugh W.H. y Rayle R.E. 1983. An electrophoretic study on evolution in *Capsicum* (Solanaceae). *Evolution* 37:562-574.
- Menges E. 1990. Population viability analysis for an endangered plant. *Conservation Biology* 4:52-62.
- Milligan B.G., Leebens-Mack J. y Strand A.E. 1994. Conservation genetics beyond the maintenance of marker diversity. *Molecular Ecology* 3:423-435.
- Moran G.F., Bell J.C. y Matheson A.C. 1980. The genetic structure and levels of inbreeding in a *Pinus radiata* D. Don seed orchard. *Silvae Genetica* 29:190-193.
- Moran G.F. y Hopper S.D. 1983. Genetic diversity and the insular population structure of the rare granite rocks species *Eucalyptus caesia* Benth. *Australian Journal of Botany* 31:161-172.
- Navarro-Quezada A.R. 1999. Estructura genética y procesos de especiación de *Agave cerulata* (Trel.) y *Agave subsimplex* (Trel.) en el desierto Sonorense a partir de RAPD's. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F., 82 pp.
- Niebling A.V. y Conkle M.T. 1990. Diversity of washoe pine and comparisons with allozymes of ponderosa pine races. *Canadian Journal of Forest Research* 20:298-308.
- O'Brien S.J. 1994. The cheetah's conservation controversy. *Conservation Biology* 8:1153-1155.
- Oostermeijer J.G.B., van Eijck M.W. y den Nijs J.C.M. 1994. Offspring fitness in relation to population size and genetic variation in the rare perennial plant species *Gentiana pneumonanthe* (Gentianeaceae). *Oecologia* 97:289-296.
- Ouborg N.J. y van Treuren R. 1995. Variation in fitness-related characters among small and large population of *Salvia pratensis*. *Journal of Ecology* 83:369-380.
- Pate J.S. y Hopper S.D. 1994. Rare and common plants in ecosystems, with special reference to the South-west Australian flora. En: Schulze E.D. y Mooney H.A. Eds. *Biodiversity and Ecosystems Function*, pp. 293-325, Springer Verlag, Berlín.
- Pleasants J.M. y Wendel J.F. 1989. Genetic diversity in a clonal narrow endemic, *Erythronium propullans*, and in its widespread progenitor, *Erythronium albidum*. *American Journal of Botany* 76:1136-1151.
- Primack R.B. 1993. *Essentials of Conservation Biology*. Sinauer Associates, Massachusetts.
- Prober S.M. 1992. Environmental influences on the distribution of the rare *Eucalyptus paliformis* and the common *E. fraxinoides*. *Australian Journal of Ecology* 17:51-65.
- Prober S.M. y Austin M.P. 1990. Habitat peculiarity as a cause of rarity in *Eucalyptus paliformis*. *Australian Journal of Ecology* 16:189-205.
- Purdy B.G. y Bayer R.J. 1995a. Allozyme variation in the Athabasca sand dune endemic, *Salix silicicola*, and the closely related widespread species, *S. alaxensis*. *Systematic Botany* 20:179-190.
- Purdy B.G. y Bayer R.J. 1995b. Genetic diversity in the tetraploid sand dune endemic *Deschampsia mackenzieana* and its widespread diploid progenitor *D. cespitosa* (Poaceae). *American Journal of Botany* 82:121-130.
- Purdy B.G. y Bayer R.J. 1996. Genetic variation in populations of the endemic *Achillea millefolium* ssp. *megacephala* from the Athabasca sand dunes and the widespread ssp. *lanulosa* in western North America. *Canadian Journal of Botany* 74:1138-1146.
- Rabinowitz D. 1981. Seven forms of rarity. En: Synge H. Ed. *Biological Aspects of Rare Plant Conservation*, pp. 205-217. John Wiley y Sons, Nueva York.
- Rabinowitz D., Cairns S. y Dillon T. 1986. Seven forms of rarity and their frequency in the flora of the British Isles. En: Soulé M.E. Ed. *Conservation Biology: the Science of Scarcity and Diversity*, pp. 182-203. Sinauer, Sunderland.
- Rabinowitz D., Rapp J.K., Cairns S. y Mayer M. 1989. The persistence of rare prairie grasses in Missouri: environmental variation buffered by reproductive output of sparse species. *The American Naturalist* 136:328-344.
- Ranker T.A. 1994. Evolution of high genetic variability in the rare Hawaiian fern *Adenophorus periens* and implications for conservation management. *Biological Conservation* 70:19-24.
- Rick C.M., Kesichi E., Fobes J.F. y Holle M. 1976. Genetic and biosystematic studies on two new sibling species of *Lycopersicon* from interandean Peru. *Theoretical and Applied Genetics* 47:55-68.
- Rick C.M., Fobes J.F. y Holle M. 1977. Genetic variation in *Lycopersicon pimpinellifolium*: evidence of evolutionary change in mating systems. *Plant Systematic Evolution* 127:139-170.
- Roose M.L. y Gotlieb L.D. 1976. Genetic and biochemical consequences of polyploidy in *Tragopogon*. *Evolution* 30:818-830.
- Root K.V. 1998. Evaluating the effects of habitat quality, connectivity, and catastrophes on a threatened species. *Ecological Applications* 8:854-865.
- Rossetto M., Weaver P.K. y Dixon K.W. 1995. Use of RAPD analysis in devising conservation strategies for the rare and endangered *Grevillea scapigera* (Proteaceae). *Molecular Ecology* 4:321-329.
- Scogin R. 1973. Leucine aminopeptidase polymorphism in the genus *Lupinus* (Leguminosae). *Botanical Gazette* 134:73-76.
- Shapcott A. y Playford J. 1996. Comparison of genetic variability in remnant and wide-spread rain forest understory species of *Austromyrtus* (Myrtaceae). *Biodiversity and Conservation* 5:881-895.
- Schemske D.W., Husband B.C., Ruckelshaus M.H., Goodwillie I., Parker M. y Bishop J.G. 1994. Evaluating approach to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology* 75:584-606.
- Schmazel R.J., Reichenbacher F.W. y Rutman S. 1995. Demography study of the rare *Coryphantha robbinsorum* (Cactaceae) in Southeastern Arizona. *Madroño* 42:332-348.
- Sherman-Broyles S.L., Gibson J.P., Hamrick J.L., Bucher M.A. y Gibson M.J. 1992. Comparison of allozyme diversity among rare and widespread *Rhus* species. *Systematic Botany* 17:551-559.
- Silvertown J. 1991. Dorothy's dilemma and the unification of plant population biology. *Trends in Ecology and Evolution* 6:346-348.
- Smith J.F. y Pham T.V. 1996. Genetic diversity of the narrow endemic *Allium aseae* (Alliaceae). *American Journal of Botany* 83:717-726.
- Soltis P.S., Soltis, D.E., Tucker T.L. y Lang F.A. 1992. Allozyme variability is absent in the narrow endemic *Bensoniella oregona* (Salfragaceae). *Conservation Biology* 6:131-134.

- Soltis P.S., Soltis D.E. y Norvell T.L. 1997. Genetic diversity in rare and widespread species of *Lomatium* (Apiaceae). *Madroño* **44**:59-73.
- Soulé M.E. 1986. Patterns of diversity and rarity: their implications for conservation. En: Soulé M.E. Ed. *Conservation Biology: the Science of Scarcity and Diversity*, pp. 111-124. Sinauer Associates, Sunderland.
- Stearns S. 1992. *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press, Oxford.
- Stebbins G.L. 1980. Rarity of plant species: a synthetic viewpoint. *Rhodora* **82**:77-86.
- Tansley S.A. y Brown C.R. 2000. RAPD variation in the rare and endangered *Leucadendron elimense* (Proteaceae): implications for their conservation. *Biological Conservation* **95**:39-48.
- van Groenendael J., Kroon H.D. y Caswell C.H. 1988. Projection matrices in population biology. *Trends in Ecology and Evolution* **3**:264-269.
- Vogelmann J.E. y Gastony G.J. 1987. Electrophoretic enzyme analysis of North American and Eastern Asian populations of *Agastache* sect. *Agastache* (Labiatae). *American Journal of Botany* **74**:385-393.
- Walck J.L., Baskin J.M. y Baskin C.C. 1999. Relative competitive abilities and growth characteristics of a narrowly endemic and a geographically widespread *Solidago* species (Asteraceae). *American Journal of Botany* **86**:820.
- Waller D.M., O'Malley D.M. y Gawler S.C. 1987. Genetic variation in the extreme endemic *Pedicularis furbishiae* (Scrophulariaceae). *Conservation Biology* **1**:335-340.
- Warwick S.I. y Gottlieb L.D. 1985. Genetic divergence and geographic speciation in *Layia* (Compositae). *Evolution* **39**:1236-1241.
- Wong K.C. y Sun M. 1999. Reproductive biology and conservation genetics of *Goodyera procera* (Orchidaceae). *American Journal of Botany* **86**:1406-1416.
- Woolley A. y Kirkpatrick J.B. 1999. Factors related to condition and rare and threatened species occurrence in lowland, humid basalt remnants in northern Tasmania. *Biological Conservation* **87**:131-142.
- Young A.B. y Brown H.D. 1996. Comparative population genetic structure of the rare woodland shrub *Daviesia suaveolens* and its common congener *D. mimosoides*. *Conservation Biology* **10**:1220-1228.

Fecha de recepción: 9 de abril de 2003

Versión corregida: 26 de julio de 2004

Aceptado: 3 de septiembre de 2004

Estudio comparativo de la fenología de tres especies de *Neobuxbaumia* que difieren en su nivel de rareza

Ligia Esparza Olgún¹ y Teresa Valverde¹

Recibido: Marzo 2003. Aceptado: Abril 2003.

Resumen

Este trabajo presenta los resultados de cuatro años (1999-2002) de observaciones detalladas sobre a) la proporción de individuos reproductivos (en general y por categoría de tamaño), y b) la producción de estructuras reproductoras, en tres especies congéneres que difieren en su nivel de rareza: *Neobuxbaumia macrocephala* (más rara) y *N. mezcalaensis* y *N. tetetzo* (menos raras). En las tres especies la floración y fructificación se dio de abril y junio; los individuos de mayor tamaño mostraron mayores probabilidades de reproducirse. Los individuos de *Neobuxbaumia macrocephala* produjeron un número similar de estructuras reproductivas los cuatro años de estudio, mientras que los de *N. mezcalaensis* y *N. tetetzo* algunos años presentaron una reproducción muy pobre y otros una reproducción abundante. Estos resultados se discuten bajo la hipótesis de que los eventos esporádicos de alto éxito reproductivo en las especies más comunes podrían jugar un papel importante en determinar su mayor abundancia.

Palabras clave: Cactaceae, especies congéneres, floración, fructificación, reproducción masiva.

Received: March 2003. Accepted: April 2003.

Abstract

In this study we present the results of detailed observations carried out for a 4-year period on flower and fruit production by individuals of three species of the genus *Neobuxbaumia* that differ in their degree of rarity: *Neobuxbaumia macrocephala* is the rarest, with low population densities and a very limited distribution range; comparatively, *N. mezcalaensis* and *N. tetetzo* have a larger distribution range and higher population densities. Observations were carried out from 1999 to 2002 in the Zapotitlán Salinas region, within the Tehuacan Valley. The variables evaluated were a) proportion of reproductive individuals (overall and by size category), and b) flower and fruit production. Flower and fruit production occur in April, May, and June in the three species. Larger individuals had a higher reproductive probability than smaller ones. *Neobuxbaumia macrocephala* individuals produced a similar number of fruits each year; however, *N. mezcalaensis* and *N. tetetzo* had years of very poor fruit production while other years fruit production was massive. These results are discussed under the hypothesis that the occurrence of sporadic events of massive reproduction in the two relatively more common species may be playing an important role in determining their higher population densities compared to *N. macrocephala*.

Key words: Cactaceae, congeneric species, flower production, fruit production, massive reproduction.

Introducción

La mayoría de las cactáceas son plantas de crecimiento lento y, dado que habitan principalmente ambientes extremos con largos

periodos de sequía, el establecimiento de las plántulas (*i.e.*, el inicio de la vida autónoma de una planta, una vez que se consumen las reservas de la semilla) es una de las fases más críticas de su ciclo de vida (Steenbergh y Lowe 1977; Innes 1990; Valiente-Banuet *et al.* 1991; Ruedas *et al.* 2000; Esparza *et al.* 2002). La gran vulnerabilidad de las plántulas ante las condiciones adversas del ambiente puede determinar que, en muchos casos, las poblaciones de cactáceas presenten problemas de persistencia debidos a su baja capacidad de regeneración (Contreras y Valverde 2002).

Las plántulas de muchas cactáceas se establecen preferentemente bajo la sombra de árboles o arbustos, donde las condiciones ambientales son más favorables en términos de humedad y temperatura. A este fenómeno se le conoce como nodricismo (Franco y Nobel 1989; Valiente-Banuet *et al.* 1991; Godínez-Álvarez *et al.* 1999). La alta especificidad de la relación cactácea-nodricista que se observa en algunos casos, podría ser una de las limitantes importantes de la abundancia y distribución de ciertas especies de cactáceas. Otro aspecto importante de la biología de las cactáceas que puede afectar su abundancia y distribución concierne a sus características reproductivas. Se sabe, por ejemplo, que algunas especies raras de cactáceas (*e.g.*, *Stenocereus eruca*) producen anualmente una baja cantidad de flores y frutos (Clark 2000); asimismo, de acuerdo a nuestras observaciones y a las de otros investigadores, algunas especies de cactáceas columnares de la región de Tehuacán-Cuicatlán (*e.g.* *Neobuxbaumia tetetzo*) pasan por años en los que prácticamente no se producen estructuras reproductivas (H. Godínez-Álvarez, com. pers.).

Las características mencionadas anteriormente pueden jugar un papel importante en deter-



Figura 1. *Neobuxbaumia macrocephala*. Foto: Teresa Valverde.

minar el alto nivel de rareza de muchas especies de cactáceas. Se sabe, por ejemplo, que de las cerca de 850 especies de cactáceas que se han reportado para México, aproximadamente 84% son endémicas de este territorio (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada 1978, 1991; Arias-Montes 1997). Muchas de estas especies se encuentran asociadas a hábitats muy particulares, o se presentan en bajas densidades y en poblaciones muy pequeñas. Todas estas son características típicas de las especies raras, que se definen como tales en función de su baja densidad, su alta especificidad de hábitat y/o su reducida área de distribución geográfica (Rabinowitz 1981; Gaston 1994). El alto número de endemismos en la familia Cactaceae, la presión que sufren sus poblaciones por colecta ilegal de ejemplares y la rápida transformación o destrucción de los hábitats en que vi-

¹ Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad Universitaria, México D.F. 04510, México. Fax: 56 22 48 28, correo electrónico: mtvv@hp.ciencias.unam.mx

ven han llevado a que ésta sea una de las familias de plantas superiores con más especies en las listas de la UICN (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza) de especies vulnerables y en peligro de extinción (Sánchez-Mejorada 1982; Arias-Montes 1993; Hernández y Godínez 1994; Dávila-Aranda *et al.* 1995).

El hecho de que haya tantas especies con un alto nivel de rareza en la familia Cactaceae la hace un objeto de estudio especialmente interesante para comprender el fenómeno biológico de la rareza. Además, en esta familia es común encontrar grupos de especies cercanamente emparentadas, por ejemplo, del mismo género, en los que unas de ellas son más comunes que otras. Estos sistemas de especies congéneres que difieren en su nivel de rareza son particularmente interesantes en este contexto, pues se trata de especies hasta cierto punto similares, que parten de un origen común y cuyas divergencias podrían deberse a cambios evolutivos recientes, cuyo efecto tal vez aún pueda ser dilucidado en poblaciones actuales (Bevill y Louda 1999). Sin embargo, la rareza puede tener que ver con una variedad de fenómenos biológicos diferentes (e.g., competencia, depredación, requerimientos fisiológicos, dispersión de semillas, biología reproductiva, etc.) y para poder explicar a profundidad el porqué de la rareza de una especie sería necesario investigar sobre cada uno de ellos (Rabinowitz 1981; Gaston 1994; Kunin y Gaston 1997; Bevill y Louda 1999). En este estudio nos concentramos solamente en los aspectos reproductivos que, según algunos autores, pueden afectar en gran medida la distribución y abundancia de muchas especies de plantas (Gaston 1997; Kunin y Schmida 1997; Orians 1997; Giblin y Hamilton 1999). Particularmente, abordamos el análisis de la fenología,

a lo largo de un periodo de cuatro años, de tres especies del género *Neobuxbaumia* que difieren en su nivel de rareza. Esto se llevó a cabo con el objeto de explorar las diferencias entre estas tres especies con respecto a su producción anual de flores y frutos, que podrían contribuir a explicar sus diferentes niveles de rareza.

Material y métodos

a) El sistema de estudio: El género *Neobuxbaumia* pertenece a la tribu Pachycereeae. En esta tribu se agrupan diversas especies cuyos individuos presentan tallos que pueden ser o no ramificados, con pliegues denominados costillas y con un esqueleto interno que les brinda soporte (por lo que se les considera formas leñosas), gracias a lo cual pueden alcanzar tallas de hasta 18 m de altura (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada 1978; Innes 1990). La tribu Pachycereeae cuenta aproximadamente con 13 géneros y 65 especies (Arias-Montes *et al.* 1997), distribuidas desde el norte del desierto Sonorense (al suroeste de los Estados Unidos) hasta Centroamérica, Venezuela y las Antillas (Arias-Montes *et al.* 1997; Cornejo y Simpson 1997). En México se encuentra el centro de diversificación más importante de este grupo, particularmente en la región de Tehuacán-Cuicatlán, donde se distribuyen ocho géneros y 18 especies (León de la Luz y Valiente-Banuet 1994; Arias *et al.* 1997).

El género *Neobuxbaumia* es fundamentalmente endémico de México, en donde está representado por siete especies: *N. polylopha*, *N. euphorbioides*, *N. tetetzo*, *N. mezcalaensis*, *N. macrocephala* (Fig. 1), *N. scoparia* y *N. sanchezmejorada* (Arias-Montes *et al.* 1997; Cornejo y Simpson 1997), que se distribuyen en los estados de Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Oaxaca,

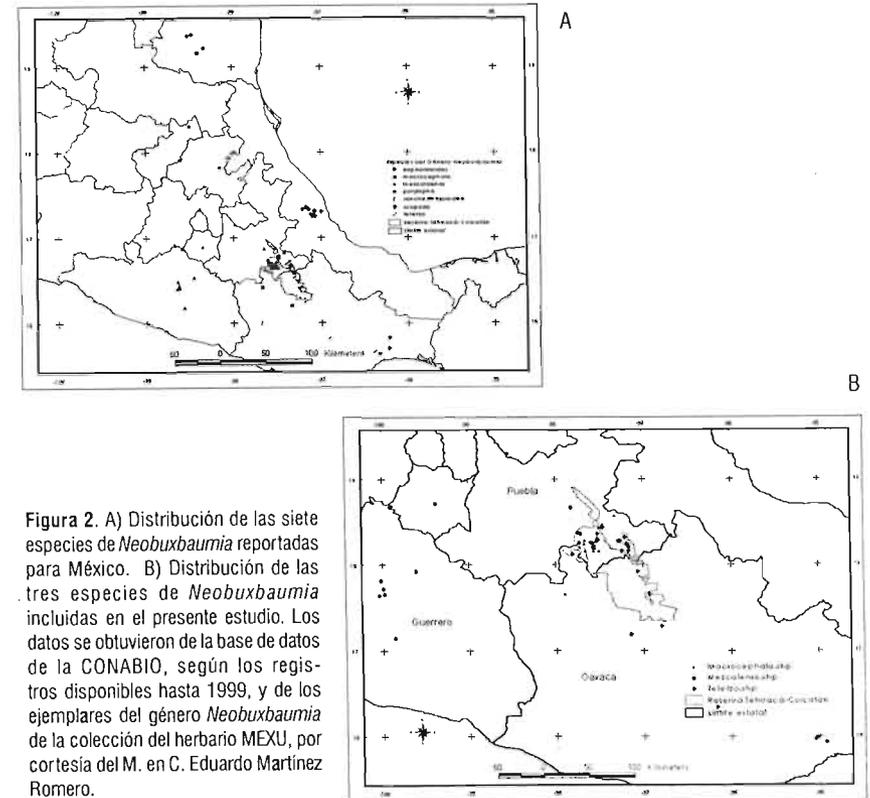


Figura 2. A) Distribución de las siete especies de *Neobuxbaumia* reportadas para México. B) Distribución de las tres especies de *Neobuxbaumia* incluidas en el presente estudio. Los datos se obtuvieron de la base de datos de la CONABIO, según los registros disponibles hasta 1999, y de los ejemplares del género *Neobuxbaumia* de la colección del herbario MEXU, por cortesía del M. en C. Eduardo Martínez Romero.

Puebla, Querétaro, Tamaulipas y Veracruz (Fig. 2a). Las tres especies que se incluyeron en este estudio (*N. macrocephala*, *N. mezcalaensis* y *N. tetetzo*) coinciden en su distribución en la región de Tehuacán-Cuicatlán (Fig. 2b) y claramente difieren en su nivel de rareza (Cuadro 1). *Neobuxbaumia tetetzo* y *Neobuxbaumia mezcalaensis* (Fig. 3) tienen áreas de distribución de tamaño semejante (Fig. 2a), aunque en la región de Tehuacán-Cuicatlán *N. tetetzo* tiende a presentar poblaciones ligeramente más densas (Cuadro 1). Por su parte, *N. macrocephala* se distribuye únicamente en la re-

gión cercana a Tehuacán, en el estado de Puebla, con densidades poblacionales mucho menores que las de las otras dos especies (Cuadro 1, Fig. 2b). Estas tres especies de *Neobuxbaumia* presentan periodos similares de floración y fructificación, y comparten especies de polinizadores y dispersores de semillas (Valiente-Banuet *et al.* 1997)

b) Trabajo de campo: El trabajo de campo se llevó a cabo en la región de Zapotitlán Salinas, Puebla, en donde se eligió una población de cada especie para dar seguimien-

to a sus individuos por un periodo de cuatro años. La población de *N. macrocephala* se estudió en una parcela que se localiza cerca de la Colonia San Martín, aproximadamente a 14 Km al sur de Zapotitlán, sobre la carretera Tehuacán-Huajuapán; la de *N. mezcalaensis* (Fig. 3) se ubicó cerca del poblado de Acatepec, a unos 20 Km al sur de Zapotitlán, sobre la misma carretera. Por último, la de *N. tetetzo* (Fig. 4) correspondió a la de los terrenos del Jardín Botánico Helia Bravo, a 2 Km al norte de Zapotitlán Salinas. En cada población se marcaron, a principios de 1999, alrededor de 300 individuos, a los cuales se les siguió a través de observaciones mensuales para cuantificar su producción de flores y frutos, hasta el verano del 2002. La floración inició alrededor del mes de abril de cada año. Las estructuras reproductivas se clasificaron como botones (i.e., flores cerradas, antes de la antesis), flores maduras (i.e., en antesis) y frutos. Los



Figura 3. *Neobuxbaumia mezcalaensis* en su hábitat natural. Foto Teresa Valverde.

frutos se observaron en diversos estados de madurez, desde muy inmaduros, hasta frutos abiertos, incluso ya vacíos y sin semillas a causa de la actividad de los dispersores. En cada visita mensual, se contó el número de cada una de estas estructuras que presentaba cada planta marcada. Puesto que las plantas de estas tres especies de *Neobuxbaumia* pueden alcanzar tallas superiores a los 10 m de altura, para realizar conteos precisos fue necesario subir a una zona más alta y utilizar binoculares para visualizar los ápices de las ramas, que son las zonas en las que se producen las flores. Cuando esto no fue posible, se utilizó un estadal telescópico al cual se le ajustó un espejo de 40 x 40 cm; el espejo se elevó con el estadal y se colocó en un ángulo tal que permitiera el conteo de las estructuras reproductivas del ápice de cada rama a través del uso de binoculares. En el caso de *N. mezcalaensis*, que produce estructuras reproductivas a todo lo largo del tallo, se recorrió con los binoculares a toda la planta, rodeándola cuidadosamente y utilizando contadores manuales para disminuir la probabilidad de error en el conteo.

c) *Análisis de los datos:* Para evaluar las diferencias entre las tres especies con respecto al porcentaje de individuos que se reprodujeron cada uno de los cuatro años de estudio, se llevaron a cabo pruebas de chi cuadrada de manera pareada. Por otro lado, se realizó un análisis de varianza de dos vías para analizar el efecto del factor "especie" y del factor "año" sobre el número de frutos producidos por individuo.

Resultados

Durante los cuatro años que duraron las observaciones de campo, la temporada reproductiva de las tres especies inició en abril y concluyó en junio. La proporción de

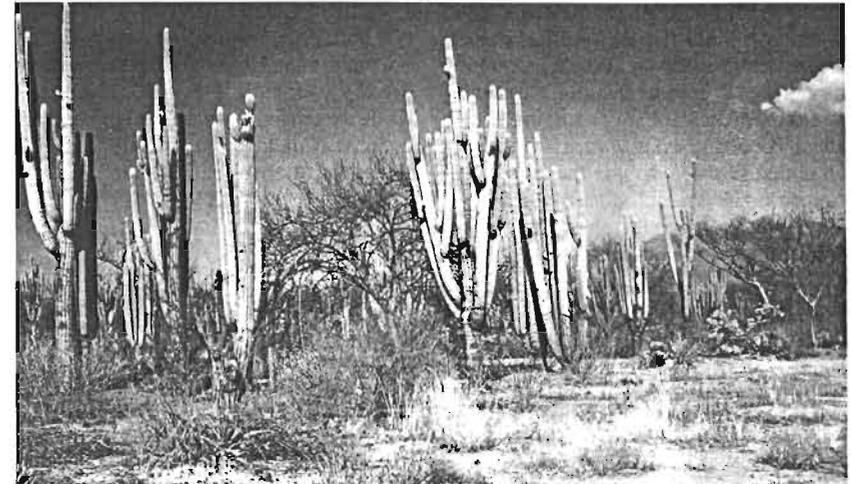


Figura 4. *Neobuxbaumia tetetzo* en su hábitat natural. Foto: Rocío Santos.

Cuadro 1. Características ecológicas de las tres especies de *Neobuxbaumia* estudiadas.

Especie	Hábitat	Área de Distribución	Densidad Ind/ha	Polinizadores	Tipo de rareza <i>Sensu</i> Rabinowitz (1981)
<i>Neobuxbaumia macrocephala</i>	Malorral xerófilo y bosque tropical caducifolijo	Valle de Tehuacán	129 a 200	<i>Leptonycteris curasoae</i> , <i>L. nivalis</i> , <i>Choeronycteris mexicana</i>	Distribución restringida Abundancia baja Especificidad de hábitat alta
<i>Neobuxbaumia mezcalaensis</i>	Bosque espinoso y bosque tropical caducifolijo	Tehuacán-Cuicatlán y cuenca del río Balsas	1000 a 1680	<i>Leptonycteris curasoae</i> , <i>L. nivalis</i> , <i>Choeronycteris mexicana</i>	Distribución restringida Abundancia alta Especificidad de hábitat alta
<i>Neobuxbaumia tetetzo</i>	Malorral xerófilo y bosque tropical caducifolijo	Tehuacán-Cuicatlán	1200 a 1800	<i>Leptonycteris curasoae</i> , <i>L. nivalis</i> , <i>Choeronycteris mexicana</i>	Distribución restringida Abundancia alta Especificidad de hábitat alta

individuos que se encontró reproduciéndose (con respecto al número total de individuos marcados en cada población) varió entre especies, entre los diferentes meses del año, y entre años. Las proporciones más altas, que superaron el 20% se observaron en *N. macrocephala* particularmente duran-

te los meses de junio de 1999 y mayo y junio de 2001 y 2002 (Fig. 2). Sin embargo, esta misma especie presentó una baja proporción de individuos reproductivos en el 2000. Por su parte, los individuos de *N. tetetzo* no produjeron estructuras reproductivas en 1999 y se reprodujeron de

manera muy escasa en los meses de mayo y junio del 2000 (Fig 2), mientras que en los periodos de 2001 y 2002 la proporción de individuos reproductivos fue muy semejante (alrededor del 15% en sus niveles más altos). Por último, en *N. mezcalaensis* el año en el que se presentó una mayor proporción de individuos reproductivos (16%) fue 2001, mientras que los otros tres años la proporción de individuos reproductivos apenas alcanzó el 10% (en abril del 2002).

Vale la pena hacer notar que 1999, cuando *N. tetetzo* no produjo estructuras reproductivas, fue un año en el que el inicio de la reproducción se retrasó hasta el mes de mayo en las otras dos especies (Fig 5). Por otro lado, *N. mezcalaensis* y *N. tetetzo* tendieron a presentar las proporciones más altas de individuos reproductivos en abril, en los cuatro años de estudio, disminuyendo hacia mayo y junio, mientras que *N. macrocephala* consistentemente inició con proporciones bajas en abril y aumentó hacia mayo y junio (Fig. 5).

Además de la evaluación, mes con mes, de la proporción de individuos reproductivos (Fig. 5), también se evaluó globalmente el porcentaje de individuos que se reprodujo cada año en cada una de las poblaciones.

Se llevaron a cabo análisis de chi cuadrada (χ^2) para comparar, entre especies, dicho porcentaje a lo largo de los cuatro años de estudio, y los análisis revelaron la existencia de diferencias significativas entre las tres especies (Cuadro 2). Las diferencias más marcadas se encontraron entre *Neobuxbaumia mezcalaensis* y *N. macrocephala* (Fig. 6), y las menos dramáticas fueron entre *N. mezcalaensis* y *N. tetetzo* (Fig. 7) (ver valor de χ^2 en el Cuadro 2). Por otro lado, la probabilidad de reproducirse (estimada como la proporción de individuos reproductivos) varió en relación con el tamaño de los individuos. Los individuos de menor tamaño tuvieron probabilidades más bajas de reproducirse que los de tallas mayores (Fig. 8). En el año 2001, que fue sin duda uno de los años más productivos en las poblaciones estudiadas, se reprodujo el 100% de los individuos de mayor talla de *N. macrocephala* y *N. mezcalaensis*, y arriba del 95% de los de *N. tetetzo*. Por otro lado, en el año 2000 que, como ya se mencionó, mostró una reproducción muy pobre, los individuos más pequeños de *N. mezcalaensis* y *N. tetetzo* no se reprodujeron, mientras que los de *N. macrocephala* no pasaron del 10%. En esta última especie se observó claramente que todas las categorías de tamaño mostraron una proba-

Cuadro 2. Resultados de la prueba de chi cuadrada (χ^2) que se llevaron a cabo para comparar, entre especies, el porcentaje de individuos reproductivos observado durante los cuatro años de estudio (1999, 2000, 2001 y 2002).

Comparación	χ^2	g.l.	p
<i>Neobuxbaumia macrocephala</i> vs. <i>Neobuxbaumia mezcalaensis</i>	173.192	3	<0.001
<i>Neobuxbaumia tetetzo</i> vs. <i>Neobuxbaumia macrocephala</i>	63.14	3	<0.001
<i>Neobuxbaumia tetetzo</i> vs. <i>Neobuxbaumia mezcalaensis</i>	23.802	3	0.001

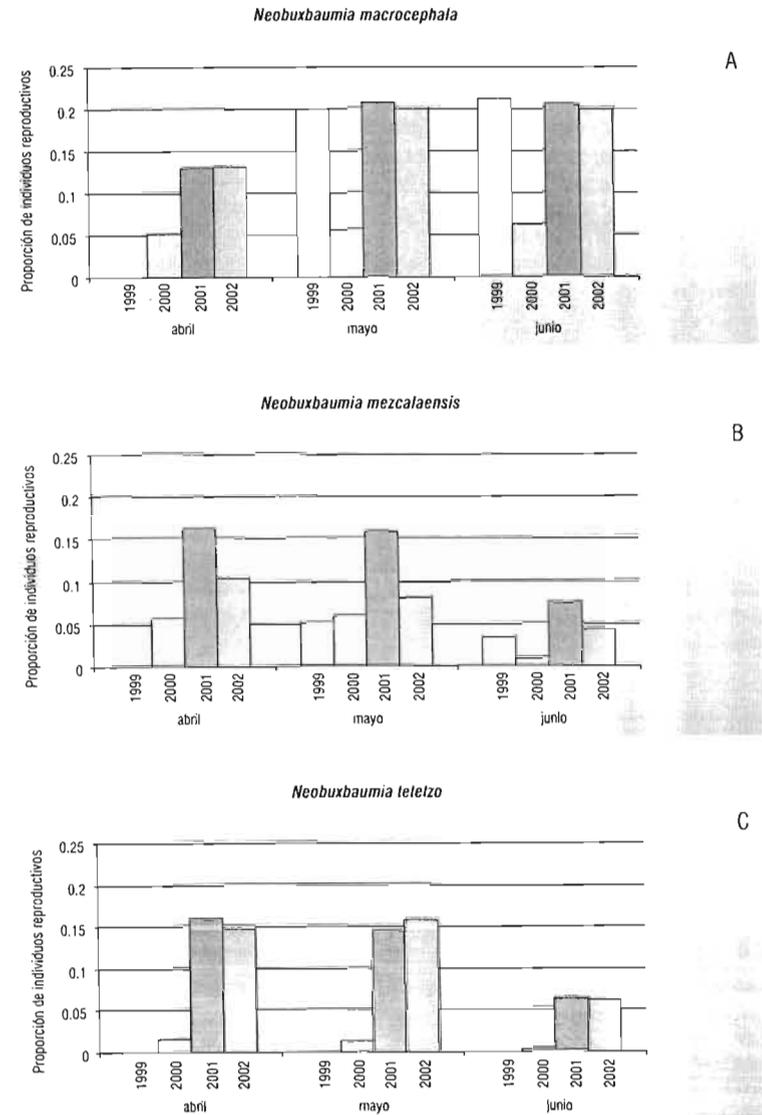


Figura 5. Proporción de individuos reproductivos, del total de los individuos muestreados en cada población, durante cada uno de los meses de mayor actividad reproductiva. Las diferentes barras se refieren a los resultados de los cuatro años evaluados.



Figura 6. *Neobuxbaumia macrocephala* en su hábitat natural. Foto: Adolfo Vital.

bilidad de reproducirse mucho menor en el 2000 que en los otros tres años (Fig. 8).

En lo que se refiere al número promedio de estructuras reproductivas producidas por cada individuo reproductivo durante las cuatro temporadas, se observó que en *N. mezcalaensis* y *N. tetetzo* el año 2001 fue relativamente más productivo que los otros tres, mientras que en *N. macrocephala* la producción de estructuras reproductivas fue más constante a través del tiempo (Fig. 4). Al evaluar el número promedio de frutos producidos por cada individuo a lo largo de los cuatro años de estudio, se observó que los individuos de *N. macrocephala* produjeron un número similar de frutos todos los años, mientras que *N. mezcalaensis* tuvo un año (2001) con una producción masiva, y tres años de una producción de

frutos muy limitada (Cuadro 3). Por su parte, el comportamiento de *N. tetetzo* a este respecto mostró un año sin producción, otro año de producción muy pobre, y otros dos años de producción intermedia (Cuadro 3). Los resultados del ANOVA mostraron que tanto el factor "especie" como el factor "año" tuvieron un efecto significativo sobre el número promedio de frutos por individuo; además, la interacción entre ambos factores también resultó significativa, lo que implica que la manera en la que el número de frutos por individuo varió entre años no fue igual para todas las especies (Cuadro 3).

Discusión

A grandes rasgos, nuestros resultados muestran que existen diferencias entre las tres especies de *Neobuxbaumia* estudiadas con respecto a los distintos atributos reproductivos analizados durante el periodo de estudio (i.e., proporción de individuos reproductivos, número de estructuras reproductivas y número de frutos por individuo). Por otro lado, para cada especie las diferencias entre años fueron patentes, siendo unos años más productivos que otros. Al analizar en mayor detalle estos resultados, es claro que 2001 fue el año más productivo, aunque no de manera homogénea para las tres especies. En *N. mezcalaensis* la diferencia entre el 2001 y los otros tres años fue muy marcada; en *N. tetetzo* esta diferencia fue menos notoria; y en *N. macrocephala*, que es la especie más rara de las tres, la diferencia entre años fue mínima (Fig. 9).

Las tres especies tienen un patrón reproductivo marcadamente estacional y relativamente sincrónico, como ocurre con otras especies raras (Orians 1997). Además, las temporadas reproductivas de las tres especies coinciden temporalmente. Sin embar-

Cuadro 3. Número promedio de frutos producidos por los individuos reproductivos de las tres especies de *Neobuxbaumia* estudiadas durante cuatro años. Los datos que se presentan en la parte inferior de la tabla se refieren a los resultados del ANOVA que se llevó a cabo para evaluar el efecto del factor "especie" y el factor "año", así como la interacción entre ellos, sobre la variable evaluada.

	1999	2000	2001	2002
<i>N. macrocephala</i>	5.51	3.79	7.20	4.83
<i>N. mezcalaensis</i>	0.79	4.43	96.00	0.79
<i>N. tetetzo</i>	0	0.83	6.82	3.56
Efecto de "especie"	$F = 30.8$	g.l. = 2,1064	$p < 0.001$	
Efecto de "año"	$F = 53.0$	g.l. = 3,1064	$p < 0.001$	
Especie x año	$F = 43.5$	g.l. = 6,1064	$p < 0.001$	

go, podemos observar que existe un ligero desfase entre ellas. *Neobuxbaumia mezcalaensis* y *N. tetetzo* presentan una mayor proporción de individuos reproductivos en abril y mayo, disminuyendo en junio, mientras que *N. macrocephala* presenta sus mayores proporciones de individuos



Figura 7. *Neobuxbaumia tetetzo* en su hábitat natural. Foto: Mariana Rojas Aréchiga.

reproductivos en junio (Fig. 5). Es posible que esto disminuya la probabilidad de que se lleven a cabo eventos de polinización interespecífica entre *N. macrocephala* y las otras dos especies. Por otro lado, la polinización interespecífica entre *N. tetetzo* y *N. mezcalaensis* debe ser poco frecuente gracias a su segregación espacial, ya que prácticamente nunca se les encuentra coexistiendo en las mismas localidades.

El ligero desfase en la fenología de *Neobuxbaumia macrocephala* con respecto a *N. tetetzo* y *N. mezcalaensis* podría estar relacionado con otros aspectos de su biología reproductiva. Por ejemplo, se ha reportado que las bajas densidades poblacionales de algunas especies raras están relacionadas con bajas tasas de visitas por parte de los polinizadores y/o baja efectividad de los mismos, lo que en especies con poblaciones poco abundantes podría llevar a la selección de respuestas diferentes a las de otras especies similares que les permitan competir con ellas por polinizadores (Feinsinger *et al.* 1986; Kunin 1997; Orians 1999). Se piensa que los factores que afectan en mayor medida la interacción de las especies raras con sus polinizadores son principalmente su habilidad

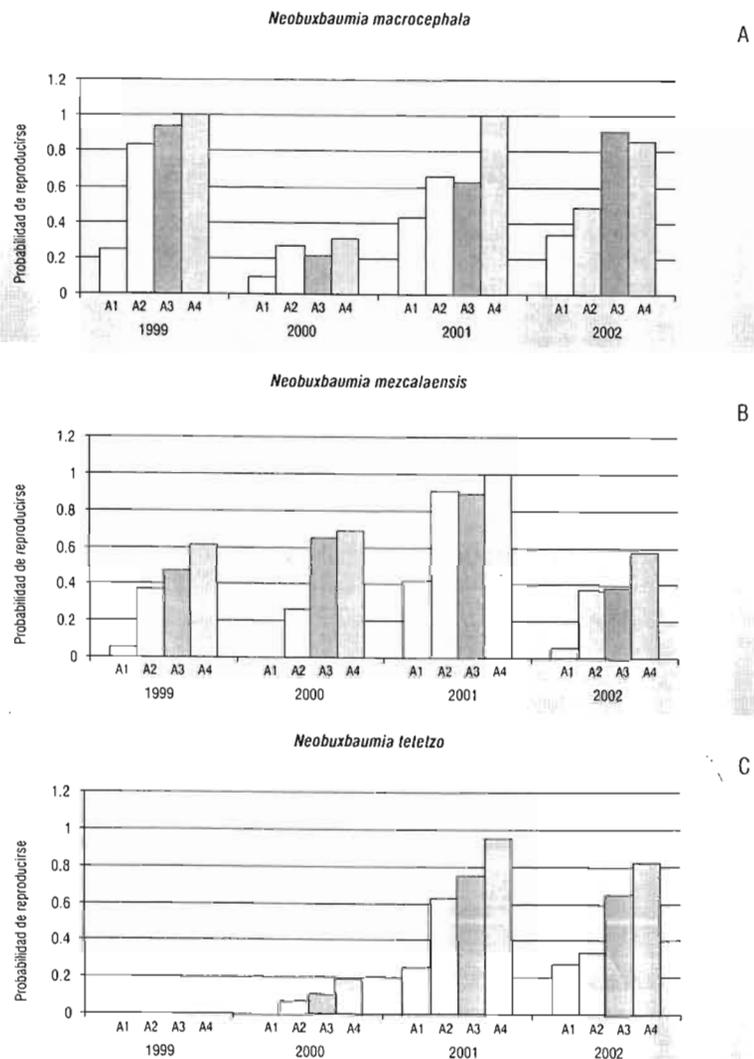


Figura 8. Proporción de individuos reproductivos en cada categoría de tamaño, para cada año de estudio. Las categorías de tamaño se refieren a la longitud total (incluyendo ramas) de los individuos (en cm) y se definieron de la siguiente forma: en el caso de *N. macrocephala* y *N. tetelzo*, A1=200-500, A2=501-900, A3=901-1300 y A4=más de 1300; en el caso de *N. mezcalaensis*, A1=200-350, A2=351-550, A3=551-750 y A4=más de 750.

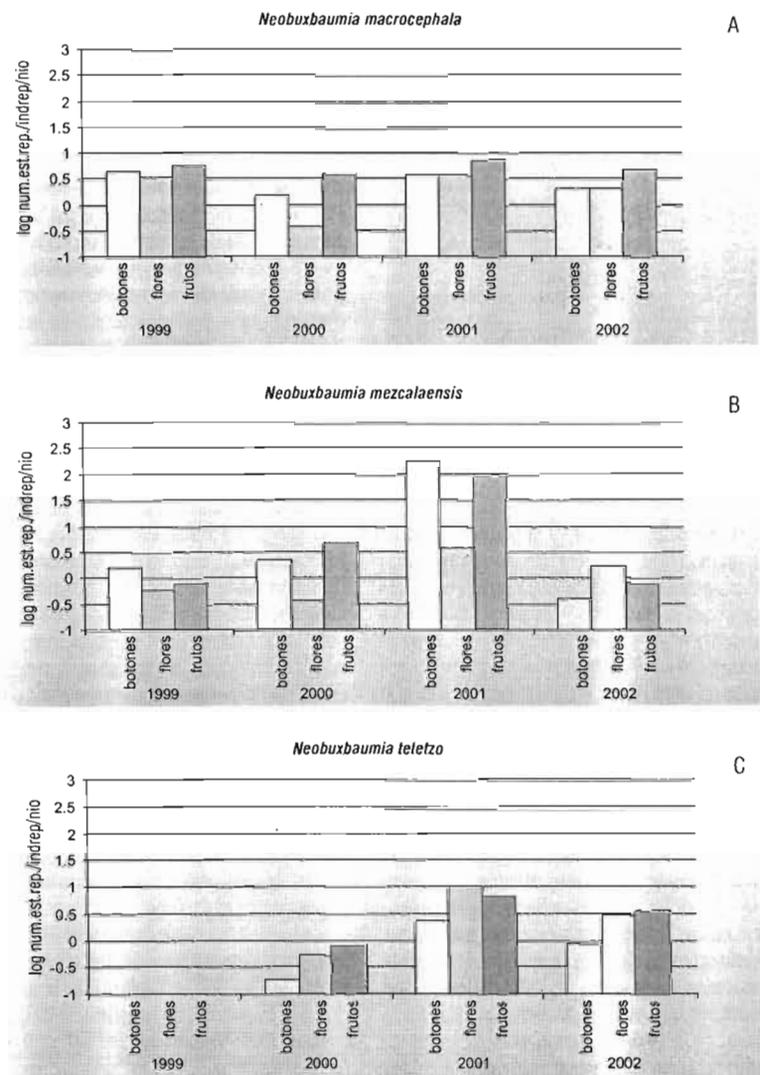


Figura 9. Número promedio de estructuras reproductivas producidas por cada individuo reproductivo en el periodo comprendido entre 1999 y 2002.



Figura 10. *Neobuxbaumia macrocephala*. Foto: Teresa Valverde.

de atraer polinizadores y la probabilidad de que el polen llegue a un individuo de la misma especie (Orians 1997). Dado que las tres especies estudiadas comparten polinizadores (Valiente-Banuet *et al.* 1997; Godínez-Álvarez *et al.* 1999) y que las densidades poblacionales de *N. macrocephala* (Fig. 10) son casi 10 veces menores que las de *N. tetetzo* y *N. mezcalaensis*, podemos suponer que la primera podría presentar grandes limitaciones en la polinización si coincidiera totalmente en su floración con las otras dos especies. El ligero desfase de *N. macrocephala* podría permitirle un mayor acceso a los polinizadores, ofreciéndoles recursos cuando las otras dos especies aún no alcanzan su máximo despliegue floral, además de contar con mayores probabilidades de que su polen llegue a flores con específicas.

Como hemos mencionado con anterioridad, se observó que la variabilidad inter-anual en el comportamiento reproductivo de las tres especies fue diferente. En *N. macrocephala*,

tanto la proporción de individuos reproductivos como la producción de estructuras reproductivas fueron relativamente parecidas en tres de los cuatro años de estudio, con una ligera disminución en el año 2000. Por otro lado, en *N. mezcalaensis* se observó un solo año de reproducción masiva (i.e., 2001), mientras que los otros tres presentaron una reproducción mucho más limitada. Por último, *N. tetetzo* presentó un año de total ausencia de estructuras reproductivas seguido de otro año con una reproducción muy pobre y, por último, dos años de una reproducción más o menos intensa. La ocurrencia de eventos de reproducción masiva como el que se observó, por ejemplo, en *N. mezcalaensis* en el año 2001, podría estar relacionada con un mayor éxito en los procesos de regeneración de sus poblaciones, permitiendo un mayor crecimiento poblacional y consecuentemente una mayor abundancia (Fiedler 1987), sobre todo si estos eventos de reproducción masiva coinciden con años en los que las condiciones ambientales son particularmente favorables para la germinación y el establecimiento de las plántulas. Se sabe que este tipo de periodos favorables (que podrían ser años con una precipitación constante y abundante durante los meses de la temporada de lluvias) se dan de manera eventual en las regiones desérticas y semi-desérticas, provocando pulsos de establecimiento masivo intercalados con periodos desfavorables durante los cuales los procesos demográficos se ven aletargados (Valverde *et al.* 2003).

Según los comentarios de algunos pobladores de la región de Zapotitlán, la ausencia (o quasi ausencia) de reproducción en algunos años en *N. mezcalaensis* (Fig. 11) y *N. tetetzo* tiene que ver con el momento en el que se inicia la temporada de lluvias. Según sus observaciones, cuando las lluvias se inician de manera temprana, los meristemos

florales se "queman" y no se producen flores. Sería interesante investigar el mecanismo fisiológico que se encuentra detrás de esta respuesta. Lo que resulta claro es que desde el punto de vista ecológico esto se puede traducir en una producción errática de semillas, a través de eventos masivos de fructificación, lo cual podría llevar a ciclos de reclutamiento que permitirían el crecimiento de las poblaciones.

Por su parte, *N. macrocephala* parece mostrar un comportamiento reproductivo comparativamente poco variable entre años. Esto parece representar una "estrategia" reproductiva diferente a la de las otras dos especies, pues en este caso año con año habría más o menos la misma producción de semillas disponibles para germinar y establecerse, aunque sólo algunos años se presenten las condiciones propicias para la germinación y el establecimiento. Esto contrasta con lo que se ha reportado para otras especies raras, en las cuales se ha reportado que la producción de semillas se ve limitada en años en los que las condiciones para la germinación y la sobrevivencia de las plántulas no son muy buenas (Gaston y Kunnin 1997; Orians 1997).

Para concluir, las grandes variaciones temporales en la reproducción de *N. tetetzo* y *N. mezcalaensis*, en comparación con la mayor constancia de *N. macrocephala*, podrían tener un efecto sobre la abundancia de estas especies, dando lugar a que los pulsos de establecimiento característicos de los ambientes áridos y semi-áridos fueran más marcados en las dos primeras, dando lugar así a mayores probabilidades de crecimiento poblacional. Por supuesto, existen muchos otros factores que podrían estar jugando un papel crucial en determinar los diferentes niveles de rareza de estas tres especies. En particular, sabemos que las se-

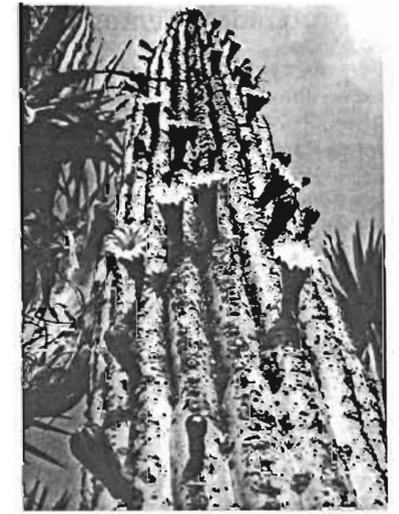


Figura 11. *Neobuxbaumia mezcalaensis*. Foto: Rocío Santos.

millas de *N. mezcalaensis* presentan requerimientos más específicos para germinar en comparación con los de las otras dos especies, lo cual podría llevar a una germinación más exitosa, coordinada con condiciones favorables para el establecimiento de las plántulas (Ramírez-Padilla 2003). Sería necesario conocer, además, aspectos sobre las respuestas de crecimiento de las plántulas y sus niveles de tolerancia ante diferentes factores limitantes para investigar si los eventos que ocurren durante esta fase del ciclo de vida podrían explicar sus patrones de rareza. Otras características, como las diferencias en el tamaño de las semillas, podrían estar relacionadas tanto con la habilidad competitiva de las especies como con su capacidad de colonizar nuevos ambientes (Oakwood *et al.* 1993; Orians 1997). Sólo a través del análisis de estos y otros detalles de la biología de las especies seremos capaces de empezar a comprender, caso por caso, el porqué de la rareza.

Agradecimientos

Queremos agradecer la valiosa ayuda de Marcela Ruedas, Pedro Eloy Mendoza, Mariana Hernández Apolinar, Elena Vilchis, Cynthia Ramírez, Osvaldo Núñez, Pablo Piña, Laura Hernández, Vania Jiménez, Rocio Bernal, Octavio Q. Esparza y Eduardo Martínez Romero durante el trabajo de campo. Agradecemos a Eduardo Martínez Romero la elaboración de la Figura 1 a partir de la base de datos de la CONABIO y de los datos de los ejemplares de MEXU. La Dra. Ma. del Carmen Mandujano y el Dr. Luis Eguiarte revisaron amablemente una versión previa de este manuscrito. Los comentarios de dos árbitros anónimos mejoraron substancialmente la calidad del trabajo. Se agradece el apoyo de CONACYT a través de una beca doctoral a la primera autora.

Literatura citada

- Arias-Montes, S. 1993. Cactáceas: Conservación y Diversidad en México, *Diversidad Biológica en México*. Número Especial. Revista Mexicana de Historia Natural 44: 109-115.
- Arias-Montes, S. 1997. Distribución general. CVS, CONABIO, SEMARNAP-PROFEPA y U.N.A.M. (eds.). *Suculentas Mexicanas: Cactáceas*. Primera Edición. México.
- Arias-Montes, S., Gama-López, S. y Guzmán-Cruz, L.U. 1997. *Flora del Valle de Tehuacan-Cuicatlán. Fascículo 14. Cactaceae* A.L. Juss. Instituto de Biología. U.N.A.M.
- Bevill, R.L. y Louda, S.M. 1999. Comparisons of related rare and common species in the study of plant rarity. *Conservation Biology* 13:493-498.
- Bravo-Hollis, H. y Sánchez-Mejorada, H. 1978. *Las Cactáceas de México*. Vol. 1., U.N.A.M., D.F., México.
- Bravo-Hollis, H. y Sánchez-Mejorada, H. 1991. *Las Cactáceas de México*. Vol. 3., U.N.A.M., D.F., México.
- Clark-Tapia, R. 2000. *Estructura genética de dos cactáceas columnares del Desierto Sonorense Stenocereus gummosus y S. eruca* (Cactaceae). Tesis de Maestría en Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. Unidad de los ciclos profesionales y de posgrado del C.C.H. Instituto de Ecología. México 75 pp.
- Contreras, C., y Valverde, T. 2002. Evaluation of the conservation status of a rare cactus (*Mammillaria crucigera*) through the analysis of its population dynamics. *Journal of Arid Environments* 51:89-102.
- Cornejo, O.D., y Simpson, B.B. 1997. Analysis of form and function in North American columnar cacti (tribu Pachycereeae) *American Journal of Botany* 84:1482-1501.
- Dávila-Aranda, P.; Medina-Lemos, R., Ramírez-Roa, A.; Salinas-Tovar, A. y Tenorio-Lezama, P. 1995. Análisis de la flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán endemismo y diversidad, Páginas 33-41. En: Linares P; Dávila-Aranda P; Chiang F; Bye R. y Elias T. (eds). *Conservación de plantas en peligro de extinción: Diferentes enfoques*. Instituto de Biología, U.N.A.M., D.F., México.
- Esparza-Olguín, L., Valverde, T. y Vilchis-Anaya, E. 2002. Demographic analysis of a rare columnar cactus (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, Mexico. *Biological Conservation* 103:349-359.
- Fielder, P. L. 1987. Life history and population dynamics of rare and common mariposa lilies (*Calochortus Pursh*: Lilaceae). *Journal of Ecology* 75:977-995.
- Feinsinger, P., Murray, K.G., Kinsman, S. y Busby, W.H. 1986. Floral neighborhood and pollination success in four hummingbird-pollinated cloud forest plant species. *Ecology* 67:449-464.
- Gaston, K.J. 1994. *Rarity*. Chapman y Hall, Londres, England.

- Gaston, K.J. y Kunin, W. E. 1997. Rare-common differences: an overview. Páginas 13-29. En W.E. Kunin y K.J. Gaston (eds) *The biology of rarity: Causes and consequences of rare-common differences*. Chapman y Hall, London, England
- Godínez-Álvarez, H., Valiente-Banuet A. y Valiente-Banuet, L. 1999. Biotic interactions and the population dynamics of the long-lived columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo* in the Tehuacán Valley, Mexico. *Canadian Journal of Botany* 77:203-208.
- Hernández, H.M. y Godínez, A.H. 1994. Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. *Acta Botánica Mexicana* 26:33-52.
- Innes, C. 1990. *Cacti*. Williams Collins Sons & Co. Ltd. Portugal, Portugal.
- Kunin, W. E. y Schmida, A. 1997. Plant reproductive traits as a function of local, regional, and global abundance. *Conservation Biology* 11:183-192.
- León de la Luz, J.L y Valiente-Banuet, A. 1994. Las cactáceas: un recurso natural diverso y predominantemente mexicano. *Ciencia y Desarrollo* 20:58-65
- Oakwood, M., Jurado, E., Leishman, M. y Westoby, M. 1993. Geographic ranges of plants species in relation to dispersal morphology, growth form and diaspore weight. *Journal of Biogeography* 20:563-572.
- Orians, G.H. 1997. Evolved consequences of rarity, Páginas 191-208. En: W.E. Kunin y K.J. Gaston (eds.) *The biology of rarity: Causes and consequences of rare-common differences*. Chapman y Hall, Primera Edición. London, England.
- Rabinowitz, D. 1981. Seven forms of rarity, Páginas 205-217. En: Syngé H. (ed.) *The biological aspects of rare plant conservation*. John Wiley & Sons Ltd.
- Ramírez-Padilla, C. A. 2003. *Estudio comparativo de la germinación de tres especies de Neobuxbaumia que difieren en su nivel de rareza*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México D.F.
- Ruedas, M., Valverde, T. y Castillo, S. 2000. Respuesta germinativa y crecimiento de plántulas de *Mammillaria magnimamma* (Cactaceae) bajo diferentes condiciones ambientales. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 66:25-35.
- Ruedas, M. (en preparación). *Análisis de la abundancia y distribución de tres especies del género Neobuxbaumia que difieren en su nivel de rareza*. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.
- Sánchez-Mejorada, H. 1982. Mexico's problems and programmes monitoring trade in common and endangered Cacti. *Cac. Succ. J. Gr. Brit.* 44:36-38.
- Steenbergh, W.F. y Lowe, C.H. 1977. *Ecology of the Saguaro: II. Reproduction, germination, establishment, growth and survival of the young plant*. National Park Service Scientific Monograph Series, U.S., Government Printing Office, Washington, D.C. USA.
- Valiente-Banuet, A. y Ezcurra, E. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisiana* in the Tehuacan Valley, Mexico. *Journal of Ecology* 79:961-971.
- Valiente-Banuet, A., Rojas-Martínez, A., Arizmendi, M. C. y Dávila, P. 1997. Pollination biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalaensis* and *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, central México. *American Journal of Botany* 84:452-455.
- Valverde, T., Quijas, S., López-Villavicencio, M. y Castillo, S. 2003. Population dynamics of *Mammillaria magnimamma* Haworth. (Cactaceae) in a lava-field in central Mexico. *Plant Ecology* (en prensa).

Capítulo III.

“Estudio comparativo de la germinación y sobrevivencia de plántulas de tres especies del género *Neobuxbaumia* (Cactaceae) que difieren en su nivel de rareza”

Introducción

Los procesos que ocurren durante las primeras etapas del ciclo de vida de las plantas, es decir, durante la germinación de las semillas y el establecimiento de las plántulas, determinan en gran medida la abundancia y distribución de las especies, puesto que del éxito de estos procesos depende el establecimiento de nuevos individuos (Battaglia y Reid 1993, Bewley y Black 1994, Navarro y Guitián 2003). Por lo tanto, el estudio de estas etapas tempranas de desarrollo nos puede ayudar a entender por qué algunas especies son más abundantes que otras y por qué presentan diferentes patrones de distribución, es decir, por qué algunas especies son raras y otras son más comunes.

Tanto la germinación como el establecimiento de plántulas son procesos que están asociados a factores particulares, los cuales reflejan requerimientos específicos en lo referente, por ejemplo, a humedad, temperatura, topografía, orientación, nivel de insolación, tipo de suelo o vegetación asociada, por nombrar algunos (Steenbergh y Lowe 1969, Turner *et al.* 1969, Despain 1974, Jordan y Nobel 1981, Battaglia y Reid 1993, Nolasco *et al.* 1996, Mandujano *et al.* 1997, Rojas-Aréchiga *et al.* 1998, Leirana-Alcocer y Parra-Tabla 1999, Giblin y Hamilton 1999, Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes 2000, Selas 2000, Flores y Briones 2001, Navarro y Guitián 2003). La relación entre los requerimientos de las semillas y plántulas y la presencia de factores ambientales particulares determina que una especie ocupe un cierto hábitat o se encuentre ausente, o bien que se presente con una mayor o menor abundancia. Las características de los microsítios a los que arriban las semillas como producto de su dispersión, afectan drásticamente su probabilidad de germinación y, subsecuentemente, la probabilidad de

supervivencia y establecimiento de la plántula resultante. Sin embargo, los micrositios que son adecuados para la germinación no necesariamente lo son para el establecimiento posterior de las plántulas (Ashton y Willis 1982, Fenner 1985, Rathcke y Lacey 1985, Reid y Hill 1988, Battaglia y Reid 1993, Schupp 1995). Además, es común que las especies que se encuentran asociadas a algún tipo de hábitat en particular (i.e. con alta especificidad de hábitat) produzcan semillas con adaptaciones muy especializadas, del tal manera que sólo pueden germinar y establecerse bajo las condiciones que ofrece ese hábitat (Navarro y Guitián 2003). Por ejemplo, muchas especies que ocupan hábitats desérticos producen semillas que presentan alguna sustancia inhibidora de la germinación en la testa, la cual es eliminada sólo después de abundante lluvia, de tal manera que la germinación sólo ocurre cuando hay la suficiente humedad como para que la plántula se establezca exitosamente (Venable y Lawlor 1980, Gutterman y Agami 1987, Dubrovsky 1996,1998).

En las especies de cactáceas que habitan zonas áridas y semiáridas, la germinación y sobrevivencia de plántulas deben ocurrir bajo condiciones ambientales muy severas (Batanouny y Ziegler 1971), pues en estos hábitats se presenta una intensa radiación solar (sobre todo en los micrositios descubiertos de vegetación), bajos contenidos de nutrientes en el suelo, temperaturas extremas, alta evaporación de la humedad edáfica y una alta incidencia de depredadores de semillas y plántulas, factores que en conjunto afectan la dinámica de la germinación y el establecimiento (Steenbergh y Lowe 1969, Tumer *et al.* 1969, Jordan y Nobel 1981, Rojas-Aréchiga *et al.* 1998, Leirana-Alcocer y Parra-Tabla 1999, Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes 2000, Flores y Briones 2001). Por esta razón, la germinación y el establecimiento de muchas cactáceas y otras suculentas ocurre con mayor frecuencia bajo la sombra de árboles y arbustos que funcionan como nodrizas. En estos micrositios las semillas y plántulas encuentran no sólo protección ante la intensa radiación solar y en algunos casos la herbivoría, sino también condiciones más favorables de humedad, temperatura y materia

orgánica (Franco y Nobel 1989, Valiente-Banuet et al. 1991, Godínez-Álvarez et al. 1999, Leirana-Alcocer y Parra-Tabla 1999).

Las tres especies de cactáceas columnares en las que se encuentra centrado este estudio (*Neobuxbaumia macrocephala*, *N. tetetzo* y *N. mezcalaensis*) se presentan en hábitats ligeramente diferentes en la región de Tehuacán- Cuicatlán (Ruedas 2003). La especie más rara, *N. macrocephala*, presenta una alta restricción de hábitat, encontrándose asociada principalmente a sitios con características edáficas y climáticas específicas (i.e. alto contenido de materia orgánica, arcilla y calcio, alta capacidad de intercambio catiónico y, niveles relativamente altos de precipitación - Ruedas 2003); en ocasiones coincide en su distribución con *N. mezcalaensis*, especie que prefiere sitios con humedad ambiental y edáfica, dada esta última por suelos que presentan alto contenido de materia orgánica y arcilla y una alta capacidad de intercambio catiónico (Ruedas 2003). Por su parte, *N. tetetzo* se presenta en las regiones más elevadas y más secas, con suelos arenosos con altos contenidos de fósforo y un bajo contenido de materia orgánica y, nunca coincide en su distribución con *N. mezcalaensis*. Así como el aspecto de la rareza que tiene que ver con las diferentes abundancias de estas tres especies se abordó a través del análisis comparativo de su demografía (Esparza et al. 2005), lo relacionado con su especificidad de hábitat debe abordarse a través del estudio de las características ecofisiológicas de las etapas tempranas de desarrollo, pues es en estas fases cuando el éxito diferencial de los distintos procesos fisiológicos puede llevar a que algunas especies puedan ocupar sólo cierto tipo de hábitat y no otros. Algunos estudios realizados con estas tres especies de *Neobuxbaumia* en condiciones controladas, demuestran que sus semillas presentan diferentes características germinativas (Ramírez y Valverde 2005) y que sus plántulas responden diferencialmente ante determinados factores ambientales (Godínez-Alvarez y Valiente-Banuet 1998; Miquelajáuregui 2004). Sin embargo, se sabe poco sobre los factores que limitan su germinación y establecimiento en condiciones naturales. Una forma de investigar si las limitaciones en el tipo de hábitat que ocupan estas especies tienen que ver con los

procesos que ocurren durante las etapas tempranas de desarrollo es llevar a cabo trasplantes, introduciendo semillas y plántulas de cada una de las especies a los hábitats en los que se establecen las otras especies (Navarro y Guitián 2003). Se plantea la hipótesis de que si los procesos que ocurren durante la germinación y el establecimiento son determinantes del tipo de hábitat que ocupa cada especie, entonces el desempeño de las semillas y plántulas trasplantadas a hábitats 'ajenos' será menor que el de las semillas y plántulas introducidas a su propio hábitat.

En este capítulo, se aborda el estudio de la germinación y el establecimiento de plántulas en condiciones naturales de las tres especies de cactáceas columnares antes mencionadas, utilizando un enfoque de trasplantes recíprocos de semillas y plántulas con el objeto de probar la hipótesis planteada. Se espera que los resultados brinden información que permita entender en alguna medida el por qué de las limitaciones de hábitat que presentan estas especies.

Métodos

Sitio de estudio: Este trabajo se llevó a cabo en tres localidades situadas en el Valle de Zapotitlán, Puebla, el cual se encuentra dentro de la Reserva de la Biosfera de Tehuacán-Cuicatlán. En esta región se sobreponen las áreas de distribución de las tres especies estudiadas, *N. macrocephala*, *N. tetetzo* y *N. mezcalaensis*. Las localidades en las que se llevó a cabo este estudio son las mismas en las que se realizó el estudio demográfico que se reporta en el capítulo 4 y fueron las siguientes: i) para *N. macrocephala* se trabajó en la localidad de "El Volcancillo" (18°15'N, 97°32'W), a 14 km del poblado de Zapotitlán Salinas, sobre la carretera que va hacia Huajuapán; ii) la población estudiada de *N. tetetzo* se localizó en El Jardín Botánico "Helia Bravo" (18°19'N, 97°27'W), también sobre la carretera Tehuacán-Hujuapán, a 2 km de la entrada al poblado de Zapotitlán Salinas; iii) para el caso de *N. mezcalaensis*, se trabajó en la localidad de Acatepec (18°14'N, 97°34'W), a ca. 20 km del poblado de Zapotitlán en dirección hacia Huajuapán (Figura 1).

El Valle de Zapotitlán presenta un clima subárido con una temperatura media anual que varía entre los 18 y 22°C y una precipitación de alrededor de 400 mm anuales (Zavala-Hurtado 1982, Zavala-Hurtado y Díaz-Solís 1995); aproximadamente el 70% de esta precipitación cae durante la época de lluvias, entre junio y septiembre. Los suelos de esta región son calcareos, rocosos y someros, con poca materia orgánica (8.87%) y baja fertilidad (P: 7 ppm, K: 0.76 ppm, Ca: 39.28 ppm, N: 0.27% - Ruedas 2003). La vegetación predominante de la región es el matorral xerófilo, dominado por cactáceas columnares como *Myrtillocactus geometrizans* (C. Mart.) Console, *Cephalocereus columna-trajani* (Karw.) Schuman, *Pachycereus hollianus* (F.A.C. Weber) Buxb., y las tres especies de *Neobuxbaumia* estudiadas en este trabajo. También encontramos otras cactáceas y suculentas como *Mammillaria* sp., *Echinocactus* sp., *Coryphanta* sp., y *Ferocactus* sp., *Agave macroacantha* Zucc., *Agave karwinskii* Zucc., *Agave marmorata* Roez., *Yucca periculosa* Baker, *Beaucarnea gracilis* Lem. y *Hechtia podantha* Mez.. Además, algunos arbusto y pequeños árboles como *Cercidium praecox* (Ruíz & Pav.) Harms, *Prosopis laevigata* (Humb. & Bonpl. Ex. Willd) M.C. Johnst., *Acacia* sp., *Mimosa* sp. y *Aschinomene* sp. son elementos importantes de este tipo de vegetación, pues constituyen especies pioneras que colonizan espacios abiertos y funcionan como nodrizas para gran parte de las cactáceas y suculentas antes mencionadas (Valiente-Banuet & Ezcurra 1991; Godínez-Álvarez et al. 1999; Ruedas 2003).

Especies en estudio: *Neobuxbaumia mezcalaensis* (Bravo) Backeb es una cactácea columnar no ramificada que en estado adulto mide entre 3 y 14 m de altura (Arias- Montes et al. 1997). La zona fértil se encuentra distribuida a lo largo del tallo, las flores son blancas a verde rojizas y los frutos son verdes (Arias- Montes et al. 1997, Valiente-Banuet et al. 1997). *Neobuxbaumia tetetzo* (Weber) Backeb es una cactácea columnar ramificada que mide en estado adulto entre 2.5 y 15 m de altura, sus flores son verdes y sus frutos de verdes a rojos. Su periodo de floración ocurre mayo y junio y la fructificación entre junio a julio (Arias- Montes et al. 1997). *Neobuxbaumia macrocephala* (Weber) Dawson es una cactácea

columnar, también ramificada, endémica de una pequeña región del Valle de Tehuacán (Arias-Montes *et al.* 1997, Valiente-Banuet *et al.* 1997). Esta cactácea en estado adulto mide entre 3 y 15 m de altura y la zona fértil de su tallo se diferencia de la infértil por un cefalio apical de color rojo. Sus flores son rojo-purpúreas al igual que sus frutos (Arias-Montes *et al.* 1997). Su época de floración es de marzo a junio y la fructificación se da de abril a agosto. En la Tabla 1 se presentan otros detalles sobre la biología de estas especies.

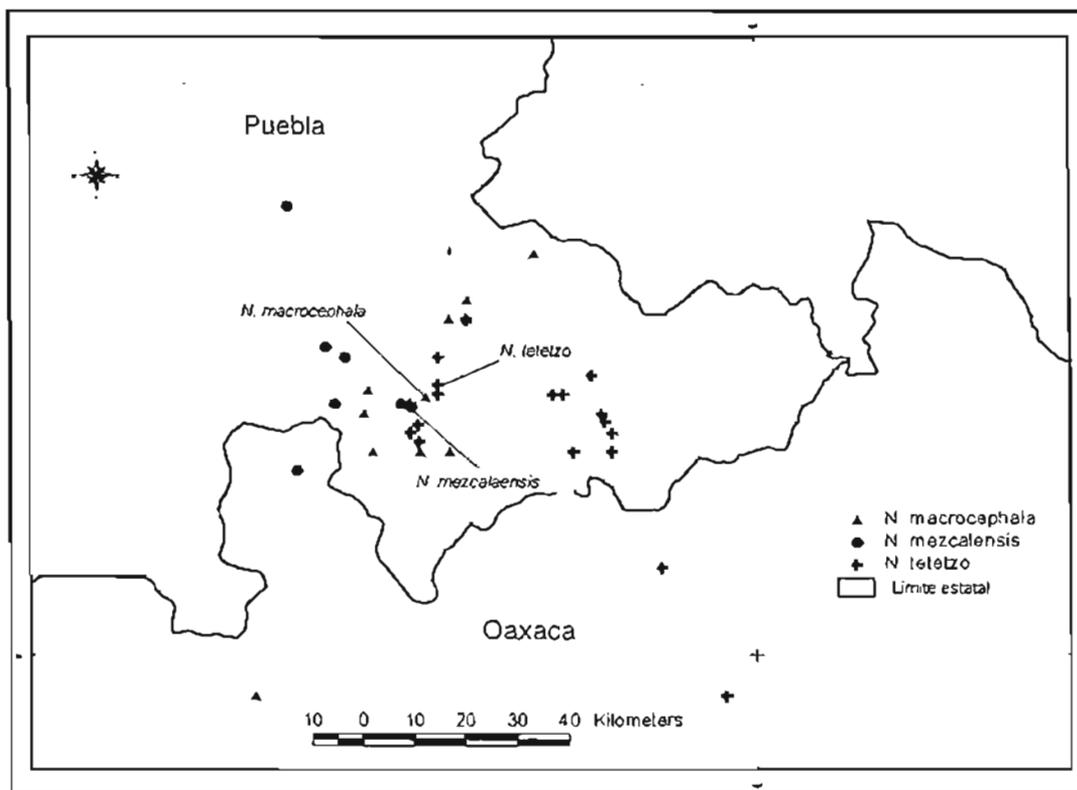


Figura 1. Distribución de las localidades de las tres especies de *Neobuxbaumia* en las que se llevó a cabo el presente estudio. Mapa por cortesía del M. en C. Eduardo Martínez Romero, realizado con información del MEXU y la CONABIO.

Tabla 1. Características ecológicas de las tres especies estudiadas. * Los tipos de rareza se refieren a la clasificación propuesta por Rawbinowitz (1981).

	<i>Neobuxbaumia mezcalaensis</i>	<i>Neobuxbaumia tetetzo</i>	<i>Neobuxbaumia macrocephala</i>
Hábitat	Bosque espinoso, Bosque tropical caducifolio, Matorral xerófilo	Matorral xerófilo y Bosque tropical caducifolio	Matorral xerófilo y Bosque tropical caducifolio
Distribución geográfica	Cuenca del Río Balsas (Colima, Jalisco, Guerrero, Michoacán y Morelos). Región de Tehuacán-Cuicatlán (Puebla y Oaxaca).	Región de Tehuacán-Cuicatlán (Puebla y Oaxaca).	Valle de Tehuacán (Puebla).
Densidad poblacional	1000 a 1680 ind/ha	1200 a 1800 ind/ha	129 a 200 ind/ha
Dispersores		<i>Columbina inca</i> , <i>Zenaida asiatic</i> , <i>Z. macroura</i> , <i>Carpodactus mexicanus</i> , <i>Mimus plyglottos</i> .	
Polinizadores	<i>Leptonycteris currosoae</i> , <i>L. nivalis</i> , <i>Choeronycteris mexicana</i>	<i>Leptonycteris currosoae</i> , <i>Artibeus jamaicensi</i> , <i>Choeronycteris mexicana</i>	<i>Leptonycteris currosoae</i> , <i>L. nivalis</i> , <i>Choeronycteris mexicana</i>
Tipo de rareza*	Especie localmente abundante, de distribución relativamente amplia, pero restringida a ambientes específicos.	Especie localmente abundante, de distribución relativamente restringida, y limitada a ambientes específicos.	Especie localmente escasa, de distribución muy restringida, y limitada a ambientes específicos.

Trabajo de campo: En los veranos de 2000 y 2001, se montaron en el campo experimentos de germinación de semillas y establecimiento de plántulas. En cada localidad se sembraron semillas y plántulas tanto de la especie presente en esa localidad, como de las otras dos especies, utilizando un enfoque del tipo de los trasplantes recíprocos. De estos experimentos, se estimaron los porcentajes de germinación y sobrevivencia de plántulas de las tres especies y se compararon estos porcentajes entre especies y localidades.

Para montar los experimentos se colectaron 25 frutos de cada especie en el verano de 2000 y 30 frutos de cada especie en el verano de 2001. Las semillas se separaron de los frutos y aquellas destinadas a los experimentos de germinación se almacenaron en bolsas de papel, mientras que otras se utilizaron para ponerlas a germinar y obtener plántulas; estas últimas se utilizaron posteriormente para el montaje de los experimentos de sobrevivencia de plántulas. Para sembrar estas semillas (junio), primero se lavaron con hipoclorito de sodio al 10% y se enjuagaron con agua destilada, y después se colocaron en cajas Petri con agar al 2% en una cámara de ambiente controlado (temperatura fluctuante de 18-32°C, fotoperiodo 12:12). Una vez germinadas las semillas, las plántulas se transplantaron a charolas de plástico con tierra de tepojal, en las que se mantuvieron (en condiciones de invernadero) por 2.5 meses, antes de transplantarlas al campo, como se detalla más abajo.

Para los experimentos de germinación de 2000, se utilizaron 20 lotes de 25 semillas cada uno, mientras que en los experimentos realizados en 2001 se emplearon 20 lotes de 75 semillas; esto se hizo para cada especie y para cada una de las tres localidades de estudio. En cada localidad se sembraron, entonces, en junio de cada año, 20 lotes de semillas de cada especie, 10 bajo la sombra de matorrales (micrositios cerrados) y 10 en micrositios expuestos. Las semillas se sembraron dentro de cilindros de malla de alambre de 20 cm de diámetro que se enterraron ligeramente en el suelo, con la finalidad de evitar la pérdida de semillas por efecto del viento o del escurrimiento de agua. La germinación de estas

semillas se registró diariamente por 8 días y posteriormente cada mes por cinco meses, tanto en el experimento montado en 2000 como en que se realizó en 2001.

Para los experimentos de sobrevivencia de plántulas de 2000, se emplearon 300 plántulas de cada especie que se introdujeron al campo en agosto (100 plántulas por especie en cada localidad). En cada localidad se sembraron 10 grupos de 10 plántulas cada uno, de cada una de las especies estudiadas, cinco grupos en micrositios cerrados (bajo matorrales) y cinco grupos en micrositios expuestos. Cada grupo de plántulas se sembró dentro del mismo tipo de cilindros de malla de alambre utilizados para los experimentos de germinación, con la finalidad de poder reubicarlas. La sobrevivencia de las plántulas se registró mensualmente por un año. En el 2001 se siguieron los mismos procedimientos que para el año anterior, pero en este caso se emplearon 12 grupos de 30 plántulas de *N. macrocephala*, 12 grupos de 20 plántulas de *N. mezcalaensis*, y 12 grupos de 25 plántulas de *N. tetetzo*, seis grupos en micrositios expuestos y seis grupos en micrositios cerrados (bajo matorrales). Cada grupos se sembró al interior de cilindros de malla de alambre como se hizo para los experimentos del 2000. La sobrevivencia se estas plántulas se registró mensualmente por nueve meses.

Análisis de datos: Se realizaron análisis de varianza de tres vías para analizar el efecto de los factores "especie" (con tres niveles), "localidad" en la que se llevó a cabo la siembra (con tres niveles) y "micrositio" (con dos niveles, expuesto y sombreado) sobre las dos variables de respuesta consideradas: el porcentaje de germinación de semillas y el porcentaje de sobrevivencia de plántulas (ambos transformados a arcoseno - Zar 1996). Se realizó un ANOVA independiente para cada uno de los períodos de estudio (2000 y 2001) empleando el programa Statística ver. 6.0.

Resultados

a) Germinación de semillas

Los porcentajes de germinación de las semillas de las tres especies de *Neobuxbaumia* estudiadas fueron bajos, particularmente en 2000, cuando se alcanzaron porcentajes de germinación de entre 0 y 6% (Tabla 2); para el siguiente año, los porcentajes promedio de germinación fluctuaron entre 0 y 29.2%. Estos valores contrastan con los altos porcentajes de germinación observados en estas semillas en condiciones controladas, que fluctúan entre el 75% (en *N. macrocephala*) y el 98% (en *N. tetetzo*) (Ramírez-Padilla y Valverde 2005).

En términos generales, en ambos años de estudio se observó que las semillas de las tres especies alcanzaron porcentajes de germinación más altos en micrositios sombreados y en sus respectivas localidades de origen, en comparación con las semillas sembradas en condiciones expuestas y en localidades 'ajenas' (Tabla 2). El efecto del micrositio (sombreado vs. expuesto) sobre el porcentaje de germinación resultó significativo tanto en 2000 como en 2001, siendo mayor la germinación de las semillas en los micrositios sombreados (Tabla 3). Sin embargo, el efecto de la localidad de siembra fue significativo sólo en 2000, pero no en 2001 (Tabla 3); en 2000 la localidad 1 (El Volcancillo) fue la que obtuvo porcentajes globales de germinación relativamente más altos que las otras dos, principalmente para las especies *N. macrocephala* y *N. tetetzo* (Tabla 2). Por último, el efecto de la especie no fue significativo en 2000, cuando se observaron los porcentajes de germinación más bajos (Tabla 3); pero en 2001, el efecto de la especie fue altamente significativo (Tabla 3), observándose porcentajes de germinación más altos en *N. mezcalaensis*, seguida de *N. tetetzo* y por último de *N. macrocephala* (Tabla 2).

Tabla 2. Porcentajes promedio de germinación de semillas (\pm SE) obtenidos de los experimentos de germinación montados en el campo durante los veranos de 2000 y 2001 para las tres especies estudiadas. Localidades: 1 = Volcancillo (donde se distribuye *N. macrocephala*); 2 = Jardín Botánico (*N. tetetzo*); 3 = Acatepec (*N. mezcalaensis*). Los números en itálicas corresponden a los resultados de cada especie en su propia localidad.

Localidad	Especie	<i>Neobuxbaumia macrocephala</i>		<i>Neobuxbaumia Tetetzo</i>		<i>Neobuxbaumia mezcalaensis</i>	
		2000	2001	2000	2001	2000	2001
1	Expuesto	0.4 \pm 0.32	2.8 \pm 1.34	0.0 \pm 0.00	1.2 \pm 0.68	1.6 \pm 0.97	0.8 \pm 0.42
	Sombreado	6.0 \pm 2.27	11.2 \pm 2.7	5.6 \pm 2.01	2.4 \pm 0.70	2.0 \pm 0.71	3.6 \pm 0.99
2	Expuesto	1.2 \pm 0.48	0.4 \pm 0.32	2.0 \pm 1.08	3.6 \pm 1.73	0.4 \pm 0.32	0.4 \pm 0.32
	Sombreado	2.4 \pm 0.84	1.6 \pm 0.70	2.4 \pm 1.49	13.6 \pm 2.17	0.8 \pm 0.42	2.4 \pm 0.70
3	Expuesto	0.0 \pm 0.00	0.8 \pm 0.42	0.0 \pm 0.00	0.4 \pm 0.32	1.6 \pm 0.97	6.0 \pm 2.92
	Sombreado	0.4 \pm 0.32	3.2 \pm 1.03	0.4 \pm 0.32	1.2 \pm 0.68	2.4 \pm 0.83	29.2 \pm 3.23

De acuerdo a la pregunta inicial de este trabajo que tiene que ver con el análisis de las causas de la restricción de hábitat de cada una de las especies, particularmente si los eventos que toman lugar durante las fases tempranas del ciclo de vida pueden ser la causa de que cada especie esté limitada a ciertos tipos de hábitat en particular, tendría sentido explorar no tanto los efectos de cada factor por separado (e.g., el factor especie, o el factor localidad), sino más bien el efecto de la interacción entre factores. Concretamente, se esperaría que si cada una de las especies germinara más exitosamente en su propia localidad que en las localidades de las otras especies, se observara una interacción significativa entre los efectos de la localidad y de la especie (i.e. que las distintas especies presentaran diferentes porcentajes de germinación y que esas diferencias dependieran, a su vez, de la localidad de siembra). En este caso se observó que

la interacción especie x localidad resultó significativa sólo en 2001 (Tabla 3). En el año 2000 fue sólo la localidad la que resultó significativa, siendo la Localidad 1 (aquella en la que se distribuye *N. macrocephala*, la especie más rara) en la que se observaron los mayores porcentajes de germinación. Este año fue significativa también la interacción localidad x micrositio, lo que implica que el efecto del micrositio (expuesto vs. sombreado) no fue equivalente en todas las localidades; se pudo observar que la diferencia entre los sitios expuestos y sombreados fue muy amplia en *N. macrocephala* y *N. tetetzo*, mientras que para *N. mezcalaensis*, la especie más común, fue poco marcada (Tabla 2).

En general, el porcentaje de germinación fuera de las zonas de origen de cada especie fue menor que el observado en la localidad de origen (Tabla 2), con excepción de *N. tetetzo* en el año 2000, que en micrositios sombreados presentó un porcentaje de germinación promedio de 5.6% en la localidad de El Volcancillo, más del doble que el observado en su localidad de origen (Jardín Botánico) en este mismo tipo de micrositios.

Tabla 3. Resultados de la prueba de ANOVA para evaluar el efecto de la localidad (Volcancillo, Jardín Botánico y Acatepec), la especie y el micrositio (sombreado y expuesto) sobre el porcentaje de germinación de semillas. L= localidad, S= especie y M= micrositio. En negritas aparecen los valores significativos.

Fuente de variación	2000				2001			
	df	MS	F	p	Df	MS	F	p
Localidad	2	68.94	3.45	0.0339	2	48.55	1.74	0.178
Especie	2	1.26	0.06	0.938	2	114.93	4.10	0.0184
Micrositio	1	237.80	11.92	0.0007	1	1425.57	51.07	0.0000
L * S	4	36.88	1.85	0.122	4	610.19	21.86	0.0000
L * M	2	73.59	3.69	0.0271	2	19.61	0.70	0.497
S * M	2	11.44	0.57	0.564	2	63.15	2.08	0.107
L*S*M	4	18.72	0.94	0.443	4	197.52	7.08	0.00003

Es de notarse que la germinación más baja de *N. tetetzo* se observó en la localidad 3 (Acatepec, donde se distribuye *N. mezcalaensis*) y que la germinación más baja de *N. mezcalaensis* se observó en la localidad 2 (Jardín Botánico, donde se distribuye *N. tetetzo*). Estas dos especies, de hecho, nunca coinciden en sus áreas de distribución, mientras que a ambas se les puede encontrar coexistiendo con *N. macrocephala* (Ruedas 2003), en cuya localidad la germinación de las tres especies fue, en general, relativamente alta. *Neobuxbaumia mezcalaensis*, la especie más común, fue la única que presentó siempre porcentajes de germinación distintos de cero (en ambos periodos de estudio, en las tres localidades y en ambos micrositios).

b) Supervivencia de plántulas

En las tres especies de *Neobuxbaumia* estudiadas se observaron bajos porcentajes de supervivencia de plántulas (entre 0 y 12%) en ambos años de estudio (Tabla 4). Como era de esperarse, los mayores porcentajes de

supervivencia de plántulas de las tres especies correspondieron a los micrositios sombreados y, de nuevo, se observó que la supervivencia de las plántulas de cada especie fue mayor en su localidad de origen (Fig. 2). Según los resultados de los ANOVAS, ni el efecto de la especie ni el de la localidad resultaron significativos sobre la supervivencia de plántulas (Tabla 5); el efecto del micrositio fue significativo los dos años, y la interacción especie x localidad fue significativa sólo en 2001, como se discutirá más adelante.

En *N. macrocephala*, la supervivencia fue mayor en 2000 que en 2001, mientras que en *N. mezcalaensis* y *N. tetetzo* se presentaron los mayores porcentajes de supervivencia en el experimento de 2001 (Fig. 2, Tabla 4). En el año 2000, *N. macrocephala* y *N. tetetzo* presentaron prácticamente los mismos porcentajes de supervivencia de plántulas en sus respectivas localidades de origen, mientras que en *N. mezcalaensis* el porcentaje de supervivencia en su localidad de origen fue de más del doble en comparación con el de las especies antes citadas (Tabla 4). En este año, la supervivencia de plántulas *N. macrocephala* fue nula en los micrositios abiertos, independientemente de la localidad.

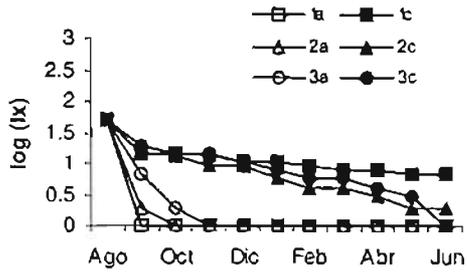
En el experimento de 2001, la especie con un menor porcentaje de supervivencia en su localidad de origen fue *N. macrocephala*, mientras que *N. mezcalaensis* y *N. tetetzo*, en sus localidades respectivas, presentaron porcentajes de supervivencia de plántulas mucho más elevados que los de *N. macrocephala* (Tabla 4). Es importante hacer notar que en ambos años se observó una supervivencia nula de las plántulas de *N. mezcalaensis* en la localidad en la que se distribuye *N. tetetzo* (2=Jardín Botánico), y una supervivencia nula de las plántulas de *N. tetetzo* en la localidad en la que se distribuye *N. mezcalaensis* (3= Acatepec) (Tabla 4).

Los resultados del ANOVA mostraron que, tanto en 2000 como en 2001, el factor micrositio (expuesto vs. sombreado) mostró un efecto significativo sobre los porcentajes de supervivencia de las plántulas, siendo éstos más altos en los micrositios sombreados, independientemente de la especie y de la localidad

(Tabla 5). Por otro lado, en los resultados de los experimentos realizados durante 2001, se observó un efecto significativo de la interacción entre localidad y especie, es decir, la supervivencia de las plántulas de las diferentes especies fue distinta dependiendo de la localidad de siembra (Tabla 5). Las plántulas de cada especie sobrevivieron mejor, en general, en su propia localidad, corroborando la hipótesis de que las limitaciones en los tipos de hábitat que ocupan estas especies pueden estar asociadas a los procesos que ocurren durante estas fases tempranas de desarrollo.

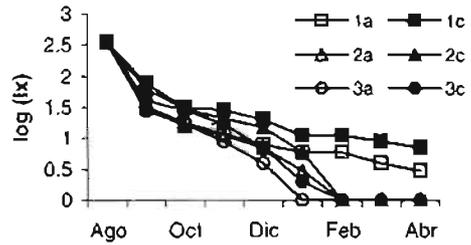
2000

Neobuxbaumia macrocephala

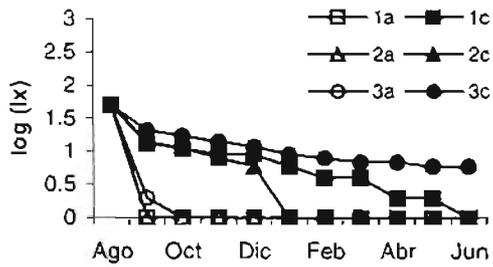


2001

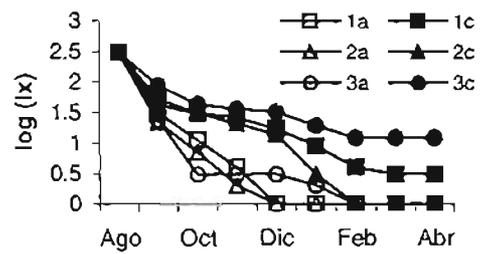
Neobuxbaumia macrocephala



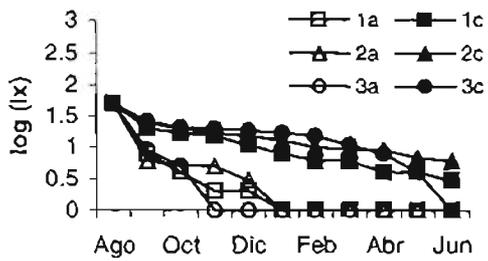
Neobuxbaumia tetetzo



Neobuxbaumia tetetzo



Neobuxbaumia mezcalaensis



Neobuxbaumia mezcalaensis

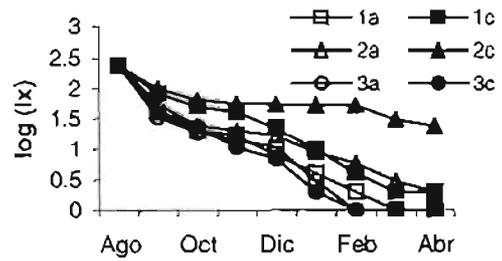


Figura 2. Curvas de supervivencia de plántulas de las tres especies estudiadas durante los años 2000 y 2001. Las localidades se señalan con los números 1, 2 y 3 (Volcancillo, Acatepec y Jardín Botánico, respectivamente), mientras que los micrositios se señalan con las iniciales a y c (abiertos y cerrados, respectivamente).

Tabla 4. Porcentajes promedio de supervivencia de plántulas (\pm SE) obtenidos en los experimentos de 2000 y 2001 para las tres especies estudiadas. Las localidades son 1= El Volcancillo; 2= Jardín Botánico; y 3= Acatepec. La supervivencia reportada corresponde a la registrada un año (para 2000) y nueve meses (para 2001) después de la siembra. Los números en *itálicas* corresponden a los resultados de cada especie en su propia localidad.

Loc.	Año / Micrositio	<i>N. macrocephala</i>		<i>N. tetetzo</i>		<i>N. mezcalaensis</i>	
		2000	2001	2000	2001	2000	2001
1	Expuesto	<i>0.00</i> \pm 0.84	<i>0.83</i> \pm 2.79	0.00 \pm 3.64	0.00 \pm 0.00	0.42 \pm 5.79	0.00 \pm 5.06
	Sombreado	4.00 \pm 6.20	1.94 \pm 6.62	1.00 \pm 5.80	2.00 \pm 4.18	0.83 \pm 12.06	6.00 \pm 12.08
2	Expuesto	0.00 \pm 4.42	0.00 \pm 2.87	<i>0.33</i> \pm 2.61	<i>0.00</i> \pm 0.70	0.00 \pm 4.92	0.00 \pm 6.20
	Sombreado	2.00 \pm 11.70	0.00 \pm 4.34	4.00 \pm 8.58	12.00 \pm 5.17	0.00 \pm 6.48	0.00 \pm 16.28
3	Expuesto	0.00 \pm 1.27	0.00 \pm 3.00	0.00 \pm 2.57	0.00 \pm 0.00	<i>0.83</i> \pm 7.49	<i>0.00</i> \pm 5.12
	Sombreado	3.64 \pm 9.24	0.28 \pm 5.93	0.00 \pm 5.34	0.00 \pm 5.43	10.00 \pm 9.52	12.00 \pm 11.85

Tabla 5. Resultados de los ANOVAs realizados sobre el porcentaje de supervivencia de plántulas para evaluar el efecto de la localidad, la especie y el micrositio. L= localidad, S= especie y M= micrositio. En negritas aparecen los valores significativos.

Fuente de variación	2000				2001			
	df	MS	F	p	df	MS	F	p
Localidad	2	10.12	0.59	0.557	2	10.80	0.49	0.617
Especie	2	1.85	0.11	0.898	2	17.34	0.78	0.462
Micrositio	1	365.98	21.35	0.000016	1	242.34	10.89	0.0013
L * S	4	24.02	1.40	0.242	4	153.19	6.89	0.00007
L * M	2	10.12	0.59	0.557	2	8.03	0.36	0.698
S * M	2	1.85	0.11	0.898	2	12.12	0.54	0.582
L*S*M	4	24.02	1.40	0.242	4	77.11	3.47	0.0111

Discusión

Para la mayoría de las especies vegetales y, en particular, para las de zonas áridas, la germinación de las semillas y el establecimiento de las plántulas son las fases más críticas del ciclo de vida, ya que, además de su vulnerabilidad natural debido a su pequeño tamaño y fragilidad, en las zonas áridas las semillas y plántulas están expuestas a una serie de condiciones ambientales muy severas (Batanouny y Ziegler 1971), tales como la radiación solar directa y las consecuentes temperaturas extremas, así como los altos niveles de evaporación de la humedad edáfica y las bajas concentraciones de nutrientes en el suelo; todo esto, aunado al efecto de los depredadores, determina que la germinación y establecimiento sean fases en las cuales se presenta una alta tasa de mortalidad, lo cual se refleja en la dinámica poblacional de las especie (Godínez-Álvarez et al. 1999; Godínez-Álvarez et al. 2003; Valverde et al. 2004), afectando la abundancia y distribución de las mismas. Por esta razón, los

requerimientos específicos que presenta cada especie para la germinación de sus semillas y el establecimiento de sus plántulas son características que pueden determinar, en gran medida, las limitaciones en su distribución, permitiendo que ocupen ciertos hábitats pero no otros. Todo esto se asocia directamente con la explicación de los diferentes niveles de rareza que presentan las especies vegetales. En particular, en este estudio nos hemos enfocado al análisis de tres especies del género *Neobuxbaumia*, buscando dar respuesta, en este caso, al porqué de la especificidad de hábitat que presentan en la región de Tehuacán-Cuicatlán.

Los resultados de los experimentos de germinación y supervivencia de plántulas que se reportan en este capítulo, sugieren fuertemente que la presencia de cada especie de *Neobuxbaumia* en cada una de las localidades de estudio tiene que ver con un éxito relativamente mayor tanto de la germinación como del establecimiento de plántulas en estas localidades. Esto podría interpretarse como una "preferencia" de cada especie para ocupar cierto tipo de hábitats y no otros. Sin embargo, esta tendencia (que puede verificarse estadísticamente a través de la interacción "especie x localidad") fue significativa sólo en 2001, mientras que en el experimento del año anterior los resultados no fueron tan claros en este sentido.

Lo que sí fue claro en ambos años, como se esperaba de acuerdo a lo que se ha observado en otras cactáceas columnares, fue la preferencia por micrositios cerrados (i.e. bajo la sombra de matorrales), tanto a nivel de germinación como del establecimiento de plántulas, lo cual está relacionado con el fenómeno de nodricismo. Se ha reportado que tanto la germinación de las de semillas, como el establecimiento de las plántulas de muchas especies suculentas se da de manera más exitosa en micrositios bajo la sombra de una nodriza, puesto que en ellos se reduce la intensidad de la radiación solar, así como las altas temperaturas y la pérdida de humedad, en estos micrositios también disminuye el ataque de herbívoros y aumenta la disponibilidad de nutrientes; además la

dispersión de semillas hacia ellos puede ser más abundante, pues los arbustos nodriza son sitios de percha para muchas especies dispersoras (Turner et al. 1969, Steenbergh y Lowe 1969, Steenbergh y Lowe 1977, Yeaton 1978, Nobel 1980, McAuliffe 1984, Hutto et al. 1986, Nobel 1989, Valiente-Banuet y Ezcurra 1991, Valiente-Banuet et al. 1991, Callaway 1995, Suzán et al. 1996, Nolasco et al. 1996, Godínez-Álvarez et al. 2002). El nodricismo está ampliamente documentado para diversas especies de cactáceas y suculentas de zonas desérticas, sobre todo de tipo columnar (Godínez-Álvarez et al. 2003). En este estudio se han mostrado evidencias de que para estas tres especies de *Neobuxbaumia* el nodricismo es una interacción fundamental para la regeneración de sus poblaciones. Esto concuerda con los resultados reportados por Ruedas (2003) para las tres especies estudiadas (aunque esta autora observó evidencias de nodricismo en etapas de desarrollo posteriores a las estudiadas en este trabajo) y por Valiente-Banuet y Ezcurra (1991) y Godínez-Álvarez y Valiente-Banuet (1998) para *N. tetetzo*. Sin embargo, se observan algunas diferencias entre las tres especies estudiadas en cuanto al nivel de dependencia que presentaron hacia la sombra de la nodriza. Por ejemplo, en 2001 se observó que *N. mezcalaensis*, la especie más común, alcanzó porcentajes de germinación relativamente elevados (i.e. 6%) en los micrositios expuestos de su propia localidad (Tabla 2), en comparación con los porcentajes alcanzados por *N. tetetzo* o *N. macrocephala* en los micrositios expuestos de sus localidades, que no pasaron del 3.6%. Esto sugiere una mayor resistencia de las semillas de *N. mezcalaensis* para germinar aún en condiciones extremas. Sin embargo, esta aparente resistencia no se verificó en los experimentos de establecimiento de plántulas, pues la sobrevivencia de las plántulas de *N. mezcalaensis* en sitios expuestos fue comparable a la de las otras dos especies. Es notable, sin embargo, que en el campo es común encontrar individuos muy pequeños de *N. mezcalaensis* (de 4 o 5 cm de altura) establecidos sin la protección de una nodriza, mientras que esto prácticamente no ocurre en las otras dos especies. Miquelajúregui (2004) comparó el establecimiento de plántulas de *N. mezcalaensis* y *N. macrocephala* en ambos tipos de micrositios y

encontró evidencias de una mayor sobrevivencia de *N. mezcalaensis* en sitios expuestos en comparación con lo observado en *N. macrocephala*, lo cual se explica, de acuerdo a esta autora, por el mayor tamaño de las semillas de *N. mezcalaensis*, las cuales dan lugar a plántulas más grandes y más robustas que las de *N. macrocephala*. Así, las diferencias en la vulnerabilidad de las plántulas de estas tres especies podría estar determinando su capacidad diferencial de ocupar hábitats más o menos estresantes. Las diferencias en el nivel de estrés de cada hábitat podrían estar dadas por diferencias sutiles en el tipo de sustrato, en su nivel de compactación, en su textura, su microtopografía (incluyendo su orientación), y su consecuente capacidad de retención de agua (Tadmor et al. 1962, Evenari et al. 1982, Yair y Shahak 1987, Boeken y Gutterman 1990, Meidan 1990, Kigel 1995).

Lo anterior nos remite, de nuevo, al interesante resultado de que la germinación de las semillas y la supervivencia de las plántulas de las tres especies haya sido más elevada (al menos en 2001) en las localidades de origen de cada especie en comparación con lo observado en las otras localidades. En el caso particular de *N. macrocephala*, que es la especie más rara, se presentaron siempre mayores porcentajes de germinación y establecimiento de plántulas en su localidad de origen (El Volcancillo), lo que podría explicar, en parte, la reducida área de distribución y alta especificidad de hábitat de esta especie. Fue notorio que, en esta especie, a pesar de que en 2001 el porcentaje de germinación fue del doble que en 2000, el establecimiento de plántulas fue cuatro veces mayor en el 2000. Estos resultados podrían sugerir que las condiciones que requieren las semillas para germinar no son necesariamente las más adecuadas para el establecimiento de plántulas (Schupp 1995), por lo que el reclutamiento de nuevos individuos a la población sería poco exitoso (Battaglia y Reid 1993, Navarro y Guitián 2003), explicando en parte la baja densidad poblacional de esta especie.

Neobuxbaumia tetetzo, por su parte, presentó porcentajes de germinación semejantes a los de *N. macrocephala* durante ambos años de estudio, pero con un patrón diferente, ya que sus porcentajes de germinación fueron mayores en su localidad de origen (Jardín Botánico) sólo en uno de los dos períodos de estudio. Esto podría explicar, en parte, que *N. tetetzo* tenga una menor especificidad de hábitat y, por lo tanto, una mayor área de distribución y que *N. macrocephala*. Por otro lado, tanto la germinación como la supervivencia de plántulas fueron considerablemente mayores en 2001 que en 2000, lo que podría sugerir que las características ambientales que favorecen la germinación de sus semillas, también permiten el establecimiento de sus plántulas. Estos resultados se relacionan también con lo reportado por Esparza-Olguín y Valverde (2003), en el sentido de que *N. tetetzo* presenta ciertos años con una producción masiva de semillas que, de coincidir con los años favorables para la germinación y el establecimiento, se traducirían en pulsos de reclutamiento. En este caso, todo apunta en esta dirección, pues en efecto, 2001 fue un año en el que se registró una alta producción de semillas en esta especie, al igual que una mayor germinación y supervivencia de plántulas. Esto llevaría a que los procesos de regeneración poblacional fueran más exitosos, permitiendo un mayor crecimiento poblacional (Fielder 1987) y explicando, en alguna medida, los mayores niveles de abundancia de esta especie.

Neobuxbaumia mezcalaensis, la especie más común, presentó bajos porcentajes de germinación en 2000, pero en 2001 mostró porcentajes de germinación cinco veces mayores que los del año anterior, y de más del doble que los reportados para *N. macrocephala* y *N. tetetzo*. Además, fue la especie que mostró mayores porcentajes de supervivencia de plántulas en ambos años de estudio. Particularmente en 2001, se observó una supervivencia seis veces mayor que la presentada por *N. macrocephala* y 20% mayor que la encontrada para *N. tetetzo*. Además, Esparza-Olguín y Valverde (2003) señalan que *N. mezcalaensis* presenta pulsos muy intensos de producción de semillas que, en este caso, también coincidieron con el año de mayor germinación y

supervivencia de plántulas (i.e. 2001). Se podría adelantar la hipótesis de que esta especie presenta pulsos de establecimiento masivo, intercalados con periodos de bajo establecimiento durante los cuales los procesos demográficos se ven aletargados. Este comportamiento podría llevar a esta población, a mediano plazo, a mostrar un crecimiento poblacional más dinámico, como se demostró en el Capítulo cuatro (Fiedler 1987).

En el Capítulo cuatro sugerimos que una de las maneras más adecuadas de abordar el aspecto de la rareza que tiene que ver con la restricción de hábitat, es el análisis ecofisiológico de los estadios más tempranos del ciclo de vida. En este capítulo hemos intentado abordar precisamente este tema, utilizando un enfoque experimental que contempló los trasplantes recíprocos. La ventaja de este enfoque es que, además de introducir semillas y plántulas de cada especie a las localidades de las otras especies, también las introdujimos a su propia localidad, permitiéndonos contar con un grupo control que nos ayuda a homogenizar el efecto de la manipulación experimental. Sin embargo, es necesario reconocer que la misma manipulación experimental impide extrapolar completamente los resultados obtenidos en estos experimentos y suponer que reflejan en un 100% lo que ocurre en condiciones naturales. Por ejemplo, al proteger a las semillas y plántulas con los cilindros de malla de alambre, seguramente afectamos sus probabilidades de supervivencia y de ataque por depredadores; asimismo, al trabajar con plántulas de 2 meses de edad también redujimos sus riesgos de mortalidad, al introducirlas al campo de un tamaño que les permitiría soportar mejor las arduas condiciones del ambiente. Sin embargo, a pesar de estas limitaciones, nuestros resultados sí apuntan de manera muy sugestiva a que las restricciones de hábitat mostradas por estas tres especies están determinadas, en una fracción muy importante, por los requerimientos y preferencias específicas de las fases tempranas de desarrollo. Para comprender este fenómeno a mayor profundidad, será necesario determinar qué tipo de factores ambientales (i.e. la textura del suelo, su compactación, su composición

química, etc.) son los que afectan en mayor medida el éxito de la germinación y el establecimiento.

Literatura Citada

- Arias-Montes S., Gama S. y Guzmán L. (1997). *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*. Fascículo 14. Cactaceae A. L. Juss. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Batanouny D.H. y Ziegler H. (1971) Eco-physiological studies on desert plants. Germination of *Zygophyllum coccineum* L. seeds under different conditions. *Oecologia (Berl.)* 8:52-63.
- Battaglia M. y Reid J.B. (1993) The effect of microsite variation on seed germination and seedling survival of *Eucalyptus delegatensis*. *Australian Journal of Botany* 41:169-181.
- Bewley J.D. y Black M. (1994) *Physiology of development and germination*. Plenum Press. Nueva York. 445 pp.
- Boeken B. y Gutterman Y. (1990) The effect of temperature on seed germination in three common bulbous plants of different habitats in the central Negev Desert of Israel. *Journal of Arid Environments* 18:263-270
- Callaway R. M. (1995) Positive interactions among plants. *Botanical Review (Lancaster)* 61:306-349..
- Despain D.G. (1974) The survival of saguaro (*Carnegiea gigantea*) seedling on solis of differing albedo and cover. *Journal of the Arizona Academy of Science* 9:102-107.
- Esparza-Olguín L., Valverde T. y Vilchis-Anaya E. (2002) Demographic analysis of a rare columnar cactus (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, Mexico. *Biological Conservation* 103:349-359.
- Esparza-Olguín L. y 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.
- Evenari M., Shanan L. y Tadmor N. (1982) *The Negev. The challenge of a desert*. Harvard University Press. Cambridge.
- Fiedler P.L. (1987) Life history and population dynamics of rare and common mariposa lilies (*Calochortus Pursh*: Lilaceae) . *Journal of Ecology* 67:449-464.

- Flores J. y Briones O. (2001) Plant life-form and germination in a Mexican inter-tropical desert: effects of soil water potential and temperature. *Journal of Arid Environments* 47:485-497.
- Franco, A.C. y Nobel P.S. (1989) Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology* 77:870-886.
- Giblin D.E. y Hamilton C.W. (1999) The relationship of reproductive biology to the rarity of endemic *Aster curtus* (Astereceae). *Canadian Journal of Botany* 77:140-149.
- Godínez-Álvarez H. y Valiente-Banuet A. (1998) Germination and early seedling growth of Tehuacan Valley cacti species: The role of soils and seed ingestion by dispersers on seedling growth. *Journal of Arid Environments* 39:21-31.
- Godínez-Álvarez H. y Valiente-Banuet A. (1999) Biotic interactions and the population dynamics of the long-lived columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo* in the Tehuacan Valley, Mexico. *Canadian Journal of Botany* 77:203,208.
- Godínez-Álvarez H, Valiente-Banuet A. y Rojas-Martínez A. (2002) The role of seed dispersers in the population dynamics of the columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo*. *Ecology* 83:2617-2629.
- Godínez-Álvarez H, Valverde T. y Ortega-Baes P. (2003) Demographic Trends in the Cactaceae. *The Botanical Review* 69:173-203.
- Hutto R.L., McAuliffe J.R. y Hogan L. (1986) Distributional associates of the saguaro (*Carnegiea gigantea*). *Southwestern Naturalist* 31:469-476.
- Jordan P.W. y Nobel P.S. (1981) Seedling establishment of *Ferocactus acanthodes* in relation to drought. *Ecology* 62:901-906.
- Kigel J. (1995) Seed germination in arid and semiarid regions. En: J. Kigel y G. Galili (eds), *Seed development and germination*. Marcel Dekkere, Inc. New York. pp. 645-689.
- Leirana-Alcocer J. y Parra-Tabla V. (1999) Factors affecting the distribution, abundance and seedling survival of *Mammillaria gaumeri*, an endemic cactus of coastal Yucatán, México. *Journal of Arid Environments* 41:421-428.
- Mandujano M.C., Golubov J. y Montaña C. (1997) Dormancy and endozoochorous seeds in the southern Chihuahuan Desert. *Journal of Arid Environments* 36:259-266.
- McAuliffe J.R. (1984) Saguaro-nurse tree associations in the Sonoran Desert: Competitive effects of saguaro. *Oecologia* 64:319-321.

-
-
- Meidan E. (1990) The effects of soil water population on seed germination of four winter annuals in the Negev Desert high lands, Israel. *Journal of Arid Environments* 19:77-83.
- Miquelajáuregui, Y. (2004) Estudio comparativo de la sobrevivencia y el crecimiento temprano de dos especies de *Neobuxbaumia* (Cactaceae) que difieren en su nivel de rareza. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Navarro L. y Guitián J. (2003) Seed germination and seedling survival of two threatened endemic species of the northwest Iberian peninsula. *Biological Conservation* 109:313-320.
- Nobel P.S. (1980) Morphology, nurse plant and minimum apical temperatures for young *Carnegiea gigantea*. *Botanical Gaz.* 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-Villasane F. y Díaz-Rondero A. (1997) Seed germination of *Stenocereus thurberi* (Cactaceae) under different solar irradiation levels. *Journal of Arid Environments* 36:123-132.
- Ramírez-Padilla C. (2003) *Estudio comparativo de la germinación de tres especies de Neobuxbaumia (Cactaceae) que difieren en su nivel de rareza*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México. D.F.
- Ramírez-Padilla, C. y Valverde, T. (2005) Germination responses of three congeneric cactus species (*Neobuxbaumia*) with differing degrees of rarity. *Journal of Arid Environments* 61:333-343.
- Rojas-Árechiga M., Vázquez-Yanez C. y Orozco-Segovia A. (1998) Seed response to temperature of Mexican cacti species from two life forms: an ecophysiological interpretation. *Plant Ecology* 135:207-214.
- Rojas-Árechiga M. y Vázquez-Yanez C. (2000) Cactus seed germination: A review. *Journal of Arid Environment* 44:85-104.
- Ruedas, M. (2003) *Análisis de la abundancia y distribución de tres especies del género Neobuxbaumia que difieren en su nivel de rareza*. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.
- Selas V. (2000) Seed production of a masting dwarf shrub, *Vaccinium myrtillus*, in relation to previous reproduction and weather. *Canadian Journal of Botany*. 78:423-429.

- Schupp E. (1995) Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany* 82:399-409.
- Steenbergh W.F. y Lowe C.H. (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 Lowe C.H. (1977) *Ecology of the Saguaro: II, Reproduction, germination, establishment, growth, and survival of the young plant*. Department of the Interior, National Park Service, Washington, D.C.
- Suzán H., Nabhan G.P y Patten D.T. (1996) The importance of *Olneya tesota* as a nurse plant in the Sonora Desert. *Journal of Vegetation Science* 7:635-644.
- Tadmor N.H., Orshan G. y Rawitz E. (1962) Habitat análisis in the Negev desert of Israel. *Bulletin of the Research Council of israel* IID:148-173.
- Turner R.M., Alcom S.M. y Olin G. (1969) Mortality of transplanted Saguaro seedlings. *Ecology* 50:835-844.
- Valiente-Banuet A. y Ezcurra E. (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 A., Bolongaro-Crevena A., Briones O., Ezcurra E., Rosas M., Nuñez H., Barnard G. y Vázquez E. (1991) Spatial relationship between cacti and nurse shrubs in a semi-arid environment in central Mexico. *Journal of Vegetation Science* 2:15-20.
- Valiente-Banuet A., Rojas-Martínez A., Arizmendi M.C. y Dávila P. (1997) Pollination biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalaensis* y *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, central Mexico. *American Journal of Botany*. 84:452-455.
- Valverde T., Quijas S., López-Villavicencio M. y Castillo S. (2004) Population dynamics of *Mammillaria magnimamma* Haworth, (Cactaceae) in a Mexican lava-field. *Plant Ecology* 170:167-184.
- Yair A. y Shachak M. (1987) Studies on water shed ecology of an arid area. En: L. Berkofsky y M.g. Húrtele (eds), *Progress on desert research*. Rowmanand Littlefield, Totowa. pp 145-193.
- Yeaton R.I. (1978) A cyclical relationship between *Larrea tridentata* and *Opuntia leptoculis* in the northern Chihuahuan Desert. *Journal of Ecology* 66:651-656.

-
- Zavala-Hurtado A. y Díaz-Sólis A. (1995) Repair, growth, age and reproduction in the giant columnar cactus *Cephalocereus columna-trajani* (Karwinski ex. Pfeiffer) Schumann (Cactaceae). *Journal of Arid Environment* 31:21-31.
- Zar J.H. (1996) *Biostatistical analysis*. Prentice Hall. New Jersey, 718 pp.

Capítulo IV

Comparative demographic analysis of three *Neobuxbaumia* species (Cactaceae) with differing degree of rarity.

Enviado como: Ligia Esparza-Olguín, Teresa Valverde and María C. Mandujano.
Population Ecology

Abstract

In this study we use a demographic approach to analyze the differing abundance of three congeneric columnar cacti: *Neobuxbaumia macrocephala* (the rarest), *N. tetetzo* (intermediate), and *N. mezcalaensis* (the most common). Populations of these species were studied in the Tehuacan Valley (Central Mexico) over a three-year period. We employed traditional and stochastic matrix models to explore the association between particular demographic traits and the degree of rarity of each species. Most matrices showed λ values close to unity; the only exception was *N. mezcalaensis* in 2001-02 ($\lambda = 1.091 \pm 0.088$). In the three species the highest elasticity values corresponded to entries referring to the stasis of pre-reproductive plant and small adults. However, the most important differences in the λ values between years and species were associated with variation in fruit production and seedling recruitment. Stochastic population growth rates (λ_s) were all significantly above unity. *Neobuxbaumia mezcalaensis* yielded the highest λ_s due to its high fecundity in 2001-02. These results suggest that the variation in demographic behaviour observed between species is sufficient to explain the higher abundance of *N. mezcalaensis* compared to the rare *N. macrocephala*. Our results contradict the emergent view of conservation biology that high variance in demographic rates may increase the risk of population extinction. Here variance in reproductive performance favour population persistence. The interaction between life history and demographic variability may allow *N. mezcalaensis* to be positively influenced by good years but only marginally influenced by bad ones.

Key words: Arid environments, columnar cacti, matrix models, storage effect, stochastic analysis, reproductive variability.

Introduction

The study of rarity as a biological phenomenon is at the core of ecological theory since it addresses the causes that limit the abundance and/or distribution of certain species. Additionally, it is central to conservation biology since rare species have higher extinction probabilities than common ones, thus highlighting the need to deepen our insight into the causes of rarity in order to develop appropriate management and protection plans for threatened species (Gaston 1994; Schemske *et al.* 1994; Bevill & Louda 1999). Although quite a number of papers have been published on the subject of rarity in the last decades, few common traits have been found among rare species (Esparza-Olguín 2005), and this apparent lack of general trends has left us rather discouraged regarding our possibility of understanding the underlying causes of rarity (Rabinowitz 1981; Gaston 1994; Kunin & Gaston 1997; Bevill & Louda 1999). Many rare species have been studied from different points of view, covering issues in demography, genetics,

physiology, biogeography, biotic interactions, reproductive biology, and conservation, among others (Prober & Austin 1990; Menges 1990; Shmalzel *et al.* 1995; Fisher & Matthies 1998; Wong & Sun 1999; Esparza-Olguín *et al.* 2002). Yet, instead of effectively contributing to deepen our understanding regarding the causes of rarity, the large collection of published material on single-species study cases may easily lead us to miss the forest for the trees. It would appear that a common conceptual framework on which to analyze the available information is still to emerge.

An important contribution to the study of rarity was Rabinowitz's (1981) recognition of three main aspects involved in the identification of rare species: 1) habitat specificity, 2) geographic distribution range, and/or 3) population density. The rarest species are limited in all three respects, i.e. they are specific to one particular habitat type, have narrow distribution ranges and show low population numbers. Other rare species may be limited in only one or two of these aspects, resulting in different types of rarity (Rabinowitz 1981; Rabinowitz *et al.*

1986). These ideas have been pivotal in our understanding of rarity as a multidimensional phenomenon that must be addressed from different perspectives. Here we propose that a different set of conceptual tools should be used in addressing each of the three aspects of rarity recognized by Rabinowitz (1981).

- 1) A species' habitat specificity may be studied by analyzing the ecophysiological traits which enable it to occupy and successfully exploit certain habitats, while being at a disadvantage in others; in particular, physiological responses of early life-cycle stages to different environmental conditions are likely to strongly influence habitat preference and degree of specificity.
- 2) On the other hand, metapopulation theory may be useful in offering some understanding of a species' geographic distribution range by looking at the factors that affect the foundation and extinction of local populations at a regional scale (Carter & Prince 1981; Hanski 1989); in this context, the study of seed dispersal is fundamental.
- 3) Finally, the use of demographic analyses appears appropriate for addressing questions regarding population numbers; in fact, demographic studies have often

been acknowledged as potentially important tools for increasing our insight into the causes of rarity (Lande 1988; Gaston 1994; Schemske *et al.* 1994; Bevill & Louda 1999). In this paper we offer an example of this latter approach by analyzing the population dynamics of three cactus species along a rarity gradient. We aim to identify general demographic traits accounting for the differences in the abundance patterns between the rare and the more common species. An additional significant aspect of our study system is that the three species studied belong to the same genus. The advantage of comparative studies on congeneric or closely related species is that they maintain the phylogenetic effect to a minimum when contrasting particular life history traits (Harvey & Pagel 1991; Silvertown & Dodd 1996; Esparza-Olguín 2005). This comparative approach to the analysis of plant rarity has seldom been used in the context of plant demography (but see Fielder 1986, 1987; García *et al.* 2002 for exceptions).

Most of the recent studies analyzing the demography of plant species have used transition matrix models (e.g. van Groenendael & Slim

1988; Menges 1990; Horvitz & Schemske 1995; Oostermeijer *et al.* 1996; Valverde & Silvertown 1998; Mandujano *et al.* 2001). These models constitute a powerful analytical tool since they allow the projection of the potential fate of a population under different theoretical scenarios, as well as the evaluation of the relative importance of the demographic processes occurring in different life-cycle stages (de Kroon *et al.* 1986; Silvertown *et al.* 1993). Although the use of this type of time-invariant, deterministic models has been helpful in addressing particular conservation issues for several rare plants (e.g. Menges 1990; Contreras & Valverde 2002; Esparza-Olguín *et al.* 2002), it remains unclear how they may contribute to our understanding of the causes of rarity. In particular, if populations of both rare and common species remain close to carrying capacity (e.g. in the absence of frequent disturbances), we would expect deterministic population growth rate to be close to unity irrespective of the level of rarity of the species involved. However, the use of stochastic matrix models, which evaluate the impact of spatial and temporal demographic

variation on long-term population dynamics (Caswell 2001; Mandujano *et al.* 2001; Picó & Riba 2002; Mondragón *et al.* 2004; Valverde *et al.* 2004), has recently demonstrated that the effect of stochasticity on the long-term fate of populations may depend on an interaction between life-history traits and sensitivity to environmental variance, which may lead to counter-intuitive results regarding potential abundance patterns (Higgins *et al.* 2000). In this context, stochastic demographic analyses may indeed contribute to our understanding of the causes of rarity, at least in the aspect concerned with limitation in population numbers.

In this study we analyze the demographic behaviour of three columnar cactus species that differ in their degree of rarity. *Neobuxbaumia macrocephala* (F.A.C. Weber) Dawson is the rarest of the three, followed by *N. tetetzo* (Coulter) Backeberg, and finally by *N. mezcalaensis* (Bravo) Backeberg, which shows a broader distribution range and higher overall population densities compared to the other two (Fig. 1, Table 1). We studied one population of each species over a three-year period (but five years in the case of *N.*

macrocephala - see below) by analyzing yearly transition matrices. The latter were also used to perform long-term numerical simulations using the stochastic approach originally developed by Cohen (1979) and later elaborated by other authors (Bierzychudek 1982; Caswell 2001; Tuljapurkar 1989, 1997; Eriksson 1994; Nakaoka 1996; Mandujano *et al.* 2001; Picó & Riba 2002; Mondragon *et al.* 2004; Valverde *et al.* 2004). We aimed to answer the following questions: i) are any particular demographic traits associated with the

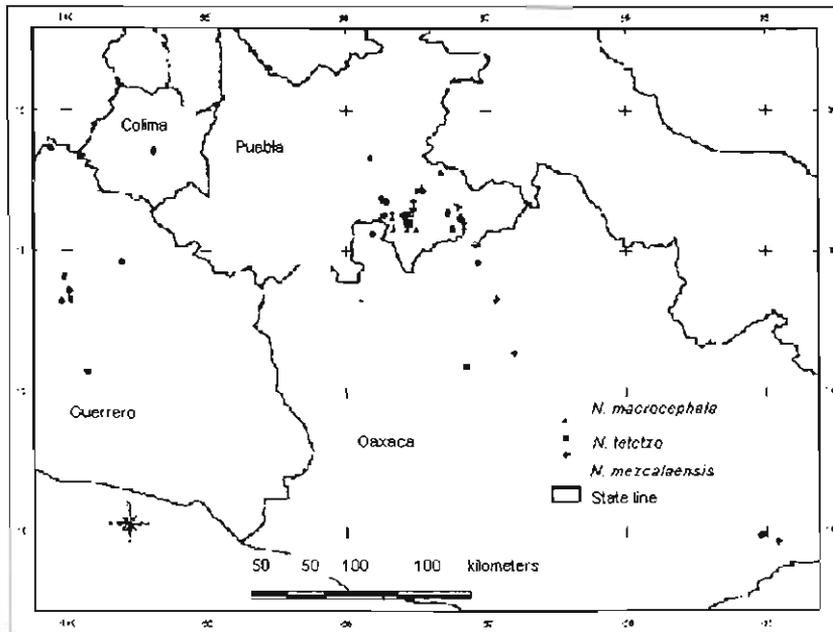
different levels of rarity displayed by these species?; ii) how does demographic behaviour vary through time (i.e. three to five years) for each species?; iii) when incorporating stochasticity, what are the potential long-term consequences of the observed short term demographic behaviour for each species? We expect that the answers to these questions will contribute to our understanding of the mechanisms that effectively limit population numbers, thus deepening our insight into the demographic causes of rarity.

Table 1. Ecological features of the three *Neobuxbaumia* species studied. 1= *N. macrocephala*; 2 = *N. tetetzo*; 3 = *N. mezcalaensis*.

Sp.

1	Xerophytic shrubland and tropical dry forest	Tehuacan Valley	129 a 200	<i>Leptonycteris curusoae</i> , <i>L. nivalis</i> , <i>Choeronycteris mexicana</i> .	Narrow distribution range; low densities; high habitat specificity
2	Xerophytic shrubland and tropical dry forest	Tehuacan-Cuicatlan region	1200 a 1800	<i>Leptonycteris curusoae</i> , <i>Artibeus jamaicensi</i> , <i>Choeronycteris mexicana</i> .	Narrow distribution range; high densities; high habitat specificity
3	Thorny shrubland and tropical dry forest	Tehuacan-Cuicatlan region and River Balsas Basin	1000 a 1680	<i>Leptonycteris curusoae</i> , <i>L. nivalis</i> , <i>Choeronycteris mexicana</i> .	Large distribution range; high densities; high habitat specificity

A)



B)

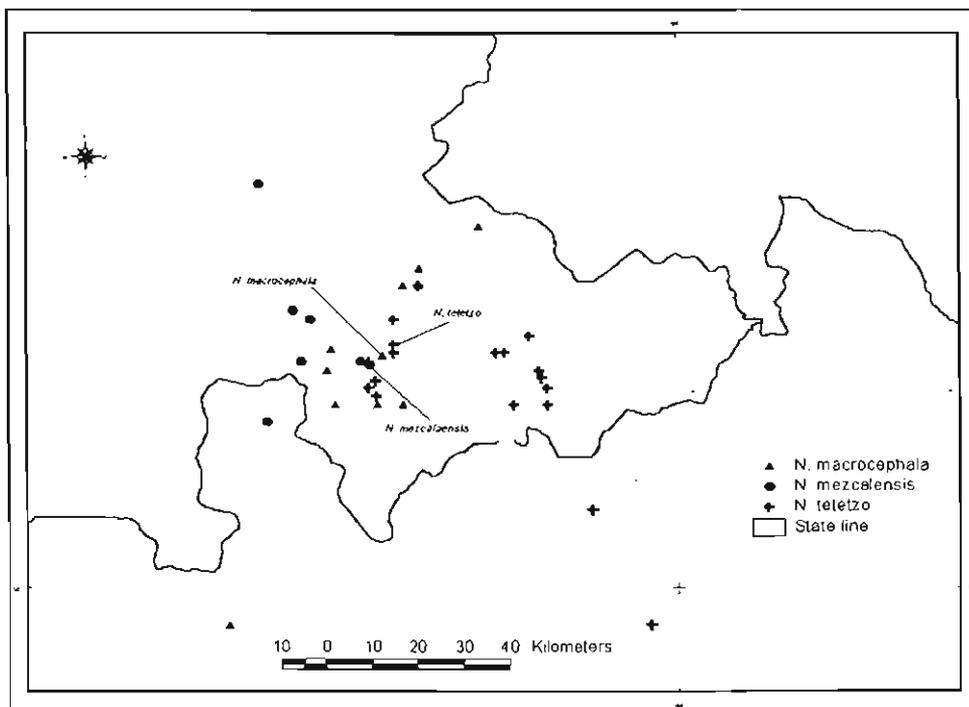


Figure 1. A) General distribution of the three *Neobuxbaumia* species. B) Location of particular populations studied.

Materials and methods

The study site: This study was carried out near Zapotitlán Salinas, in the Mexican State of Puebla (18°20'N, 97°28'W). The Zapotitlán Salinas area is part of the Tehuacán Valley, which is in turn contained within the Tehuacán-Cuicatlán Biosphere Reserve, in Central Mexico. This reserve is well known for its high diversity of cacti and other succulents, as well as its elevated number of endemic plant species (Zavala-Hurtado 1982; Dávila-Aranda *et al.* 1995). The Zapotitlán Salinas area has a sub-arid climate with an annual mean temperature of 18-22°C, and annual total rainfall of ca. 400 mm, 70% of which falls during the rainy season, between June and September (Zavala-Hurtado 1982; Zavala-Hurtado & Díaz-Solís 1995). The soils at this area are calcareous, rocky and shallow, with low organic matter content (8.87%) and extremely low fertility (P: 7 ppm, K: 0.76 ppm, Ca: 39.28 ppm, N: 0.27% - Ruedas 2003). The vegetation at the area is a xerophytic shrubland dominated by

columnar cacti such as *Myrtillocactus geometrizans* (C. Mart.) Console, *Cephalocereus columna-trajani* (Karw.) Schuman, and the three *Neobuxbaumia* species included in this study. Also globose and barrel-like cacti such as *Mammillaria* sp., *Echinocactus* sp., *Coryphanta* sp., and *Ferocactus* sp., as well as other succulents such as *Agave* sp., *Yucca periculosa* Baker, and *Beaucarnea gracilis* Lem. are abundant. Other important physiognomic elements are shrubs and small trees such as *Cercidium praecox* (Ruíz & Pav.) Harms, *Prosopis laevigata* (Humb. & Bonpl. Ex. Willd) M.C. Johnst., *Acacia* sp., and *Mimosa* sp.; these pioneer species colonize open spaces and constitute nurse plants for many cacti and other succulents (Valiente-Banuet & Ezcurra 1991; Godínez-Álvarez *et al.* 1999; Ruedas 2003). The three *Neobuxbaumia* species studied occupy slightly different environments within the study area (Ruedas 2003). Thus, a different location was chosen to study the population dynamics of each species,

although the three sites were relatively close to each other (3 - 14 km apart, Fig. 1).

The species: *Neobuxbaumia mezcalaensis* is a non-branching columnar cactus that may reach over 10 m in height. It flowers between April and June. Its flowers are borne all along the stem and are white in color. Its fruits are greenish to reddish (Arias-Montes *et al.* 1997; Valiente-Banuet *et al.* 1997). According to its high population densities and relatively broad distribution range, this species may be considered as the most common of the three included in this study (Fig. 1, Table 1).

Neobuxbaumia tetetzo is a branching columnar cactus that reaches about 15 m in height. It flowers between May and July. Its flowers are produced on branch tips and are white in color; fruits are green and fleshy (Arias-Montes *et al.* 1997; Godínez-Álvarez *et al.* 1999). This species is usually found forming dense populations; yet, its distribution range is narrower than that of *N. mezcalaensis* (Fig. 1), thus we consider it as having an intermediate level of rarity (Table 1).

Neobuxbaumia macrocephala is a branching columnar cactus that may also reach ca.15 m in height. Branch tips bare a reddish pseudo-cephalium from which purple flowers emerge in late spring. Fruits are also purple in color and ripen early in the summer (Arias-Montes *et al.* 1997; Valiente-Banuet *et al.* 1997). This species is found only in the Tehuacán Valley where it generally forms sparse populations. Due to its low population numbers and narrow distribution range, this species is considered the rarest of the three included in this study (Fig. 1, Table 1).

The seeds of these *Neobuxbaumia* species are dispersed by bats and birds (Valiente-Banuet *et al.* 1997; Godínez-Álvarez *et al.* 1999); yet, germinability is neither decreased nor stimulated by the acid environment presumably experience by seeds in their dispersers gut (Godínez-Álvarez and Valiente-Banuet 1998; Ramírez-Padilla & Valverde 2005). However, this type of biotic seed dispersal may favour germination and seedling establishment by allowing the seeds to reach microenvironments under the shade of nurse plants, where the success of these life-cycle stages is enhanced (Valiente-

Banuet & Ezcurra 1991; Godínez-Álvarez *et al.* 2002). The long flight distances of these dispersal vectors (bats also acting as pollinators) has allowed little genetic differentiation between populations within each species (Esparza-Olguín, unpublished). This feature suggests that dispersal limitation is not responsible for their distribution limits. In addition, since individuals of the three species are very long lived (reaching >300 years old) and populations occupy large continuous areas with no clear-cut boundaries, it remains unclear whether local population formation and extinction (i.e. metapopulation dynamics) play any relevant role in the species' differing level of rarity.

Fields methods: At each location we set

permanent transects in which all *Neobuxbaumia* individuals were located; a metal tag with an ID number was attached to each plant. The number and size of permanent transects varied between sites, depending on population density. Their aim was to function as a grid in which individual plants could be allocated X and Y coordinates to allow relocation during the study period. In summer 1999 ca. 350 individuals were tagged in each population. The size of each individual plant was recorded at the beginning of the study by measuring stem length with a measuring rod. In the case of branching plants, we marked and measured each branch individually. We added up the stem lengths of all the stems in a plant to obtain total plant size, and used this variable to categorize plants in size classes (Table 2).

Table 2. Size categories (in relation to total plant length, given in cm) used to describe the demography of *Neobuxbaumia macrocephala*, *Neobuxbaumia tetetzo* and *Neobuxbaumia mezcalaensis*.

Category	<i>Neobuxbaumia macrocephala</i>	<i>Neobuxbaumia mezcalaensis</i>	Life-cycle stage
	<i>Neobuxbaumia tetetzo</i>		
1	0 – 1	0 – 1	Seedlings
2	1.1 – 5	1.1 – 5	
3	5.1 – 15	5.1 – 15	
4	15.1 – 45	15.1 – 45	Juveniles
5	45.1 – 120	45.1 – 120	
6	120.1 – 200	120.1 – 200	
7	200.1 – 500	200.1 – 350	
8	500.1 – 900	350.1 – 550	Adults
9	900.1 – 1300	550.1 – 750	
10	> 1300	> 750	

In summer 2000, 2001 and 2002 populations were visited and plants were relocated and measured again. Size-specific survival and growth probabilities were calculated from the proportion of individuals in each size class that died, remained in the same size class or grew to the following size class from one year to the next. Fecundity was given in ‘seedling’ units, since our observations suggest that the seeds produced during each summer (i.e. the rainy season) do not accumulate for long periods in the soil but rather germinate within a few weeks or die. Thus, size-

specific fecundities were estimated through the combination of two parameters: a) observations on fruit and seed production, and b) seed germination experiments (since naturally germinating seeds and emerging seedlings were very difficult to observe due to their small size and low frequency in natural conditions), as detailed in the following paragraphs.

The number of fruits produced per plant was evaluated each year during the reproductive season (i.e. April - August) through monthly counts. The mean number of seeds per fruit was

determined from a collection of ca. 20 fruits per species each reproductive season.

Seed germination experiments were carried out in August 2000 and 2001 in each of the study sites. In August 2000, 20 batches of 25 seeds were planted in the field. Each batch of 25 seeds was sown within a mesh cylinder (20 cm in diameter, 5 cm tall) partially sunk in the ground to allow relocation; the effect of the cylinder on seed survival was considered negligible. Ten of these cylinders were set in open areas and 10 under the shade of nurse plants. Seed germination was followed daily for the first 10 days and then monthly for three months. Given a high seed availability in 2001 (Esparza-Olguín & Valverde 2003), 75 seeds were used in each of the 20 seed batches sown in the field for each species in August 2001. Again in this second year 10 batches were sown in open areas while the remaining 10 were sown under the shade of shrubs, and seed germination was followed daily for the first 10 days and then monthly for the following three months. Seed germination probability for each species was obtained from these experiments, averaging the results of the

two treatments (i.e. in the open and under a nurse plant). By planting half of the experimental seeds in open areas and half under the shade of nurse trees we assumed that the chance of a seed falling in either of these microenvironments is equivalent, which is a reasonable assumption considering that indeed, ca. 50% of the area is covered by vegetation.

As seedlings are extremely rare in the three populations studied, we estimated seedling survival probabilities from one year to the next from seedling survival experiments carried out in 2000 and 2001. We germinated seeds of each *Neobuxbaumia* species in a greenhouse in May of each year, and introduced the resulting seedlings to the field in August, when they were two months old. In August 2000 we introduced 100 seedlings of each species to their corresponding site; we planted 10 groups of 10 seedlings each, five of these under the shade of shrubs and five in open areas. To allow relocation, seedlings were planted within the same type of mesh cylinders used for the germination experiments. Seedling survival was followed monthly for a year. In August 2001 we carried out a similar

experiment, but in this case we used 12 groups of 36 seedlings each for *N. macrocephala* and *N. mezcalaensis*, and 12 groups of 30 seedlings each for *N. tetetzo*. To calculate the relevant matrix entries, the results of the two treatments (i.e. under nurse plants and in open areas) were averaged. We are aware that by planting two-month old seedlings in these experiments, we were unable to evaluate the extent of the mortality risk during the very early stages of seedling growth; thus, the seedling survival probabilities reported here must be somewhat overestimated.

Population projection matrices: We built three population projection matrices (periods 99-00, 00-01, and 01-02) for each of the studied species. As mentioned above, transition probabilities among size classes were estimated as the relative frequencies of each observed transition from one year to the next. In some cases (*N. macrocephala* 00-01, *N. tetetzo* 99-00, 00-01, and *N. mezcalaensis* 99-00, 00-01, 01-02) no deaths were observed in the largest size classes. The relevant matrix entries were thus calculated as the inverse of category length (in years), estimated according to

the observed annual growth rate, as detailed by Enright & Ogden (1979). Given the growth form of columnar cacti, we may assume that plant size (as measured here) is directly related to age; thus, our calculation of mortality rates for the largest size categories using the estimation of category length obtained from annual growth rates may be considered reliable.

Fecundity entries were calculated by multiplying the mean number of seeds produced per individual by the probability of seed germination obtained from the seed germination experiments described above. The probabilities of seedling survival for the 99-00 and 00-01 matrices were obtained from the seedling survival experiments set during the summer of 2000, while the results of the experiment that started in the summer of the 2001 were used to calculate the 01-02 matrices.

Population growth rate (λ); stable size-class distributions and size-specific reproductive values were calculated through the power method. The 95% confidence intervals for λ were calculated using the analytical method proposed by Álvarez-Buylla & Slatkin (1994). Elasticity matrices were

calculated as described by de Kroon *et al.* (1986). Finally, from the three annual matrices obtained per species, we calculated average matrices, as well as the coefficient of variation (CV) of the different matrix entries; the latter allowed us to identify the entries that varied the most between years, which may be considered responsible to a large extent for annual variation in λ values (Picó & Riba 2002). For *N. macrocephala*, in addition to the three matrices reported here, we also incorporated to this analyses (and to the stochastic simulations reported below) two other annual transition matrices which were published in a previous paper (Esparza-Olguín *et al.* 2002). These matrices (corresponding to 97-98 and 98-99) have the same dimensions and were built in exactly the same way as the ones reported here.

Stochastic simulations: In order to evaluate the potential long-term consequences of the annual variation in demographic behaviour observed over the study period, we performed stochastic simulations using the various transition matrices available for each species ($n = 3$ for *N. tetetzo* and *N.*

mezcalaensis, and $n = 5$ for *N. macrocephala*). The simulation method applied was based on the random selection of one matrix from a pool of matrices for each species at each time step (i.e. for each matrix iteration – Caswell 2001). We carried out two simulation exercises: a) in the first case all matrices in the pool were sampled with the same probability (0.333 for the matrices of *N. mezcalaensis* and *N. tetetzo*, and 0.20 for those of *N. macrocephala*); b) in the second case we weighted the probability of picking each matrix according to its probability of representing the population dynamics each particular year, which was estimated from the weather records of the study years compared with those of the last 30 years (Valverde *et al.* 2004). Considering that this latter procedure was based on very few data points ($n=3$ for *N. tetetzo* and *N. mezcalaensis*, and $n=5$ for *N. macrocephala*), the allocation to either distinct or equal probabilities to the different matrices may be considered equally arbitrary. Thus, here we focus only on the first simulation exercise referred to above. The methods and the results of simulation exercise b are detailed in Appendix 3.

The stochastic simulations were run using an Excel Macro. For each species we ran 30 series of 1000 matrix iterations each. For each series we plotted the natural logarithm of population size against time (i.e. 1000 simulated years) and fitted a linear regression line to calculate the intrinsic rate of population increase (r) as the slope of the fitted line. The λ value yielded per series was calculated as $\lambda = e^r$ (Bierzychudek 1982; Mondragón *et al.* 2004; Valverde *et al.* 2004). The stochastic population growth rate, λ_S , reported for each species represents the average λ value of 30 such series. The regression procedure followed to calculate λ values yielded similar results as the method proposed by Caswell (2001), i.e. using the mean of $\log_{10}(N_{t+1}/N_t)$ to calculate λ ; yet, we observed that the regression method accounted more accurately for the overall increasing or decreasing trend followed by population numbers.

To evaluate the extinction probabilities for each population we ran 100 series of 1000 iterations and analyzed the proportion of these that lead to extinction (i.e. population size dropping below one individual).

Results

Seed germination and seedling establishment

During the summer of 2000 the number of seeds that were observed germinating in the field experiments was very low for the three *Neobuxbaumia* species studied (Table 3). In all three cases the difference between germination percentage in exposed and shaded microsites was not statistically significant (*N. macrocephala*: $t = 1.865$, d.f. = 9, $P = 0.095$; *N. tetetzo*: $t = 0.430$, d.f. = 9, $P = 0.667$; *N. mezcalaensis*: $t = 0.799$, d.f. = 9, $P = 0.445$). In 2001 germination percentages were higher than in the previous year for all species (Table 3). For *N. macrocephala*, 28 out of 250 seeds germinated in shaded microsites, while only seven out of 250 germinated in exposed microsites; this difference was marginally significant ($t = 1.982$, d.f. = 9, $P = 0.079$). In the cases of *N. mezcalaensis* and *N. tetetzo*, the difference between germination percentages in exposed and shaded microsites was statistically significant this year ($t = 3.363$, d.f. = 9, $P = 0.008$, and $t = 2.667$, d.f. = 9, $P = 0.026$, respectively). The higher germination

percentages obtained this year for *N. mezcalaensis* and *N. tetetzo* compared to the ones observed in 2000 determined in part the high fecundity values of the 01-02 matrices (see Appendix 1). These

relatively high fecundity values were also accounted for by a higher fruit production in all three species during 2001 compared to the other years (Esparza-Olguín & Valverde 2003).

Table 3. Mean germination percentages (\pm standard deviation) obtained in the field experiments during the summers of 2000 and 2001 for the three species studied.

	Year	<i>Neobuxbaumia macrocephala</i>	<i>Neobuxbaumia mezcalaensis</i>	<i>Neobuxbaumia tetetzo</i>
<u>Exposed microsites</u>				
	2000	0.4 \pm 0.316	1.6 \pm 0.996	2.0 \pm 1.080
	2001	2.8 \pm 1.337	6.0 \pm 2.915	3.6 \pm 1.729
<u>Shaded microsites</u>				
	2000	6.0 \pm 2.273	2.4 \pm 0.843	2.8 \pm 1.494
	2001	11.2 \pm 2.7	29.2 \pm 3.234	13.6 \pm 2.171
	2000	3.2 \pm 1.735	2.0 \pm 0.889	2.4 \pm 1.273
	2001	7.0 \pm 2.337	17.6 \pm 4.223	8.6 \pm 2.300

The results of an ANOVA designed to explore the effect of 'species', 'year' and 'microsite' on seed germination percentage (arcsin transformed for linearity) indicated that

the effect of the three factors was significant, as well as the interaction between species and year, which indicates that the effect of 'year' was not the same for all species (Table 4).

Table 4. Results of the ANOVA performed to test the effect of species, year, and microsite (shaded vs. exposed) on the germination percentages obtained in the field experiments. Figures in bold represent significant effects.

Factor	MS	d.f.	F	p
Specie	0.027	2	4.424	0.0142
Year	0.219	1	35.583	0.0000
Microsite	0.199	1	32.325	0.0000
Specie x year	0.039	2	6.335	0.0025
Specie x microsite	0.012	2	1.931	0.1500
Year x microsite	0.098	1	16.063	0.0001
Specie x microsite x year	0.025	2	4.068	0.0198

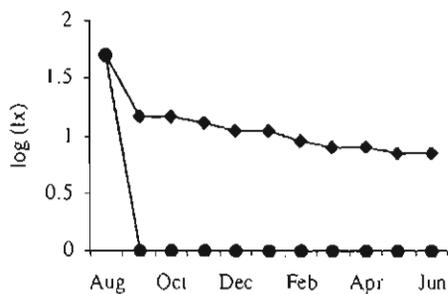
In 2000 we observed a significantly higher seedling mortality in the exposed than in the shaded microsites in all three species (Fig. 2a). All *Neobuxbaumia macrocephala* seedlings planted in the exposed microsite died within the first month; 100% mortality in these microsites was reached after two months in *N. tetetzo* and after six months in *N. mezcalaensis*.

In contrast to these results, seedling survival did not differ significantly between shaded and exposed microsites in 2001 (Fig. 2b). Yet, 100% mortality in the exposed microsites was reached after seven months in *N. tetetzo*, while for the other two species some seedlings were still alive in these microsites after nine month.

Figure 2. Survivorship curves ($\log I_x$) for the seedling cohorts introduced to the field in exposed () and shaded () microsites in a) summer 2000 and b) summer 2001. The values of LR given below each graph correspond to the log-likelihood ratio obtained from the comparison of the pair of curves in each graph.

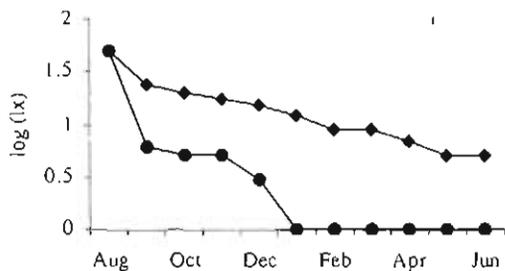
a)

Neobuxbaumia macrocephala



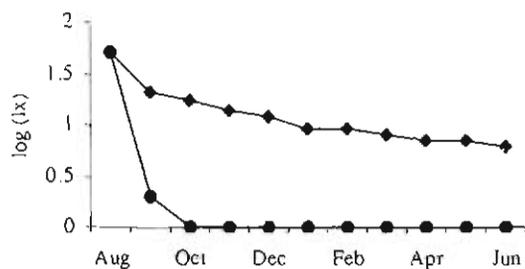
LR= 93.355, d.f.= 1, p<0.0001

Neobuxbaumia mezcalaensis



LR= 9.633, d.f.= 1, p= 0.0019

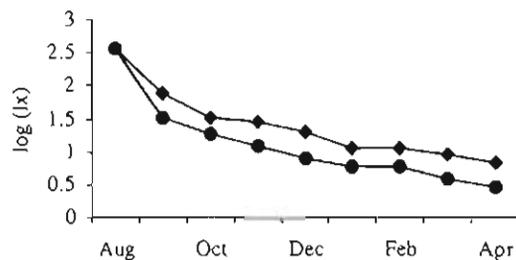
Neobuxbaumia tetetzo



LR= 49.399, d.f.= 1, p< 0.0001

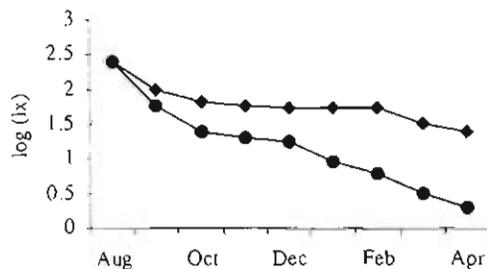
b)

Neobuxbaumia macrocephala



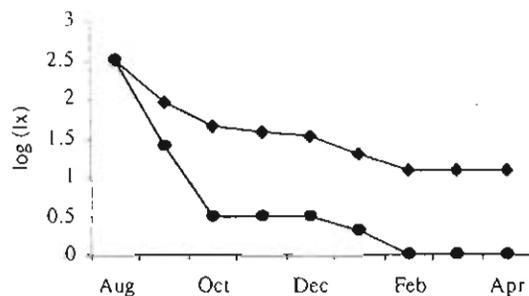
LR= 0.658, d.f.= 1 p= 0.4173

Neobuxbaumia mezcalaensis



LR= 2.519, d.f.= 1, p= 0.1903

Neobuxbaumia tetetzo



LR= 1.134, d.f.= 1, p= 0.2869

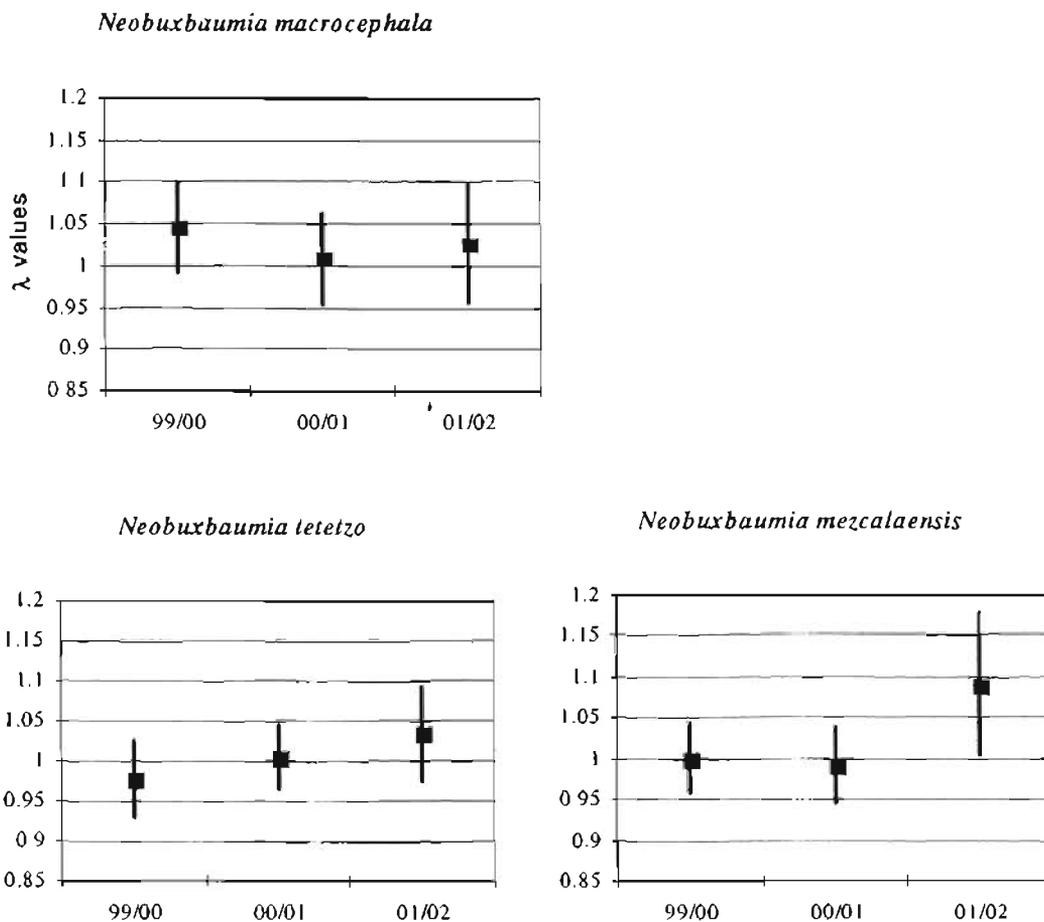
Population dynamics

The three yearly transition matrices built for *N. macrocephala*, *N. tetetzo* and *N. mezcalaensis* are reported in Appendix 1. These show several features that are shared by all three species in the three study periods; for instance, in all cases fecundity increased and mortality decreased with increasing plant size, thus, seedlings showed the highest mortality rate, whereas all adult categories showed very low mortality. In fact, in the case of *N. mezcalaensis* the largest size category showed no mortality at all during the whole study period (from 1999 to 2002), while for *N. tetetzo* the death of the largest adults was observed only in 2002; finally, mortality of *N. macrocephala* individuals in the largest size category was observed in 2000 and 2002 (the observation period for this species covering from 1997 to 2002).

Another common feature for all species and years was the slow individual growth rate, which was noticeable in the higher values of the entries corresponding to stasis or persistence in the same size category compared to values corresponding to

growth (Appendix 1). All these features are also apparent in the average matrices reported in Table 5; entries in these matrices are mean values of the three yearly transition matrices (five in the case of *N. macrocephala*) and thus incorporate the effect of temporal demographic variation. According to the λ_A values obtained from these average matrices, the populations of *N. macrocephala* and *N. tetetzo* are close to the numerical equilibrium; however, the λ_A value of the *N. mezcalaensis* matrix suggest a growing population, i.e. λ_A is significantly above unity (Table 5). This stems from the fact that population growth rates obtained from annual transition matrices were close to unity in most cases (Fig. 3), with the only exception of the *N. mezcalaensis* matrix corresponding to the period 01-02, which showed a λ value significantly above unity (Fig. 3, Appendix 1). This was mainly a result of the high fecundity values and high seedling survival probability observed in this species during this period (Appendix 1).

Figure 3. Population growth rates (λ) (with 95% confidence intervals) for the three populations studied from 1999 to 2002.



Population growth rate values obtained from average matrices show an interesting correspondence with observed population structures (Fig. 4). The *N. macrocephala* and *N. tetetzo* populations (which show λ_A values close to unity – Table 5) show a population

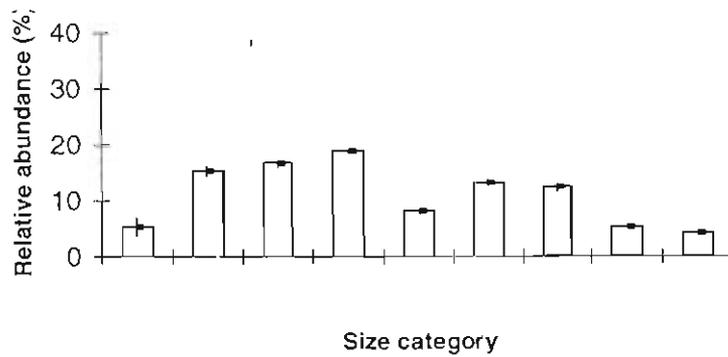
structure in which the smallest size classes have lower relative abundance compared to the intermediate ones, whereas the *N. mezcalaensis* population (with a higher λ_A value) shows a population structure that reflects a growing population, i.e. with high

relative abundance of the smallest size categories (Fig. 4). Note, however, that seedlings are not represented in the population structure histograms of figure

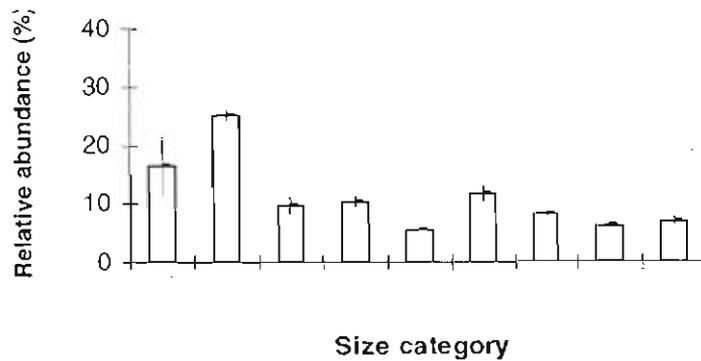
4, since no seedlings were observed in the field. This confirms that the seedling stage is an important population bottleneck for all three species.

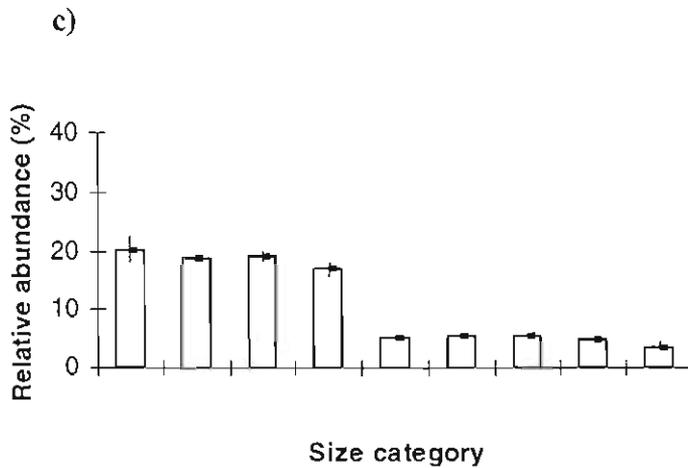
Figure 4. Mean relative abundance of individuals (\pm standard deviation) observed in each size category between 1999 and 2002 for a) *N. macrocephala*, b) *N. tetetzo* and c) *N. mezcalaensis*. Category 1 is not shown in these graphs because no seedlings were observed in the field.

a)



b)





The relevance of studying plant populations for several years is that one can have an idea not only of the way in which λ varies through time, but also of the temporal variability in particular matrix entries which are responsible for the variation in λ . This may be analyzed through the coefficients of variation (CV) of matrix entries (Table 5). These CV values were highest in matrix entries corresponding to retrogression, which was related to the fact that, in general, these particular transitions were positive in only one of the three (or five) study periods. Regarding variation in other matrix entries, the lowest CV values were observed in matrix entries corresponding to stasis, followed by those denoting growth. The transition from seedlings (category 1) to small

juveniles (category 2) was one of the growth entries that showed high CVs. This entry represents seedling establishment, which is a fundamental process driving population growth. Of the three species studied, the rarest (*N. macrocephala*) was the one that showed the highest temporal variation in this entry (basically due to the low seedling survival observed in 97-98 and 98-99 – Esparza-Olguín *et al.* 2002). Finally, fecundity entries showed very high CV values in all three species. In this case the two most common species (*N. mezcalaensis* and *N. tetetzo*) showed higher variation in fecundity through time compared to the rarest species (*N. macrocephala*), which displayed a comparatively more “stable” behaviour in relation to fecundity (i.e. fruit

production and seed germination) (Table 5).

Table 5. Average population projection matrices for each species, with their corresponding elasticity matrices and coefficients of variation (CV) for matrix entries. a) *Neobuxbaumia macrocephala* (n= 5 matrices), b) *Neobuxbaumia tetetzo* (n= 3), and c) *Neobuxbaumia mezcalaensis* (n= 3). Bold figures in elasticity matrix highlight the highest values.

a) *N. macrocephala*

Average matrix

$$\lambda_A = 1.024 \pm 0.059$$

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1							23.318	98.519	137.462	316.890
2	0.049	0.610	0.025							
3		0.218	0.732	0.012						
4			0.090	0.843	0.004					
5				0.073	0.881	0.009				
6					0.043	0.889	0.010			
7						0.055	0.908	0.022		
8							0.077	0.820	0.071	
9								0.130	0.772	0.052
10									0.157	0.889

Elasticity matrix

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1							0.002	0.003	0.003	0.009
2	0.017	0.027	0.001							
3		0.018	0.047	0.0004						
4			0.018	0.084	0.0002					
5				0.018	0.110	0.0004				
6					0.018	0.122	0.001			
7						0.018	0.157	0.002		
8							0.018	0.094	0.006	
9								0.018	0.073	0.006
10									0.015	0.097

Coefficients of variation

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1							77.99	82.45	87.61	99.65
2	58.33	25.38	68.70							
3		40.65	10.13	223.61						
4			45.07	4.48	223.61					
5				46.07	4.25	223.61				
6					63.61	4.97	137.10			
7						37.55	4.95	156.27		
8							64.84	14.57	223.61	
9								80.71	16.89	91.95

b) *N. tetetzo*

Average matrix

$\lambda_A = 1.036 \pm 0.0834$

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1							25.839	79.785	122.443	374.022
2	0.053	0.714	0.025							
3		0.110	0.862	0.012						
4			0.054	0.893	0.010					
5				0.072	0.927					
6					0.052	0.876				
7						0.104	0.962	0.026		
8							0.029	0.873	0.018	
9								0.077	0.847	0.016
10									0.068	0.936

Elasticiy matrix

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1							0.005	0.006	0.002	0.004
2	0.017	0.040	0.001							
3		0.018	0.090	0.001						
4			0.018	0.114	0.001					
5				0.018	0.149					
6					0.017	0.093				
7						0.017	0.225	0.001		
8							0.013	0.071	0.001	
9								0.006	0.029	0.001
10									0.004	0.037

Coefficients of variation

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1							173.21	172.39	165.95	162.36
2	21.65	6.91	48.00							
3		33.06	4.01	173.21						
4			35.37	8.37	173.21					
5				90.62	1.67					
6					32.05	1.92				
7						40.63	1.68	87.37		
8							3.448	9.85	173.21	
9								42.50	4.69	173.21
10									34.46	2.84

c) *N. mezcalaensis*

Average matrix

$\lambda_A = 1.087 \pm 0.0624$

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1							71.621	907.375	2079.912	2102.090
2	0.069	0.754	0.027							
3		0.132	0.853							
4			0.037	0.866	0.012					
5				0.060	0.919					
6					0.046	0.922				
7						0.078	0.915			
8							0.085	0.880		
9								0.120	0.864	
10									0.117	0.886

Elasticity matrix

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1							0.002	0.012	0.016	0.011
2	0.020	0.050	0.001							
3		0.021	0.083							
4			0.020	0.087	0.0005					
5				0.021	0.124					
6					0.020	0.125				
7						0.020	0.118			
8							0.018	0.083		
9								0.018	0.075	
10									0.011	0.051

Coefficients of variation

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1							172.89	172.71	171.43	170.94
2	48.30	13.46	69.28							
3		27.62	2.29							
4			64.58	4.81	86.71					
5				62.77	2.66					
6					41.48	3.79				
7						45.02	6.12			
8							65.63	8.32		
9								60.84	10.53	
10									87.85	4.36

Elasticity analysis

The general pattern of the elasticity matrices obtained from the average matrices was similar between species (Table 5). A common feature of

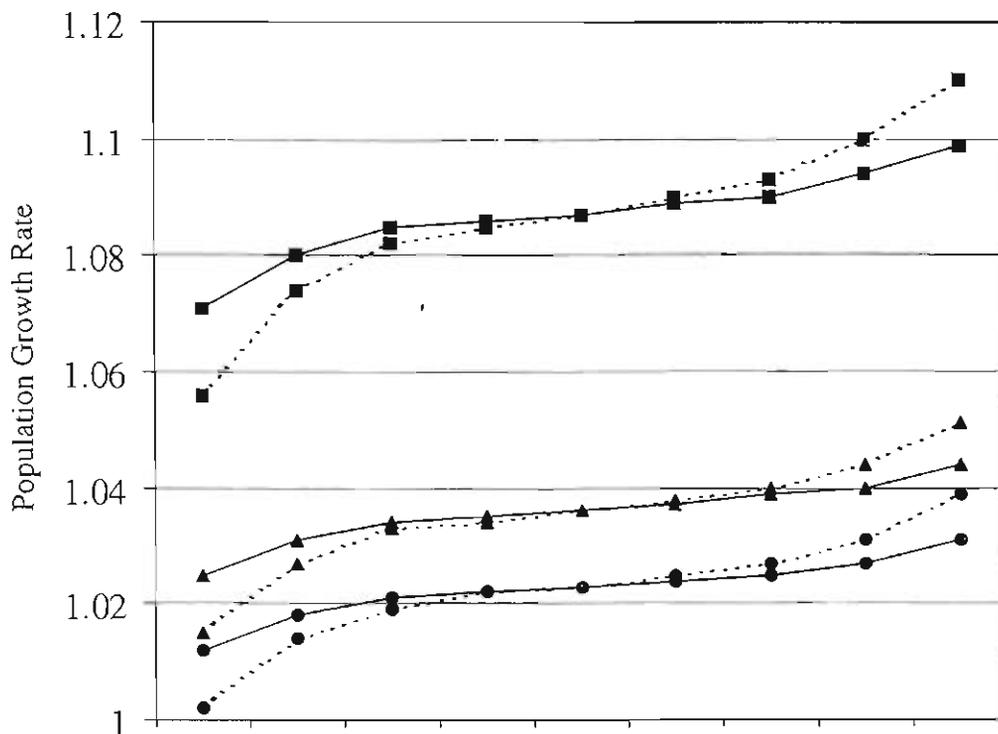
elasticity matrices was that retrogressions and fecundity elements contributed very little to population growth rate. In addition, growth transitions made only a modest

contributions to the observed λ_A value. In general, matrix entries referring to stasis showed the largest elasticity values. In all cases the highest elasticity values were found in the persistence of individuals in intermediate size categories (4, 5, 6 and 7). These trends were also apparent in the elasticity of yearly transition matrices (Appendix 2). In all cases, when the stasis elements of elasticity matrices were added up to evaluate the relative importance of this demographic process (Silvertown *et al.* 1993), it was observed to contribute with 80-90% of total elasticity in all the study periods and species (Appendix 2).

Although fecundities had low elasticity values, these entries had large CVs (Table 5). Thus, variation in

fecundity clearly has the potential to affect the λ value in an important way, as in fact corroborated by our results. Yet, fecundity entries were a combination of two different vital rates: germination success and seed production. In order to evaluate which of these vital rates made a larger contribution to population growth rate, we performed numerical simulations using the average matrices (Table 5) and modifying the value of each of these two components independently, and recording the resulting changes in λ_A . The results show that changes in germination success had a lower impact on λ_A than equivalent proportional changes in fruit production in the three species studied (Fig. 5).

Figure 5. Changes in the value of λ that resulted from increases or decreases in the different components of the fecundity values, i.e. germination success (continuous lines) and seed production (dashed lines). The proportional decrease or increase in the relevant value is indicated in the x axis; Orig. = λ value of the original (unmodified) average matrices. Circles = *Neobuxbaumia macrocephala*; triangles = *N. tetetzo*; squares = *N. mezcalaensis*.



Stochastic simulations

Stochastic population growth rates (λ_S) obtained from simulation exercise *a* (i.e. allocating the same probability of occurrence to all yearly matrices) yielded very similar values than average matrices (Table 6), which suggest that

these two ways of evaluating the potential long term effect of demographic variability are somewhat equivalent. Yet, the stochastic method provides the opportunity of analyzing transient dynamics in a meaningful way (Fig. 6), as well as weighting the

probability of occurrence of the different yearly matrices according to the frequency of presumed causal factors (see Appendix 3). The λ_S values for the three species were significantly higher than unity (Table 6). Note that the confidence intervals for the λ_S values were obtained directly from the 30 series of 1000 iterations performed for each species, which resulted in much narrower confidence intervals than in the case of the annual or average transition matrices, in which these were obtained according to the method proposed by Alvarez-Buylla & Slatkin (1994). Thus, the results of the stochastic simulations suggests that, under the demographic conditions represented by the matrices used, all three populations would show a long term increasing trend, which would

be clearest in *N. mezcalaensis*. These results were also apparent when distinct probabilities were allocated to the different yearly matrices, incorporating the potential effect of weather patterns on population dynamics (Appendix 3).

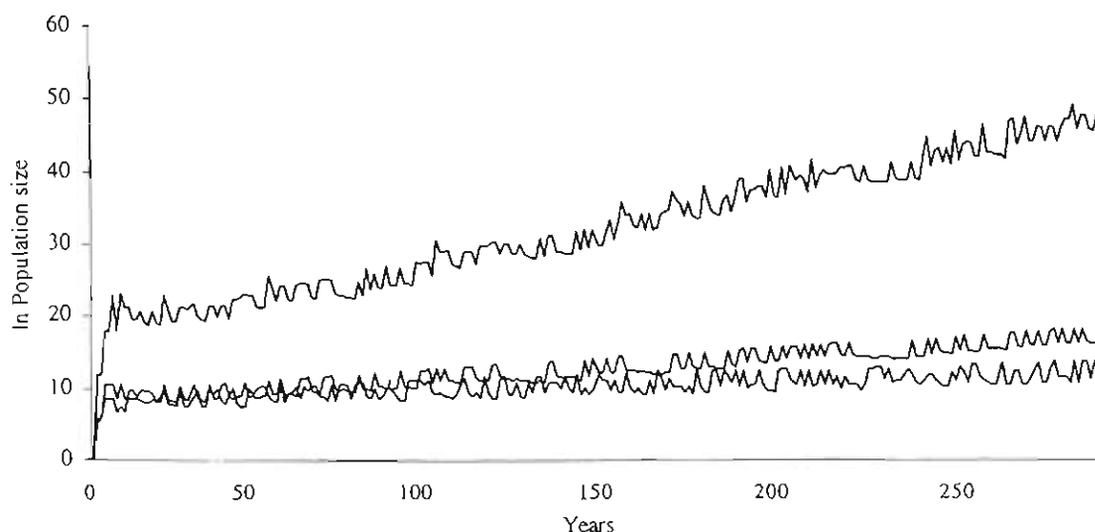
When comparing the λ_S values between species, we observed that the lowest value was yielded by the *N. macrocephala* population, while the highest one was observed in *N. mezcalaensis*. As all the λ values obtained in the series ran in the stochastic simulations were above unity, the population extinction risk for all three species was zero (Table 6). Yet, populations would be expected to fluctuate in size through time, as exemplified by the results in figure 6.

Table 6. Projected λ_s values, extinction risks, and time to extinction for the *N. macrocephala*, *N. mezcalaensis* and *N. tetetzo* populations studied. Extinction risks refers to the relative frequency with which population numbers fell below one individual among the 100 series of 1000 iterations performed for each specie. Estimated time to extinction refers to the time in which projected population size was below one individual. For λ_s , average and confidence intervals are given (n= 30 series of 1000 matrix iterations each).

	<i>N. macrocephala</i>	<i>N. tetetzo</i>	<i>N. mezcalaensis</i>
λ_s values	1.023 \pm .0008	1.037 \pm .0006	1.089 \pm .0009
Extinction risk	0.000	0.000	0.000
Time to extinction	> 1000	> 1000	> 1000

Note: These results refer to simulation exercise *a* referred to in the Methods. The results of simulation exercise *b* are reported in Appendix 3.

Figure 6. Examples of the numerical behaviour of the *N. macrocephala* (lower line), *N. tetetzo* (middle line) and *N. mezcalaensis* (upper line) populations in the stochastic simulations that incorporated yearly demographic variation (with equal probability for all yearly matrices).



Discussion

In this study we have attempted to address the causes of the differing level of rarity of three *Neobuxbaumia* species. We started by recognizing that rarity is a complex phenomenon, the explanations to which may be searched for with the aid of at least three different conceptual frameworks: ecophysiology (related to the habitat specificity aspect of rarity), metapopulation theory (the geographic distribution aspect), and demography (the abundance aspect). In this case we have focused on the latter of these

subjects, exploring the yearly variation in the population dynamics of the species studied and theoretically analyzing its long term consequences in a stochastic scenario. Despite the fact that the studied species are long-lived perennials in which relevant population processes may occur at the scale of decades (Pierson & Turner 1998), several interesting trends that appear to relate to the species' level of rarity were apparent. First of all, the only annual transition matrix with a λ value significantly above unity corresponded

to the most common species, *N. mezcalaensis* ($\lambda = 1.091 \pm 0.088$ for the 01-02 matrix). This fact determined that both the λ_A value of the average matrix and the λ_S obtained from stochastic simulations was highest for this species. Thus, the demographic results of these three years of study appear to account for the higher population densities of *N. mezcalaensis* compared with the other two species.

Secondly, several demographic features help explain the low population numbers of *N. macrocephala*: this species showed the lowest germination rates (see also Ramírez-Padilla & Valverde 2005), the highest temporal variation in seedling recruitment, the lowest variation in fecundity values, and the lowest stochastic population growth rate; in addition, adult mortality was observed in this species with a higher frequency than in the other two.

Thus, the answer to the question of whether a relationship may be expected between population growth rate and rarity seems to be affirmative in this case, although a single-year demographic analysis would have been insufficient to arrive at this conclusion, since no clear relationship between rarity

and λ was apparent within each particular year. However, the integration of the demographic variation observed over several years in the average matrices and the stochastic simulations allowed a better understanding of the causes of the differing abundance patterns between species. These results suggest that demographic variability may play a different role depending on the life-history traits of each species, resulting in differing population densities, as proposed by Higgins *et al.* (2000). We will come back to this point in the following paragraphs.

Most of the population projection matrices obtained in this study yielded a λ value statistically indistinguishable from unity. This was also the case for the two matrices previously reported for *Neobuxbaumia macrocephala* (Esparza-Olguín *et al.* 2002). Considering that the three *Neobuxbaumia* species studied are long-lived, slow growing plants, population growth rates close to unity are not a surprise (Silvertown *et al.* 1993). This type of demographic behaviour has also been found in other rare plant species and may be accounted for by high survival rates of adult plants and low recruitment due to the high

vulnerability of early life-cycle stages (Fielder 1987; Damman & Cain 1998; Contreras & Valverde 2002; Rae & Ebert 2002; Valverde *et al.* 2004). The latter was apparent in the low seed germination and seedling survival rates observed in all species.

Germination of *Neobuxbaumia* seeds is limited mainly by the poor soil moisture and high temperatures that characterize semi-arid environments (Ramírez-Padilla & Valverde 2005); even during the rainy season, the soil surface remains humid just for short periods of time after a rainfall event, decreasing dramatically in a few hours due to the intense solar radiation. When seeds are able to germinate, the resulting seedlings are highly vulnerable to drought, predation and other mortality factors (Valiente-Banuet & Ezcurra 1991; Altesor *et al.* 1993; Mandujano *et al.* 1996; Contreras & Valverde 2002; Valverde *et al.* 2004). Both seed germination and seedling survival showed low values in the three *Neobuxbaumia* species studied. The highest average values were obtained in *N. mezcalaensis* in 2001-2002 (germination percentage = 17.6%, seedling survival = 11%), which

explains in part the high λ value obtained for this species in this period. Thus, the differences in population growth rate between species and years were determined to some extent by the dynamics of the early life-cycle stages (Valverde *et al.* 2004) and were related to their level of rarity.

The high yearly variation in germination success observed in *N. mezcalaensis* was responsible, in part, for the high coefficients of variation of fecundity entries in this species. The other factor that accounted for these high CV values was the massive fruit production observed in this species during the summer of 2001 (i.e. ten times more fruits per plant compared to the other two species – Esparza-Olguín & Valverde 2003). This kind of ‘mast seeding’ phenomenon appears to be characteristic of *N. mezcalaensis*, and apparently also of *N. tetetzo*. Both local people and biologists that have studied these columnar cacti for several years, report the occurrence of reproductive periods of massive blooming followed by several years in which almost no fruits are produced (H. Godínez-Álvarez, pers. com.). During our study period we were able to witness one of these

massive fruit production events, which was particularly dramatic in *N. mezcalaensis*, while in *N. tetetzo* it was rather modest and in *N. macrocephala* it was absent (Esparza-Olguín & Valverde 2003).

Thus, in *N. mezcalaensis* the two components of fecundity (i.e. fruit production and seed germination) showed high values in 01-02, which accounted for the high λ value of the corresponding matrix; this high λ , in turn, accounted for the long term increasing trajectory of the *N. mezcalaensis* population. It follows from this that one of the features that played an important role in the theoretical long term population increase of the relatively common *N. mezcalaensis* was its high temporal variability in fecundity components (with a higher impact of fruit production – Fig. 5), whereas the rather regular reproductive pattern of the rare *N. macrocephala* resulted in lower long-term λ_S values. On the other hand, the high CV value associated with the seedling establishment success in *N. macrocephala* did not translate into such a noticeable impact on λ , since it was not accompanied by variation in fruit production and seed germination.

The above results appear to contradict one of the emergent views of conservation biology which, based on theoretical grounds, argues that high variance in demographic rates may increase the risk of population extinction (Menges 2000). Our results suggest that the opposite is the case in our study system: the relative commonness of *N. mezcalaensis* might be related precisely to the high variance observed in the different demographic processes involved in reproduction and recruitment. This possibility had been envisaged by Higgins *et al.* (2000), who reviewed several theoretical studies demonstrating that variance in recruitment rates may favour population persistence, provided life-history mechanisms that allow storage of reproductive potential across generations. In this context, the ‘storage effect’ is defined as the ability of adult plants to persist for long periods of time, thus bridging unfavourable periods. Higgins *et al.* (2000) predict that a population that is capable of storing reproductive potential will be able to increase rapidly during favourable years, thus benefiting from environmental variance. These authors conclude that

“for plants with storage (e.g. high survivorship of reproductive individuals) increasing the variance in recruitment promotes persistence” (Higgins *et al.* 2000). The three *Neobuxbaumia* species studied clearly belong to the storage category, i.e. they may live for more than 300 years and the survival probability of adult plants is very high (so high that in most cases we had to estimate it rather than calculate it from empirical observations!). However, some differences between species appear relevant in this context. First, the fact that the death of individuals in the largest size category was not observed in *N. mezcalaensis*, but occurred within our study sample in *N. tetetzo* (in 2002) and in *N. macrocephala* (in 2000 and 2002) suggests the existence of differing storage capacities between species and points towards a relationship between storage capacity and rarity. Secondly, the high variance in reproduction and recruitment displayed by *N. mezcalaensis*, combined with its high storage capacity, appear to be responsible for its enhanced population increase under the stochastic scenario considered in this study. This results from the fact that, as envisaged by

Higgins *et al.* (2000), the interaction between life history and demographic variability allows this population to be positively influenced by good recruitment years but only marginally influenced by bad years.

The previous paragraphs emphasize that high fecundity values resulted in high deterministic population growth rates. Yet, despite the clear relationship between λ and fecundity, this demographic process had low elasticity values in the three species (Table 5, Appendix 2). In general, many long-lived species and some rare plants, in which λ values are close to unity, show this type of elasticity pattern in which population dynamics appears to depend mainly on juvenile and adult survival rather than on seed production and seedling establishment (Elright & Odgen 1979; Oyama 1993; Silvertown *et al.* 1993; Álvarez-Buylla *et al.* 1996; Godinez-Álvarez *et al.* 1999; Contreras & Valverde 2002; Esparza-Olguín *et al.* 2002; Rae & Ebert 2002; Valverde *et al.* 2004). Yet, it is important to bear in mind that large variations in a demographic transition with a low elasticity value may have a greater impact on λ than small variations in a

demographic transition that has a larger elasticity (Silvertown *et al.* 1996; Ehrlén & van Groenendael 1998; de Kroon *et al.* 2000).

The results of the stochastic simulations presented here correspond to a numerical exercise in which all matrices were allocated the same probability of occurrence. However, this scenario is somewhat unrealistic, considering that ‘good’ and ‘bad’ years occur with contrasting probabilities in semi-arid ecosystems (Mondragón *et al.* 2004; Valverde *et al.* 2004). A second simulation exercise took into account this considerations (see Appendix 3 for details). The results indicate an even more pronounced difference in the long-term population trajectories between the relatively common *N. mezcalaensis* and the rare *N. macrocephala*. This was related to the fact that, in *N. mezcalaensis*, the frequency of years in which a high λ value would be expected was higher compared to the frequency of years with lower λ . Contrastingly, in *N. macrocephala* the opposite pattern was observed: the years associated with low λ values were the most frequent according to the weather records (Appendix 3). A further explanation for

the contrasting level of rarity of these species could be related to this type of phenomenon, which would not be immediately apparent when analyzing the results of annual matrices alone, or even when incorporating demographic variability through average matrices or ordinary stochastic simulations. This emphasizes the need for studying the temporal variation in demographic patterns, as well as the potential causal factors (e.g. weather variables) of such variation.

Acknowledgements

We are grateful to Mariana Hernández, Pedro Eloy Mendoza, Marcela Ruedas, Cynthia Ramírez, Oswaldo Núñez, Rocío Bernal, Vania Jiménez, Laura Hernández, Elena Vilchis, Eduardo Martínez, Octavio Esparza and Abraham Martínez, for valuable assistance during field work. We thank Marco Antonio Romero for help with computer analysis. The maps in Figure 1 were supplied by Eduardo Martínez (CONABIO-MEXU database). We thank Dr. Luis Eguiarte for helpful suggestions and comments during the development of this study. We also thank Dr. Hans de Kroon for having called our attention about the paper by Higgins *et al.* (2000). The first author received a PhD studentship from CONACyT-Mexico during the course of this study.

References

- Álvarez-Buylla E, Slatkin M (1994) Finding confidence limits on population growth rates: three real examples revisited. *Ecology* 75: 255-260.
- Álvarez-Buylla E, Garcia-Barrios R, Lara-Moreno C, Martínez-Ramos M (1996) Demographic and genetic models in conservation biology: applications and perspectives for tropical rain forest tree species. *Ann Rev of Ecol Syst* 27: 387-421.
- Altesor A, Ezcurra E, Silva C (1993) Changes in the photosynthetic metabolism during the early ontogeny in four cactus species. *Acta Oecol* 13: 777-785.
- Arias-Montes S, Gama-López S, Guzmán-Cruz LU (1997) Flora del Valle de Tehuacan-Cuicatlán. Fascículo 14. Cactaceae A.L. Juss. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Bevill RL, Louda SM (1999) Comparisons of related rare and common species in the study of plant rarity. *Cons Biol* 3:493-498.
- Bierzychudek P (1982) The demography of jack-in-the-pulpit, a forest perennial that changes sex. *Ecol Monog* 52:335-351.
- Carter R, Prince S (1981) Epidemic models used to explain biogeographical distribution limits. *Nature* 293: 644-645.
- Caswell H (2001) *Matrix Populations Models*. Second Edition, Sinauer Associates Inc. Publishers, Sunderland.
- Cohen JE (1979) Comparative static and stochastic dynamics of age-structured populations. *Theor Pop Biol* 16: 159-171.
- Contreras C., Valverde T (2002) Evaluation of the conservation status of a rare cactus (*Mammillaria crucigera*) through the analysis of its population dynamics. *J Arid Environ* 51: 89-102.
- Damman H, Cain M (1998) Population

- growth and viability analysis of the clonal woodland herb, *Asarum canadense*. *J Ecol* 86: 13-26.
- Dávila-Aranda P, Medina-Lemos R, Ramírez-Roa A, Salinas-Tovar A, Tenorio-Lezama P (1995) Análisis de la flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán endemismo y diversidad. In: Linares P, Dávila-Aranda P, Chiang F, Bye R, Elias T (eds) Conservación de plantas en peligro de extinción: Diferentes enfoques. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, pp 33-41.
- de Kroon H, Plaisier H, van Groenendael JM, Caswell H (1986) Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology* 67: 1427-1331.
- de Kroon H, van Groenendael JM, Ehrlén J (2000) Elasticities: a review of methods and model limitations. *Ecology* 81: 607-618.
- Ehrlén J, van Groenendael JM (1998) Direct perturbation analysis for better conservation. *Conserv Biol* 12: 470-474.
- Enright NJ, Ogden J (1979) Applications of transition matrix models in forest dynamics: *Araucaria* in New Guinea, and *Nothofagus* in New Zealand. *Aust J Ecol* 4: 3-23.
- Eriksson O (1994) Stochastic population dynamics of clonal plants: numerical experiments with ramet and genet models. *Ecol Res* 9: 257-268.
- Esparza-Olguín L (2005) ¿Qué sabemos de la rareza?: un enfoque genético-demográfico. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, in press.
- Esparza-Olguín L, Valverde T, Vilchis-Anaya E (2002) Demographic analysis of a rare columnar cactus (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, Mexico. *Biol Cons* 103: 349-359.
- Esparza-Olguín L, Valverde T (2003) Estudio comparativo de la fonología de tres especies de *Neobuxbaumia* que difieren en su nivel de rareza. *Cact Suc Mex* 48: 68-83.
- Fielder PL (1986) Concepts of rarity in vascular plant species, with special reference to the genus *Calochortus* Pursh (Lilaceae). *Taxon* 35: 502-518.
- Fielder PL (1987) Life history and population dynamics of rare and common mariposa lilies (*Calochortus* Pursh: Lilaceae). *J Ecol* 75: 977-995.
- Fisher M, Matthies D (1998) RAPD variation in relation to population size and plant fitness in the rare *Gentianella germanica* (Gentianaceae). *Am J Bot* 85: 811-819.
- García MB, Guzmán D, Goñi D (2002) An evaluation of the status of five threatened plant species in the Pyrenees. *Biol Cons* 103: 151-161.
- Gaston KG (1994) *Rarity*. Chapman and Hall, London.
- Godínez-Álvarez H, Valiente-Banuet A (1998) Germination and early seedling growth of Tehuacán Valley cacti species: the role of soil and seed ingestion by dispersers on seedling growth. *J Arid Environ* 39: 21-31.
- Godínez-Álvarez H, Valiente-Banuet A, Valiente-Banuet L (1999) Biotic

- interactions and the population dynamics of the long-lived columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo* in the Tehuacan Valley, Mexico. *Can J Bot* 77: 1-6.
- Godínez-Álvarez H, Valiente-Banuet A, Rojas-Martínez A (2002) The role of seed dispersers in the population dynamics of the columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo*. *Ecology* 83: 2617-2629.
- Hanski I (1989) Metapopulation dynamics: Does it help to have more of the same? *TREE* 4: 113-114.
- Harvey PH, Page MD (1991) The comparative method in Evolutionary Biology. Oxford University Press, Oxford.
- Higgins S, Pickett STA, Bond WJ (2000) Predicting extinction risks for plants: environmental stochasticity can save declining populations. *TREE* 15: 516-520.
- Horvitz C, Schemske D (1995) Spatiotemporal variation in demographic transitions of a tropical understory herb: projection matrix analysis. *Ecol Monog* 65: 155-192.
- Kunin WE, Gaston KG (1997). The biology of rarity: patterns, causes and consequences of rare-common differences. Chapman and Hall, London.
- Lande R (1988) Genetics and demography in biological conservation. *Science* 241: 1455-1460.
- Mandujano MC, Montaña C, Eguiarte LE (1996). Reproductive ecology and inbreeding depression in *Opuntia rastrera* (Cactaceae) in the Chihuahuan Desert: why are sexually derived recruitment so rare? *Am J Bot* 83: 63-70.
- Mandujano MC, Montaña C, Franco M, Golubov J, Flores-Martínez A (2001) Integration of demographic annual variability in a clonal desert cactus. *Ecology*, 82: 344-359.
- Menges ES (1990). Population viability analysis for an endangered plant. *Cons Biol* 4: 52-62.
- Menges ES (2000) Population viability analyses in plants: challenges and opportunities. *TREE* 15: 51-56.
- Mondragón D, Durán R, Ramírez I, Valverde T (2004) Temporal variation in the demography of the clonal epiphyte *Tillandsia brachycaulos* (Bromeliaceae) in the Yucatán Peninsula, Mexico. *Trop J Ecol* 20: 1-11.
- Nakaoka M (1996) Dynamics of age- and size-structured population in fluctuating environments: applications of stochastic matrix models to natural populations. *Res Pop Ecol* 38: 141-152.
- Oyama . (1993) Conservation biology of tropical trees: demographic and genetic considerations. *Environ Up* 1: 17-32.
- Oostermeijer JGB, Brugman ML, Boer ER, den Nijs HCM (1996) Temporal and spatial variation in the demography of *Gentiana pneumonanthe*, a rare perennial herb. *J Ecol* 84: 153-166.
- Picó FX, Riba M (2002) Regional-scale demography of *Ramonda myconi*: Remnant population dynamics in a preglacial relict species. *Plant Ecol* 161: 1-13.
- Pierson EA, Turner RM (1998) An 85-year study of saguaro (*Carnegiea gigantea*) demography. *Ecology* 79: 2676-2693.
- Prober SM, Austin MP (1990) Habitat peculiarity as a cause of rarity in

- Eucalyptus paliformis*. Aust J Ecol 16: 189-205.
- Rabinowitz D (1981) Seven forms of rarity. In: Syngé H (ed) Biological Aspects of Rare Plant Conservation. John Wiley & Sons, New York, pp. 205-217.
- Rabinowitz D, Cairns S, Dillon T (1986). Seven Forms of Rarity and their Frequency in the Flora of the British Isles. In: Soulé ME (ed) Conservation Biology: the Science of Scarcity and Diversity. Sinauer, Sunderland, pp. 182-204.
- Rae JG, Ebert TA (2002) Demography of the endangered fragrant prickly apple cactus, *Harrisia fragans*. Int J Plant Sci 163: 631-640.
- Ramírez-Padilla CA, Valverde T (2005) Germination response of three congeneric cactus species (*Neobuxbaumia*) with differing degrees of rarity. J Arid Environ (in press).
- Ruedas M (2003) Análisis de los factores que afectan la distribución y abundancia de tres especies de *Neobuxbaumia* (Cactaceae) en la región de Tehuacán-Cuicatlán. Master Thesis, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Schemske DW, Husband BC, Ruckelshaus MH, Goodwillie I, Parker M, Bishop JG (1994) Evaluating approach to the conservation of rare and endangered plants. Ecology 75: 584-606.
- Schmazel RJ, Reichenbacher FW, Rutman S (1995) Demography study of the rare *Coryphantha robbinsorum* (Cactaceae) in Southeastern Arizona. Madroño 42: 332-348.
- Silvertown J, Franco M, Pisanty I, Mendoza A (1993) Comparative plant demography-relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. J Ecol 81: 465-476.
- Silvertown J, Franco M, Menges E (1996) Interpretation of elasticity matrices as an aid to the management of plant populations for conservation. Cons Biol 10: 591-597.
- Silvertown J, Dodd M (1996) Comparing plants and connecting traits. Phil Trans Biol Soc Lon 351: 1233-1239.
- Tuljapurkar S (1989) An uncertain life: demography in random environments. Theor Pop Biol 35: 221-294.
- Tuljapurkar S (1997) Stochastic matrix models. In: Tuljapurkar S, Caswell H (eds) Structured-population models in marine, terrestrial, and freshwater systems. Chapman & Hall, New York, pp. 59-87.
- Valiente-Banuet A, Ezcurra E (1991) Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse Mimosa luisana. J Veg Sci 2: 11-14.
- Valiente-Banuet A, Rojas-Martínez A, Arizmendi MC, Dávila P (1997) Pollination biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalaensis* and *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, central Mexico. Am J Bot 84: 452-455.
- Valverde T, Silvertown J (1998) Variation in the demography of a woodland understory herb

- (*Primula vulgaris*) along the forest regeneration cycle: projection matrix analysis. *J Ecol* 86: 545-562.
- Valverde T, Quijas S, López-Villavicencio M, Castillo S (2004) Population dynamics of *Mammillaria magnimamma* Haworth. (Cactaceae) in a lava-field in central Mexico. *Plant Ecol* 170: 167-184.
- van Groenendael JM, Slim P (1988). The contrasting dynamics of two populations of *Plantago lanceolata* classified by age and size. *J Ecol* 76: 585-599.
- Wong KC, Sun M (1999) Reproductive biology and conservation genetics of *Goodyera procera* (Orchidaceae). *Am J Bot* 86: 1406-1416.
- Zavala-Hurtado JA (1982) Estudios ecológicos en el Valle de Zapotitlán, Puebla, I. Clasificación numérica de la vegetación basada en atributos binarios de presencia de las especies. *Biotica* 7: 99-120.
- Zavala-Hurtado JA, Díaz-Solis A (1995) Repair, growth, age and reproduction in the giant columnar cactus *Cephalocereus columna-trajani* (Karwinski ex. Pfeiffer) Schumann (Cactaceae). *J Arid Environ* 31: 21-31.

Appendix 1.

Population projection matrices for the three species studied. Rows and columns refer to size categories. q_x = size-specific mortality rate; n_x = number of individuals from which transitions were calculated; w = stable size-class distribution; v = size-specific reproductive values. Only positive values are shown to facilitate reading. λ values \pm 95% confidence intervals are given above each matrix.

Neobuxbaumia macrocephala

Period 99-00
 $\lambda = 1.045 \pm 0.053$

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	w	v
1							21.174	98.892	124.712	159.214	0.687	0.000
2	0.070	0.545	0.021								0.100	0.002
3		0.273	0.750								0.093	0.004
4			0.125	0.875							0.068	0.009
5				0.063	0.862	0.045					0.026	0.026
6					0.069	0.864					0.010	0.068
7						0.091	0.974				0.013	0.123
8							0.026	0.900			0.002	0.208
9								0.050	0.857	0.091	0.001	0.300
10									0.143	0.847	0.001	0.260
q_x	0.930	0.182	0.104	0.063	0.069	0.000	0.000	0.050	0.000	0.063		
n_x	100	22	48	48	58	22	38	40	14	11		

Period 00-01
 $\lambda = 1.009 \pm 0.054$

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	w	v
1							41.488	216.114	236.314	628.127	0.624	0.000
2	0.070	0.615	0.044								0.133	0.000
3		0.231	0.844	0.059							0.197	0.001
4			0.022	0.863							0.030	0.005
5				0.020	0.945						0.009	0.034
6					0.018	0.958	0.025				0.004	0.120
7						0.042	0.900				0.002	0.146
8							0.050	0.833			0.000	0.232
9								0.139	0.800		0.000	0.244
10									0.200	0.917	0.001	0.218
q_x	0.930	0.154	0.089	0.059	0.036	0.000	0.025	0.028	0.000	0.083		
n_x	100	15	40	51	54	24	40	36	15	12		

Period 01-02
 $\lambda = 1.027 \pm 0.071$

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	w	v
1							42.435	130.516	282.620	688.607	0.676	0.000
2	0.070	0.600	0.022								0.117	0.001
3		0.300	0.733								0.120	0.001
4			0.089	0.783	0.019						0.045	0.005
5				0.087	0.849						0.022	0.013
6					0.075	0.880	0.027				0.012	0.029
7						0.040	0.919	0.031			0.005	0.106
8							0.054	0.844	0.353		0.002	0.143
9								0.063	0.588		0.000	0.223
10									0.059	0.929	0.000	0.479
q_x	0.969	0.100	0.156	0.130	0.057	0.080	0.000	0.063	0.000	0.071		
n_x	360	10	45	46	53	25	37	32	17	14		

Neobuxbaumia tetetzo

Period 99-00

$\lambda = 0.978 \pm 0.047$

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	w	v
1							0.000	0.001	0.014	0.063	0.009	0.003
2	0.060	0.662	0.025								0.002	0.050
3		0.141	0.850	0.037							0.002	0.113
4			0.075	0.815							0.001	0.176
5				0.148	0.933						0.004	0.165
6					0.033	0.889					0.001	0.221
7						0.111	0.970	0.036			0.605	0.177
8							0.030	0.786	0.053		0.134	0.048
9								0.107	0.842	0.048	0.141	0.027
10									0.053	0.905	0.101	0.020
q _x	0.090	0.197	0.050	0.000	0.033	0.000	0.000	0.071	0.053	0.048		
n _x	100	71	80	27	30	18	34	27	19	21		

Period 00-01

$\lambda = 1.005 \pm 0.139$

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	w	v
1							0.000	0.748	10.325	47.322	0.426	0.000
2	0.060	0.760	0.037								0.126	0.007
3		0.120	0.901								0.145	0.014
4			0.037	0.964							0.132	0.033
5				0.036	0.938						0.070	0.038
6					0.063	0.882					0.036	0.040
7						0.059	0.943	0.042			0.041	0.084
8							0.029	0.875	0.048		0.011	0.183
9								0.083	0.810		0.005	0.241
10									0.095	0.950	0.008	0.359
q _x	0.940	0.120	0.025	0.000	0.000	0.059	0.029	0.000	0.048	0.050		
n _x	100	50	81	28	32	17	35	24	21	20		

Period 01-02

$\lambda = 1.034 \pm 0.059$

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	w	v
1							77.518	238.605	356.991	1074.681	0.830	0.000
2	0.040	0.721	0.013								0.107	0.001
3		0.070	0.835								0.038	0.003
4			0.051	0.900	0.030						0.015	0.012
5				0.033	0.909						0.004	0.047
6					0.061	0.857					0.001	0.092
7						0.143	0.972				0.003	0.115
8							0.028	0.958			0.001	0.188
9								0.042	0.889		0.000	0.197
10									0.056	0.952	0.000	0.346
q _x	0.960	0.209	0.101	0.067	0.000	0.000	0.000	0.000	0.056	0.048		
n _x	300	32	69	32	31	14	37	24	17	22		

Neobuxbaumia mezcalaensis

Period 99-00

$\lambda = 1.000 \pm 0.047$

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	w	v
1							0.263	0.000	0.278	13.457	0.0004	0.003
2	0.050	0.825	0.016								0.0001	0.051
3		0.125	0.844								0.0001	0.114
4			0.063	0.884	0.018						0.0000	0.178
5				0.072	0.946						0.0003	0.167
6					0.036	0.882					0.0001	0.222
7						0.118	0.850				0.614	0.177
8							0.150	0.800			0.137	0.047
9								0.200	0.765		0.144	0.024
10									0.235	0.889	0.104	0.016
q _k	0.950	0.050	0.078	0.043	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.111		
n _k	100	80	64	70	55	17	20	20	17	9		

Period 00-01

$\lambda = 0.992 \pm 0.046$

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	w	v
1							0.000	5.226	42.552	41.461	0.638	0.000
2	0.050	0.800	0.016								0.155	0.004
3		0.100	0.875								0.132	0.008
4			0.016	0.818	0.017						0.013	0.057
5				0.091	0.914						0.016	0.109
6					0.034	0.941					0.011	0.219
7						0.059	0.947				0.014	0.188
8							0.053	0.895			0.008	0.157
9								0.105	0.882	0.077	0.010	0.136
10									0.059	0.846	0.004	0.123
q _k	0.957	0.100	0.094	0.091	0.034	0.000	0.000	0.000	0.059	0.077		
n _k	100	70	64	66	58	17	19	19	17	13		

Period 01-02

$\lambda = 1.091 \pm 0.088$

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	w	v
1							214.601	2716.898	6196.906	6251.362	0.681	0.000
2	0.108	0.638	0.048								0.176	0.000
3		0.172	0.839								0.120	0.000
4			0.032	0.895							0.020	0.001
5				0.018	0.898						0.002	0.014
6					0.068	0.944					0.001	0.039
7						0.056	0.947				0.000	0.102
8							0.053	0.944			0.000	0.253
9								0.056	0.944		0.000	0.357
10									0.056	0.923	0.000	0.235
q _k	0.875	0.190	0.081	0.088	0.034	0.000	0.000	0.000	0.000	0.077		
n _k	240	58	62	58	59	18	19	18	18	14		

Appendix 2.

Elasticity matrices for the three species studied for the periods 1999-2000, 2000-2001 and 2001-2002. Rows and columns refer to size categories. Only positive values are shown to facilitate reading. Elasticity values reported as 0.000 are lower than 0.0001 but larger than 0.000001. λ values \pm 95% confidence intervals are given above each matrix.

Neobuxbaumia macrocephala

Period 99-00

$\lambda = 1.045 \pm 0.053$

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1							0.008	0.006	0.003	0.003
2	0.020	0.023	0.001							
3		0.021	0.054							
4			0.020	0.105						
5				0.020	0.106	0.002				
6					0.022	0.107				
7						0.020	0.277			
8							0.013	0.079		
9								0.006	0.045	0.003
10									0.006	0.028

Period 00-01

$\lambda = 1.009 \pm 0.054$

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1							0.001	0.002	0.001	0.007
2	0.012	0.022	0.002							
3		0.014	0.075	0.001						
4			0.012	0.073						
5				0.012	0.172					
6					0.012	0.269				
7						0.014	0.117			
8							0.010	0.049		
9							0.000	0.009	0.033	
10									0.007	0.072

Period 01-02

$\lambda = 1.027 \pm 0.071$

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1							0.007	0.008	0.003	0.004
2	0.021	0.032	0.001							
3		0.023	0.057							
4			0.022	0.072	0.001					
5				0.023	0.108					
6					0.022	0.140	0.002			
7						0.023	0.223	0.003		
8							0.018	0.113	0.007	
9								0.013	0.018	

10 |
Neobuxbaumia tetetzo

0.004 0.036

Period 99-00
 $\lambda = 0.978 \pm 0.047$

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1							0.000	0.000	0.000	0.000
2	0.000	0.001	0.000							
3		0.000	0.002	0.000						
4			0.000	0.001						
5				0.000	0.005					
6					0.000	0.002				
7						0.000	0.880	0.007		
8							0.007	0.043	0.000	
9								0.003	0.027	0.001
10									0.001	0.015

Period 00-01
 $\lambda = 1.005 \pm 0.139$

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1							0.000	0.000	0.001	0.007
2	0.009	0.032	0.002							
3		0.010	0.089							
4			0.008	0.201						
5				0.008	0.117					
6					0.008	0.061				
7						0.008	0.155	0.000		
8							0.010	0.082	0.000	
9								0.010	0.042	
10									0.007	0.127

Period 01-02
 $\lambda = 1.034 \pm 0.059$

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1							0.004	0.005	0.002	0.004
2	0.016	0.036	0.000							
3		0.016	0.066							
4			0.015	0.108	0.001					
5				0.016	0.115					
6					0.015	0.072				
7						0.015	0.239			
8							0.011	0.144		
9								0.007	0.040	
10									0.004	0.049

Neobuxbaumia mezcalaensis

Period 99-00

$\lambda = 1.000 \pm 0.047$

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1							0.000	0.000	0.000	0.012
2	0.012	0.063	0.001							
3		0.013	0.072							
4			0.012	0.119	0.003					
5				0.016	0.275					
6					0.012	0.091				
7						0.012	0.068			
8							0.012	0.048		
9								0.012	0.039	
10									0.012	0.095

Period 00-01

$\lambda = 0.992 \pm 0.046$

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1							0.000	0.001	0.006	0.003
2	0.010	0.043	0.001							
3		0.010	0.077							
4			0.010	0.051	0.001					
5				0.011	0.127					
6					0.010	0.179				
7						0.010	0.203			
8							0.009	0.087		
9								0.009	0.099	0.000
10									0.006	0.035

Period 01-02

$\lambda = 1.091 \pm 0.088$

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1							0.002	0.009	0.008	0.003
2	0.022	0.033	0.002							
3		0.024	0.079							
4			0.022	0.100						
5				0.022	0.102					
6					0.022	0.141				
7						0.022	0.144			
8							0.020	0.128		
9								0.011	0.069	
10									0.003	0.015

Appendix 3.

Stochastic simulations incorporating the potential effect of weather patterns.

To incorporate the potential effect of weather patterns in the stochastic analysis, we allocated the different yearly matrices available for each species a different probability of being picked for each matrix iteration, according to its actual probability of representing the population dynamics each particular year. In this case, we associated the probability of occurrence of each particular matrix to weather patterns, especially regarding rainfall, which is known to exert powerful effects on semi-arid vegetation. Thus, the procedure was carried out according to the following steps:

1) First, we obtained the weather records for the study sites for the period 1997-2002 (i.e. the period during which our study was carried out), in addition to the weather records of the last 31 years (from the Zapotitlan and Acatepec meteorological stations); from the latter, we could calculate the probability of occurrence of years with different weather characteristics. We explored whether there was a relationship between the yearly λ values obtained for each population and several weather variables during the study period (i.e. average monthly precipitation, total precipitation falling from March to April, total precipitation falling during the rainy season - from May to October- and total yearly precipitation). In the case of *N. macrocephala*, a marginally significant negative correlation was observed between the λ values and the total amount of rainfall falling from March to April, just before the start of the rainy season ($r = -0.874$, $r^2 = 0.764$, $P = 0.052$). In the case of *N. mezcalaensis*, λ showed a significant decreasing trend as the total precipitation falling during the rainy season (May-October) increased ($r = -0.999$, $r^2 = 0.999$, $P = 0.003$; respectively). For *N. tetetzo*, no significant correlation was obtained between λ and the weather variables explored; however, a high negative correlation coefficient was observed between λ values and the precipitation falling during the rainy season (May-October) ($r = -0.844$, $r^2 = 0.712$, $P = 0.36$ – see Table A3.1).

2) We analyzed the weather records of the last 31 years to obtain the relative frequency of occurrence of years with different precipitation patterns (in relation to total precipitation falling between March and April – for *N. macrocephala* – and total precipitation falling between May and October – for *N. tetetzo* and *N. mezcalaensis*).

3) According to the results of the latter analysis, we allocated different probabilities of occurrence to the yearly matrices obtained for each species (Table A3.1). The excel macro used to run the stochastic simulations took into account this weighted probabilities before picking a particular matrix to carry out each matrix iteration.

The results of this stochastic simulation exercise confirmed the trends obtained in the first simulation exercise, i.e., *N. mezcalaensis* showed the largest λ_S value, followed by *N. tetetzo* and finally by *N. macrocephala* (Table A3.2)

It is worth noting that, contrary to our expectations, λ decreased with increasing rainfall during the particular periods considered in all three species. Clearly, three (or five) points are not enough to test the generality of this trend. However, certain observations allow us to suspect that, indeed, larger-than-average amounts of rain falling in particular moments of the year may reduce reproductive success. For instance, we have observed that flowers of *Neobuxbaumia* individuals may be damaged by rare rainfall events taking place during the spring. This has been confirmed by accounts of local people, who report that early rain results in the ‘burning’ of flower buds. Thus, the occurrence of rainfall in March, April and May could indeed be associated to years of poor reproduction and recruitment.

Table A3.1 Probability of occurrence of the different yearly matrices for a) *N. macrocephala*, and b) *N. tetetzo* and c) *N. mezcalaensis*, according to the precipitation patterns to which they were associated and to the weather records of the last 31 years.

a) *N. macrocephala*

Type of year	Precipitation Intervals (mm)	Probability of occurrence	Corresponding yearly matrix	λ	Rainfall* (mm)
1	0 – 2.5	0.129	99-00	1.045	2.2 (99)
2	2.6 – 9.9	0.194	01-02	1.027	3.0 (01)
3	10 – 19.9	0.226	98-99	0.994	14.2 (98)
4	20 – 29.9	0.129	00-01	1.009	23.0 (00)

5 30 – 39 0.323 97-98 0.979 36.5 (97)

* Rainfall refers to the total precipitation registered in March-April during the years of study (given in parenthesis) according to the records from the Zapotitlán metereological station.

b) *N. tetetzo*

Type of year	Precipitation Intervals (mm)	Probability of occurrence	Corresponding yearly matrix	λ	Rainfall* (mm)
1	302 – 369.9	0.567	01-02	1.034	367.5 (01)
2	370 – 575.9	0.133	99-00	0.978	571.5 (99)
3	576 – 600	0.300	00-01	1.005	587.0 (00)

* Rainfall refers to the total precipitation registered in May-October during the years of study (given in parenthesis) according to the records from the Zapotitlán metereological station.

c) *N. mezcalaensis*

Type of year	Precipitation Intervals (mm)	Probability of occurrence	Corresponding yearly matrix	λ	Rainfall* (mm)
1	320 – 369.9	0.567	01-02	1.091	368.9 (01)
2	370 – 580.9	0.400	99-00	1.000	573.5 (99)
3	581 – 600	0.033	00-01	0.992	590.0 (00)

* Rainfall refers to the total precipitation registered in May-October during the years of study (given in parenthesis) according to the records from the Acatepec metereological station.

Table A3.2 Projected λ_s values (average and confidence intervals, n= 30 series of 1000 matrix iterations) for the *N. macrocephala*, *N. tetetzo* and *N. mezcalaensis* populations studied, resulting from the stochastic simulation exercise in which yearly matrices were allocated different probabilities of occurrence (see Table A3.1 for details).

	<i>N. macrocephala</i>	<i>N. tetetzo</i>	<i>N. mezcalaensis</i>
λ_s values	1.017 ± 0.001	1.038 ± 0.0003	1.111 ± 0.0006

Capítulo V

Variabilidad genética inter- e intra-poblacional en tres especies de *Neobuxbaumia* que difieren en su nivel de rareza.

Introducción

El término rareza se aplica comúnmente a especies que presentan bajas abundancias poblacionales, áreas de distribución restringidas y/o alta especificidad de hábitat (Rabinowitz 1981). Estas tres características ecológicas, que se refieren a aspectos de su distribución y abundancia, frecuentemente se asocian a bajos niveles de variación genética a nivel poblacional y específico. Esto se debe, en parte, a que en las poblaciones pequeñas actúan con mayor intensidad las fuerzas evolutivas que llevan a la pérdida de variabilidad genética y, por otro lado, a que al ocupar áreas geográficas reducidas, la oportunidad para que se dé la diferenciación genética entre poblaciones se ve limitada (Karron 1997).

La variación genética que presentan las poblaciones es producto de la acción conjunta de diferentes fuerzas evolutivas, como son la selección natural, la deriva génica, la endogamia, la migración o el flujo génico y la mutación. Para cada especie, la manera en la que se distribuye la variación genética dentro y entre poblaciones constituye lo que se conoce como su estructura genética. La descripción y análisis de esta estructura nos permite entender qué fuerzas evolutivas han prevalecido en la evolución de estas poblaciones (Loveless & Hamrick 1984). Las especies raras constituyen un grupo de particular interés en el contexto de la genética de poblaciones, pues como se mencionó con anterioridad, es frecuente que su estructura genética presente características particulares, asociadas precisamente a su tipo y nivel de rareza. La comprensión de los factores que han ido moldeando la estructura genética de las especies raras es de interés tanto desde el punto de vista de la conservación, como desde la perspectiva de la biología evolutiva.

Se han realizado numerosos estudios de genética de poblaciones con especies raras, los cuales han permitido detectar algunas características que se presentan con frecuencia en este grupo de especies. Por ejemplo, algunas de las consecuencias evolutivas de tener poblaciones pequeñas, aisladas o ambas son la pérdida de variación genética por deriva génica, la acumulación de mutaciones deletéreas, la reducción del número de heterocigos asociada a procesos de endogamia y la depresión endogámica (Milligan *et al.* 1994; O'Brien 1994; Ouborg *et al.* 1995; Lynch y Vaillancourt 1995; Lande 1988, 1995; Fischer y Matthies 1998). Por otro lado, los bajos niveles de variación genética en especies vegetales raras también pueden estar asociados a cuellos de botella (reducción abrupta en el número de individuos de una población) o al llamado "efecto fundador" (una población nueva se funda a partir de unos pocos miembros de otra población). Asimismo, es común que en las especies raras que presentan una alta especificidad de hábitat o que tienen áreas de distribución geográficas muy restringidas, la selección actúe en un intervalo muy limitado de condiciones ambientales (Barret y Kohn 1991, Ellstrand y Elam 1993, Karron 1997, Broadhurst y Coates 2002).

Es importante tener presente, sin embargo, que la abundancia y distribución de las poblaciones de una especie son sólo algunas de las características que afectan su estructura genética. Otros atributos ecológicos y de historia de vida repercuten de manera importante a este nivel, generando diversos patrones de variación (Loveless y Hamrick 1984). En este sentido, algunas de las características más importantes que afectan la diversidad y estructura genética de una especie se encuentran los sistemas reproductivos, la morfología floral, los mecanismos de polinización y dispersión de semillas, la duración del ciclo de vida y el área de distribución (Loveless y Hamrick 1984).

Por lo tanto, cuando se estudia el fenómeno de la rareza es de suma importancia reconocer que las especies raras no constituyen un ensamble uniforme sino que,

por el contrario, representan una amplia gama de taxones con características biológicas diversas. Cada especie rara posee sus propios atributos biológicos (*i.e.*, ecofisiológicos, demográficos, genéticos, etc.), los cuales están representados en poblaciones locales con abundancias diversas, distintos niveles de especificidad de hábitat y áreas de distribución geográfica heterogéneas (Esparza-Olguín 2004), lo que se traduce en diferentes tipos y niveles de rareza (Rabinowitz 1981, Rabinowitz *et al.* 1986). Lo anterior se pone en evidencia ante el creciente número de trabajos que reportan variabilidad genética alta en distintas especies vegetales raras y, en contraste, baja variabilidad genética en especies comunes (Stebbins 1980, Moran y Hoper 1987, Vogelmann y Gastony 1987, Coates 1988, Coates 1992, Ellstrand y Elam 1993, Ranker 1994, Lewis y Crawford 1995, Young y Brown 1996). En este sentido, un estudio que pretenda enriquecer nuestra comprensión de la genética de poblaciones de las especies raras, diferenciando incluso si los patrones observados entre especies raras son causas o consecuencias de la rareza, debe considerar la comparación de especies con diferentes niveles de rareza. Preferentemente, debe incluir especies raras y comunes cercanamente emparentadas, con la finalidad de no confundir los efectos de los factores evolutivos con aquellos que corresponden a la historia de vida de cada especie, en los que el efecto de linaje frecuentemente es marcado (Karron 1988, 1997, Gitzendanner y Soltis 2000). En este trabajo se analiza la diversidad genética con el uso de isoenzimas, a nivel interespecífico, interpoblacional e intrapoblacional en tres especies de cactáceas columnares del género *Neobuxbaumia* (*N. macrocephala*, *N. mezcalaensis* y *N. tetetzo*) que difieren en su nivel de rareza, con la finalidad de analizar la posible existencia de una relación entre la diversidad genética de estas especies y su nivel de rareza.

La variabilidad genética de las tres especies de *Neobuxbaumia* que constituyen el objeto de este estudio ya ha sido analizada a cierto nivel por otros autores (Chávez-Sandoval 2000, Alejos-Velázquez 2002, Rivera-Montoya 2003). Sin embargo, dichos autores utilizaron un marcador molecular diferente (*i.e.* RAPDs) al que se usó en este trabajo y llevaron a cabo investigaciones independientes

para cada especie, por lo que a partir de sus resultados es difícil aplicar un enfoque comparativo para analizar a las tres especies en conjunto. Estos autores encontraron, en general, altos niveles de variación genética y baja diferenciación entre poblaciones, lo cual parece ser común entre cactáceas columnares, dada la predominancia de la reproducción cruzada, y la polinización y dispersión de semillas por murciélagos y aves, que son animales que se desplazan a grandes distancias (40 km por noche y hasta 200 km² por semana - Rojas 1996, Nassar 1999, Hamrick *et al.* 2001, Nassar *et al.* 2001).

Puesto que los procesos evolutivos están influidos por el tamaño poblacional y la distribución geográfica de las especies, se esperaría que las características de la estructura y variabilidad genética de las tres especies estudiadas estuvieran asociadas a las diferencias en su nivel de rareza (Wright 1969, Barrett y Kohn 1991, Ellstrand y Elam 1993, Karron 1997). Además, como las cactáceas columnares presentan, en general, alta diversidad genética y poca diferenciación entre poblaciones, esperaríamos encontrar: 1) que la variabilidad genética de las tres especies de *Neobuxbaumia* estudiadas sea alta en comparación con la variabilidad reportada para otras especies raras; 2) que la mayor variabilidad genética inter- e intra-poblacional se encuentre en la especie relativamente más común (*N. mezcalaensis*), mientras que la menor variabilidad sea la de la especie más rara (*N. macrocephala*); 3) que exista poca diferenciación genética entre poblaciones, pero que este nivel de diferenciación sea mayor conforme aumente la distancia entre las poblaciones.

Métodos

a) Especies en estudio

Neobuxbaumia macrocephala (Weber) Dawson es una cactácea columnar ramificada que en estado adulto mide entre 3 y 15 m de altura. La zona fértil de su tallo se diferencia de la infértil por un cefalio rojo apical. Sus flores son rojo-purpúreas, al igual que sus frutos (Arias-Montes *et al.* 1997). Es una especie hermafrodita, autoincompatible, cuya época de floración se presenta entre los

meses de marzo y junio y la época de fructificación entre los meses de abril y agosto. Sus polinizadores son diferentes especies de murciélagos (*Leptonycteris curasoae*, *L. nivalis* y *Choeronycteris mexicana*) y sus dispersores de semillas son éstos mismo, además de algunas aves (Valiente-Banuet *et al.* 1997). Esta cactácea es endémica de los bosques tropicales caducifolios y matorrales xerófilos de una pequeña región del Valle de Tehuacán, Puebla (Arias-Montes *et al.* 1997, Valiente-Banuet *et al.* 1997). Sus poblaciones crecen sobre suelos calcáreos, en elevaciones de 1600 a 2300 msnm y presentan densidades de entre 130 y 200 ind/ha (Arias-Montes *et al.* 1997, Valiente-Banuet *et al.* 1997, Esparza-Olguín *et al.* 2002, Ruedas-Medina 2003). Presenta una alta restricción de hábitat, pues se asocia principalmente a sitios con características edáficas particulares, entre las que destacan un alto contenido edáfico de materia orgánica y calcio, y una alta capacidad de intercambio catiónico (Ruedas-Medina 2003). En este estudio, *N. macrocephala* es la especie que presenta un mayor nivel de rareza, puesto que es una especie de distribución geográfica muy restringida, baja abundancia y limitada a ambientes específicos.

Neobuxbaumia tetetzo (Weber) Backeb habita bosques tropicales caducifolios y matorrales xerófilos de los estados de Oaxaca y Puebla, particularmente en la región de Tehuacán-Cuicatlán (Arias-Montes *et al.* 1997). Es una cactácea columnar ramificada que mide en estado adulto entre 1.5 y 15 m de altura, sus flores son verdes y sus frutos de verdes a rojos. Su periodo de floración ocurre entre los meses de mayo y junio y la fructificación entre los meses de junio a julio (Arias-Montes *et al.* 1997). Es una especie hermafrodita y autoincompatible. Algunas especies de murciélagos (*Leptonycteris curasoae*, *Choeronycteris mexicana* y *Artibeus jamaicensis*) polinizan sus flores y dispersan sus semillas, aunque también algunas aves actúan como dispersores (Valiente-Banuet *et al.* 1996, Godínez-Álvarez y Valiente Banuet 1998, Godínez-Álvarez *et al.* 1999). Sus poblaciones presentan densidades de entre 1200 y 1800 ind/ha; éstas se presentan en suelos calcáreos, en elevaciones de entre 1000 y 1900 msnm (Arias-Montes *et al.* 1997). Esta especie presenta cierta especificidad de hábitat, pues se

encuentra asociada principalmente a sitios con altos niveles de aridez (temperaturas altas y baja precipitación) y suelos poco fértiles y arenosos (Ruedas-Medina 2003). En este trabajo, *N. tetetzo* se considera como una especie con un nivel intermedio de rareza, dado que es localmente abundante, aunque presenta cierta especificidad de hábitat y es de distribución relativamente restringida.

Neobuxbaumia mezcalaensis (Bravo) Backeb es una cactácea columnar no ramificada que en estado adulto mide entre 2 y 14 m de altura (Arias- Montes *et al.* 1997). Florece entre los meses de marzo y mayo y fructifica de mayo a junio (Arias-Montes *et al.* 1997, Valiente-Banuet *et al.* 1997). Es una especie autoincompatible y Valiente-Banuet *et al.* (1997) la reportan como androdioica (i.e. con flores hermafroditas y flores macho en proporción de 6.5 : 1). Sin embargo, otros investigadores no han encontrado evidencias de este androdioicismo (P.L. Valverde, A. Zavala-Hurtado, comunicación personal). En este cactus la zona fértil se encuentra distribuida a lo largo de todo el tallo; las flores son blancas a verde rojizas y sus frutos son verdes (Arias- Montes *et al.* 1997, Valiente-Banuet *et al.* 1997). Entre sus polinizadores se cuentan varias especies de murciélagos (*Leptonycteris curasoae*, *L. nivalis* y *Choeronycteris mexicana*), los cuales también pueden actuar como dispersores de semillas, al igual que algunas aves (Valiente-Banuet *et al.* 1997). Sus poblaciones presentan densidades de entre 1000 y 1700 ind/ha. Habita en bosques espinosos y bosques tropicales caducifolios y se distribuye a lo largo de la Cuenca del Río Balsas (estados de Colima, Guerrero, Jalisco, Michoacán y Morelos), así como en la región de Tehuacán-Cuicatlán (estados de Puebla y Oaxaca). Sus poblaciones se establecen sobre suelos calizos, en elevaciones de 800 a 2000 msnm (Arias- Montes *et al.* 1997). Se presenta asociada a ambientes con características edáficas entre las que destacan una alta capacidad de intercambio catiónico y un elevado contenido de materia orgánica (Ruedas-Medina 2003). En la región de Tehuacán-Cuicatlán, se presenta en zonas relativamente elevadas, con una mayor precipitación anual que los sitios donde se distribuyen las otras dos especies y, menores temperaturas

que las que se presentan en los sitios donde *N. tetetzo* se encuentra (Ruedas-Medina 2003). En este trabajo, *Neobuxbaumia mezcalaensis* se considera como la especie más común, puesto que es localmente abundante y presenta una distribución geográfica mucho más amplia que las otras dos especies, aunque también parece estar restringida en alguna medida a cierto tipo de ambientes.

b) Obtención de las muestras de material vegetal

Se obtuvo material vegetal de tres poblaciones de cada especie. Estas tres poblaciones se eligieron con base en un mapa de distribución geográfica de cada especie y tratando de cubrir sus respectivas áreas de distribución (Figura 1). De cada población se seleccionaron 35 individuos adultos a partir de los cuales se tomaron las muestras de material vegetal; para elegir a estos 35 individuos, se trazaron transectos de diferentes tamaños (según la densidad de cada población – Cuadro 1), tomando como criterio que los individuos seleccionados se encontraran a por lo menos 5 m de distancia entre ellos. De cada uno de los 35 individuos elegidos por población, se extrajeron pequeñas muestras de tejido (ca. 3 cm³ de clorénquima) directamente de las costillas del tallo, con la ayuda de un sacabocados. Las muestras se colocaron de inmediato en hielo y más tarde en nitrógeno líquido para ser trasladadas al laboratorio. Ya en el laboratorio, las muestras se transfirieron a un congelador a -80°C.

Cuadro 1. Localización de las poblaciones muestreadas de *Neobuxbaumia macrocephala*, *Neobuxbaumia tetetzo* y *Neobuxbaumia mezcalaensis*. El número asignado a cada población corresponde con el que la identifica en la Figura 1. *Datos tomados de Ruedas-Medina (2003).

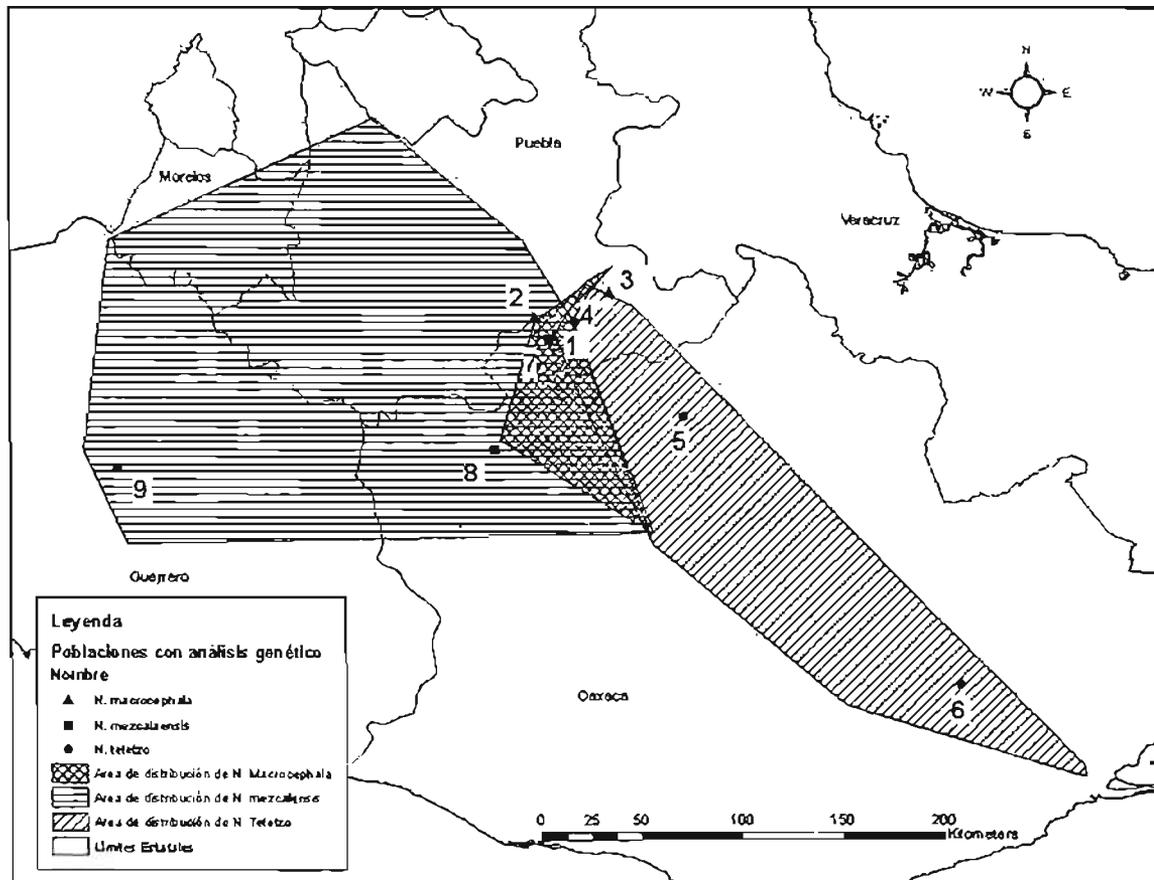
Especie y población	Estado	Latitud (N)	Longitud (O)	Altitud (msnm)	Densidad poblacional (ind/ha)*
<i>Neobuxbaumia macrocephala</i>					
1. Volcancillo	Puebla	18°15'04.2"	97°32'49.0"	1855	257
2. San Juan Raya	Puebla	18°20'02.5"	97°38'04.1"	1896	260
3. San Esteban Neocoxcalco	Puebla	18°27'02.6"	97°17'52.4"	1530	260
<i>Neobuxbaumia tetetzo</i>					
4. Jardín Botánico H. Bravo	Puebla	18°19'05.5"	97°27'15.0"	1500	695
5. Santiago Quiotepec	Oaxaca	17°54'04.2"	96°58'07.1"	721	2260
6. San Pedro Totolapan	Oaxaca	16°40'05.4"	96°15'19.9"	1008	2260
<i>Neobuxbaumia mezcalaensis</i>					
7. Acatepec	Puebla	18°14'29.1"	97°34'02.2"	1935	345
8. Yosocuta	Oaxaca	17°45'03.6"	97°48'24.7"	1620	1280
9. Guerrero	Guerrero	17°39'48.6"	99°29'31.7"	1098	2480

c) Análisis de las muestras

Cada muestra de clorénquima tomada como se detalló en la sección anterior se molió en un mortero con 1 ml de buffer de extracción Tris-HCl 0.1M. El líquido

extraído se absorbió en “wicks” de papel filtro de 2 x 10 mm, las cuales posteriormente se utilizaron para insertarlas en geles de almidón al 12% y visualizar las diferentes isoenzimas. Se emplearon tres sistemas de “buffers” para analizar 17 sistemas de enzimas. Los sistemas enzimáticos utilizados se seleccionaron con base en su resolución y reproducibilidad. Se utilizó el Sistema 8 de Soltis *et al.* (1983) para analizar los siguientes sistemas enzimáticos: fosfoglucoisomerasa (PGI, EC5.3.1.9), esterasa (EST, EC3.1.1.-), glucosa 6-fostato deshidrogenasa (G-6-PDH, EC1.1.1.49), malato deshidrogenasa (MDH, EC1.1.1.37), enzima málica (ME, EC1.1.1.40), fosfoglucomutasa (PGM, EC 5.4.2.2), diaforasa (DIA, EC1.6.4.3), glutamato oxaloacetato transaminasa (GOT, EC2.6.1.1), isocitrato deshidrogenasa (IDH, EC1.1.1.42) y alcohol deshidrogenasa (ADH, EC1.1.1.1). Por otro lado, se empleó el “buffer” del Sistema C (maíz) de Stuber *et al.* (1988) para las enzimas glutamato deshidrogenasa (GDH, EC1.4.1.2), menadione reductasa (MNR, EC1.6.99.-), ácido fosfatasa (ACPH, EC3.1.3.2), fosfogluconato deshidrogenasa (PGD, EC1.1.1.44) y NADH deshidrogenasa (NADH, EC1.6.99.3). Finalmente con el Sistema PP de Mitton *et al.* 1979 se analizaron las enzimas; mutasa superoxidasa (SOD, EC1.15.1.1) y leucina aminopeptidasa (LAP, EC3.4.11.1). Los protocolos que se utilizaron para teñir y visualizar las isoenzimas fueron los siguientes: Hakim (1976) para EST y ACPH; Conkle (1982) para PGI, MNR, MDH y GDH; y Soltis *et al.* (1983) para PGM, G-6-PDH, DIA, GOT, IDH, LAP, ME y ADH. La interpretación de los patrones de bandeo de las isoenzimas se hizo designando diferentes números a cada banda (loci) en función de su movilidad, asignando el número uno al loci que migraba más rápidamente, el dos al siguiente, etc.

Figura 1. Localización de las poblaciones muestreadas de *N. macrocephala* (1,2,3), *N. tetetzo* (4,5,6) y *N. mezcalaensis* (7,8,9). Ver claves de poblaciones en Cuadro 1.



d) Análisis de datos

Los datos obtenidos a partir de las lecturas de los geles para cada sistema enzimático se analizaron con el programa TFPGA ver. 1.3 (Miller 1997). Con este programa se calcularon las frecuencias alélicas y se estimaron las siguientes variables: porcentaje de *loci* polimórficos (%*P*), número promedio de alelos por *locus* (*A*), heterocigocidad observada (*H_o*) y heterocigocidad esperada (*H_e*) de acuerdo al equilibrio de Hardy-Weinberg. La prueba exacta de Fisher (RxC) se usó para probar si las frecuencias alélicas diferían entre las tres poblaciones de cada especie. También se estimó la desviación con respecto al equilibrio de Hardy-Weinberg para cada *locus* polimórfico usando la prueba exacta *H-W* (Haldane 1954, Rousser y Raymond 1995). Los parámetros *F* de Wright se estimaron

siguiendo los métodos de Weir y Cockerman (1984), mientras que sus respectivas desviaciones estándar se obtuvieron con el método "jackknife" y sus intervalos de confianza al 95% con la técnica de remuestreo "bootstrap" (Miller 1997). Para probar si los valores de los parámetros F de Wright diferían significativamente de cero, se empleó en el caso de f (F_{IS}) también conocido como coeficiente de endogamia y F (F_{IT}) o coeficiente de endogamia del individuo con respecto a la población, la prueba de χ^2 propuesta por Li y Horvitz (1953) ($\chi^2 = F(2M)(k-1)$, con g.l. = $k(k-1)/2$, donde N es el número de individuos y k es el número de alelos); mientras que para θ (F_{ST}) conocido como índice de diferenciación, se utilizó la prueba propuesta por Workman y Niswander (1970) ($\chi^2 = (2M)F_{ST}(k-1)$, con g.l. = $(k-1)(s-1)$, donde s se refiere al número de subpoblaciones).

Para cada especie se realizó una estimación indirecta del flujo génico entre poblaciones, mediante la siguiente fórmula: $Nm = ((1-\theta)/4) \theta$. Se estimaron también las distancias genéticas de Nei (1978) entre poblaciones de una misma especie, para construir fenogramas con el método de ligamiento promedio aritmético no ponderado (UPGMA), usando el programa TFPGA (versión 1.3). Esto se hizo con la finalidad de describir las relaciones genéticas entre poblaciones.

Finalmente, en el caso de *Neobuxbaumia macrocephala* los datos de frecuencia alélica fueron analizados usando el programa BOTTLENECK (Piry *et al.* 1999) que permite analizar la existencia de cuellos de botella recientes (*i.e.* ocurridos aproximadamente hace $2N_e - 4N_e$ generaciones) en la poblaciones. Este análisis se realizó dada la sugerencia de Ruedas-Medina (2004) de que las poblaciones de esta especie posiblemente han pasado por uno o más eventos de cuello de botella. El programa BOTTLENECK compara la H_E (*i.e.* la diversidad genética esperada) contra la H_{eq} (*i.e.* la diversidad genética esperada en equilibrio de $H-W$), detectando desviaciones por locus y población con respecto a H_{eq} (*i.e.* exceso o deficiencia en la heterocigocidad). En este caso se empleo el modelo de alelo infinito (IAM) de Kimura y Crow (1964) que es el más apropiado para datos de isoenzimas (Piry *et al.* 1999). Para determinar desviaciones significativas se

realizó una prueba de Wilcoxon para dos colas (Liukart *et al.* 1998). Así, este método detecta si las diversidades genéticas esperadas (H_E) son mayores que las diversidades genéticas esperadas en equilibrio (H_{eq}) calculandolas a partir del número de alelos observado por locus en cada población bajo el supuesto de equilibrio deriva-mutación y el modelo de alelo infinito (Liukart y Comuet, 1998).

Resultados

Se pudieron analizar 17 *loci* en las tres especies de *Neobuxbaumia* estudiadas, de los cuales resultaron polimórficos el 64.74% en el caso de *N. macrocephala*, 60.70% para *N. tetetzo* y el 76.47% en *N. mezcalaensis*. Las frecuencias alélicas para cada *loci* se muestran en el Apéndice 1. Al comparar las frecuencias alélicas para cada *loci* entre las tres poblaciones de cada especie utilizando la prueba exacta de Fisher (RxC), se detectaron diferencias significativas entre poblaciones ($p < 0.05$) en cuatro de 17 *loci* en *N. macrocephala* y *N. mezcalaensis*, y 10 de 11 *loci* en *N. tetetzo* (Apéndice 2). Las pruebas para analizar las desviaciones de las frecuencias alélicas con respecto al equilibrio de Hardy-Weinberg (H-W) mostraron, en el caso de *N. macrocephala*, que 11 de los 17 *loci* muestran frecuencias alélicas significativamente diferentes con respecto a las esperadas de acuerdo al equilibrio de Hardy-Weinberg ($p < 0.05$). En el caso de *N. mezcalaensis* 15 de 17 *loci* resultaron con frecuencias alélicas significativamente diferentes ($p < 0.01$), mientras que para *N. tetetzo* se observaron diferencias significativas ($p < 0.05$) en diez de los 17 *loci*.

En *N. macrocephala* 11 de los 17 *loci* (64.706%) analizados resultaron polimórficos (P) en las tres poblaciones estudiadas y los valores del número promedio de alelos por locus (A) variaron entre 2.12 y 2.18 (promedio = 2.16 alelos por locus) (Cuadro 2). La H_o varió de 0.155 a 0.191, con un promedio de 0.166, mientras que la H_e tuvo valores entre 0.321 y 0.346, con un valor promedio de 0.335 (Cuadro 2). En este caso el análisis de ANOVA realizado para comparar tanto los valores de H_o como los valores de H_e entre las tres poblaciones estudiadas mostró que no existen diferencias significativas entre éstos.

Cuadro 2. Medidas de variación genética estimadas para las poblaciones estudiadas de *Neobuxbaumia macrocephala*, *Neobuxbaumia tetetzo* y *Neobuxbaumia mezcalaensis*. N=número de individuos muestreados por población, A=número promedio de alelos por locus, P=porcentaje de loci polimórficos, H_o =heterocigocidad observada, H_e =heterocigocidad esperada. Los valores entre paréntesis corresponden a los errores estándar.

Especie y población	N	A	P	H_o	H_e
<i>Neobuxbaumia macrocephala</i>					
Volcancillo	32.77	2.18	64.706	0.155 (0.039)	0.321 (0.065)
San Juan Raya	32.77	2.18	64.706	0.152 (0.037)	0.338 (0.064)
San Esteban Neocoxcalco	33.82	2.12	64.706	0.191 (0.044)	0.346 (0.067)
Promedio		2.79	64.71	0.166	0.335
<i>Neobuxbaumia tetetzo</i>					
Jardín Botánico	35	2.18	58.82	0.183 (0.044)	0.260 (0.060)
Santiago Quiotepec	35	2.12	64.71	0.181 (0.043)	0.275 (0.062)
San Pedro Totolapan	32.94	2.24	70.59	0.361 (0.071)	0.386 (0.065)
Promedio		2.18	64.71	0.242	0.307
<i>Neobuxbaumia mezcalaensis</i>					
Acatepec	33	2.29	76.47	0.333 (0.063)	0.39 (0.072)
Yosocuta	35	2.29	76.47	0.319 (0.055)	0.388 (0.075)
Guerrero	35	2.29	76.47	0.356 (0.060)	0.418 (0.076)
Promedio		2.29	76.47	0.336	0.402

En *N. tetetzo*, el 58.82% de los loci analizados fueron polimórficos (i.e., 10 de 17 loci) en el Jardín Botánico, en la población de Santiago Quiotepec del 64.71% de los loci fueron polimórficos (i.e., 11 de 17 loci), mientras que en la población del

San Pedro Totolapan cinco de los 17 *loci* analizados resultaron monomórficos (Cuadro 2). Los valores de A oscilaron entre 2.12 y 2.24, con un promedio de 2.18; mientras que la H_o varió entre 0.181 y 0.361 (promedio= 0.242) y la H_e alcanzó valores de entre 0.260 y 0.386 (promedio= 0.307) (Cuadro 2). El análisis de ANOVA mostró la existencia de diferencias significativas entre los valores de H_o de las poblaciones del Jardín Botánico vs. San Pedro Totolapan ($F= 4.887$, $g.l.= 1$, $p= 0.034$) y Santiago Quiotepec vs. San Pedro Totolapan ($F= 5.080$, $g.l.= 1$, $p= 0.031$); mientras que no hubo diferencias significativas entre los valores de H_e .

En lo que se refiere a *N. mezcalaensis*, el 76.47% de los *loci* analizados resultaron polimórficos en las tres poblaciones (*i.e.*, 13 de 17 *loci*), con un número promedio de alelos por *locus* de 2.29 en todas las poblaciones (Cuadro 2). La heterocigocidad observada (H_o), varió entre 0.319 y 0.356 (promedio= 0.336), mientras que la heterocigocidad esperada (H_e) tuvo valores que fluctuaron entre 0.388 y 0.418 (promedio= 0.402) (Cuadro 2). El análisis de ANOVA realizado para comparar los valores de H_o entre las tres poblaciones estudiadas mostró que no existen diferencias significativas entre estos valores; esto mismo ocurrió al comparar los valores de H_e .

Analizando a las tres especies de manera comparativa, podemos ver que el valor promedio de P fue más alto en el caso de *N. mezcalaensis*, mientras que en el caso de *N. macrocephala* y *N. tetetzo* fue el mismo. Por otro lado, los valores promedio de A fueron muy semejantes entre *N. macrocephala* y *N. tetetzo*, en este caso *N. mezcalaensis* mostró el valor más alto. Además, en las tres especies se encontraron valores de H_o más bajos que los de H_e . El análisis de ANOVA mostró que los valores de H_o de *N. macrocephala* fueron significativamente menores que los encontrados en *N. tetetzo* ($F= 4.769$, $g.l.= 1$, $p= 0.031$) y en *N. mezcalaensis* ($F= 6.243$, $g.l.= 1$, $p= 0.014$). Por último, según el análisis de ANOVA el valor promedio de H_e de *N. mezcalaensis* fue significativamente mayor que el encontrado para *N. tetetzo* ($F= 4.963$, $g.l.= 1$, $p= 0.028$).

En lo que se refiere a la distribución de la variabilidad genética entre las tres poblaciones de cada especie (estructura genética), pudo observarse que en *N. macrocephala* los valores de f ($F_{IS} = 0.501$) y F ($F_{IT} = 0.516$) fueron positivos y diferentes de cero para todos los *loci* polimórficos (Cuadro 3), lo que indica un exceso de homócigos (o un déficit de heterócigos) a nivel poblacional y específico. En cuanto a los valores de θ para esta especie ($F_{ST} = 0.0174$, IC 95% = -0.0025-0.0459), 10 de los 11 *loci* polimórficos analizados no difirieron significativamente de cero (Cuadro 3), lo que indica que no existe diferenciación genética entre las tres poblaciones estudiadas. El valor estimado de Nm para esta especie fue de 6.27.

En el caso de *N. tetetzo*, nueve de los 13 valores de f fueron positivos y distintos de cero ($F_{IS} = 0.218$), mientras en los valores de F ($F_{IT} = 0.369$) se encontró que diez de los 13 *loci* polimórficos presentaron valores positivos y diferentes de cero (Cuadro 4), lo que indica un exceso de homócigos a nivel poblacional y específico. En esta especie, seis de los 13 *loci* analizados presentaron valores de θ diferentes de cero (Cuadro 4), con un valor promedio de $F_{ST} = 0.193$ (IC 95% = 0.032-0.399). Lo anterior indica que existe una diferenciación moderada entre las poblaciones estudiadas de esta especie, para la cual el valor estimado de Nm fue de 1.37.

Cuadro 3. Valores estimados de los parámetros F de Wrigth para los 11 *loci* polimórficos de las tres poblaciones estudiadas de *Neobuxbaumia macrocephala*. I.C.= intervalo de confianza al 95%, ns= no difiere significativamente de cero; los asteriscos indican que el valor difiere significativamente de cero (*= $p < 0.05$, **= $p < 0.025$, ***= $p < 0.01$, ****= $p < 0.001$).

<i>Locus</i>	$F_{IS} (f)$	$F_{IT} (F)$	$F_{ST} (\theta)$
PGI	0.4729****	0.4872****	0.0272 ns
ACPH	0.8207****	0.8451****	0.1357****
MDH	0.5373****	0.5527****	0.0332 ns
GDH	0.6044****	0.6110****	0.0166 ns
MNR	0.2349****	0.2631****	0.0369 ns
NADH	0.4879****	0.4891****	0.0024 ns
EST	0.6302****	0.6285****	-0.0047 ns
PGM	0.5111****	0.5070****	-0.0084 ns
G-6PD	0.2950****	0.2837****	-0.0161 ns
ME	0.7299****	0.7244****	-0.0201 ns
ADH	0.4596****	0.4592****	-0.0008 ns
Promedio	0.5070	0.5155	0.0174
SD	0.0529	0.0541	0.0124
I.C. 95%	0.4105-0.6123	0.4174-0.6248	-0.0025-0.0459

Nota: El valor de F_{IS} es el coeficiente de endogamia, mientras que el de F_{IT} es el coeficiente de endogamia del individuo con respecto a la población y, el de F_{ST} se refiere al nivel de diferenciación genética entre poblaciones.

Cuadro 4. Valores estimados de los parámetros F de Wright para los 11 *loci* de las tres poblaciones estudiadas de *Neobuxbaumia tetetzo*. I.C.= intervalo de confianza al 95%, ns= no difiere significativamente de cero; los asteriscos indican que el valor difiere significativamente de cero (*= $p < 0.05$, **= $p < 0.025$, ***= $p < 0.01$, ****= $p < 0.001$).

<i>Locus</i>	$F_{IS} (f)$	$F_{IT} (F)$	$F_{ST} (\theta)$
PGI	0.6546****	0.6712****	0.0479 ns
ACPH	0.2127****	0.2624****	0.0632 ns
MDH	0.3932****	0.4536****	0.0994***
GDH	0.0016 ns	0.1271****	0.1257***
MNR	-0.0183 ns	0.0394ns	0.0566 ns
NADH	0.3526****	0.3827****	0.0466 ns
EST	0.3322****	0.3521****	0.0299 ns
PGM	0.3276****	0.3780****	0.0749*
G-6PD	0.2986****	0.5167****	0.3109****
ME	0.0711**	0.1054***	0.0369ns
ADH	-0.0439 ns	-0.0528 ns	-0.0086 ns
PGD	1.0000****	1.0000****	1.0000****
LAP	-1.0000ns	0.0098ns	0.5049ns
Promedio	0.2184	0.3693	0.1930
SD	0.0805	0.0951	0.1000
I.C. 95%	0.0476-0.3617	0.2071-0.5453	0.0622-0.3992

Para *N. mezcalaensis*, el valor promedio de f (F_{IS}) fue de 0.159, encontrando que 10 de los 15 loci analizados presentaron valores positivos y diferentes de cero, al igual que para F (F_{IT}), en donde el promedio fue de 0.239 (Cuadro 5). Lo anterior indica que en esta especie también existe un exceso de homocigos a nivel poblacional y específico. El valor promedio de θ en esta especie fue de 0.051 (IC 95%= 0.0259-0.1862 - Cuadro 5), lo cual sugiere que existe cierta estructuración de la variabilidad genética entre las poblaciones de *N. mezcalaensis* estudiadas, es decir, hay una diferenciación moderada entre las poblaciones estudiadas de esta especie. El valor estimado de Nm en *N. mezcalaensis* fue de 2.08.

Cuadro 5. Valores estimados de los parámetros F de Wrigth para los 11 loci de las tres poblaciones estudiadas de *Neobuxbaumia mezcalaensis*. I.C.= intervalo de confianza al 95%, ns= no difiere significativamente de cero; los asteriscos indican que el valor difiere significativamente de cero (*= $p < 0.05$, **= $p < 0.025$, ***= $p < 0.01$, **** $p < 0.001$).

<i>Locus</i>	F_{IS} (f)	F_{IT} (F)	F_{ST} (θ)
PGI	0.6759****	0.6823****	0.0199ns
ACPH	0.5778****	0.5810****	0.0074 ns
MDH	-0.4143 ns	-0.3432 ns	0.0503 ns
GDH	0.6350****	0.6474****	0.0338 ns
MNR	0.5797****	0.5845****	0.0113 ns
NADH	0.4694****	0.4765****	0.0134ns
EST	0.5751****	0.5658****	-0.0220 ns
PGM	0.4372****	0.4269****	-0.0183 ns
G-6PD	0.1886***	0.1771****	- 0.0142 ns
ME	0.2037****	0.1944****	-0.0117 ns

ADH	0.3255****	0.3235****	-0.0030ns
IDH	-1.0000ns	-0.3246ns	0.3377****
PGD	-1.0000ns	-0.0047ns	0.4977****
DIA	-1.0000ns	-0.0047ns	0.4977****
SOD	-1.0000ns	-0.3246ns	0.3377****
Promedio	0.1587	0.2390	0.0954
SD	0.1362	0.1008	0.0416
I.C. 95%	-0.1305-0.3960	0.0419-0.4244	0.0259-0.1862

Al comparar las tres especies el valor de F_{ST} fue de 0.3571 (SD= 0.0904, IC_{95%}= 0.2021-0.5279) lo que implica que las tres especies están diferenciadas entre sí, es decir, que son tres especies diferentes y no ecotipos.

Las distancias genéticas de Nei (1978) observadas entre las poblaciones de *N. macrocephala* oscilaron entre 0.010 y 0.029 (Cuadro 6). En el caso de *N. tetetzo*, los valores de las distancias genéticas se encontraron entre 0.069 y 0.194, mientras que para *N. mezcalaensis* se estimaron distancias genéticas de 0.011 a 0.019 (Cuadro 6).

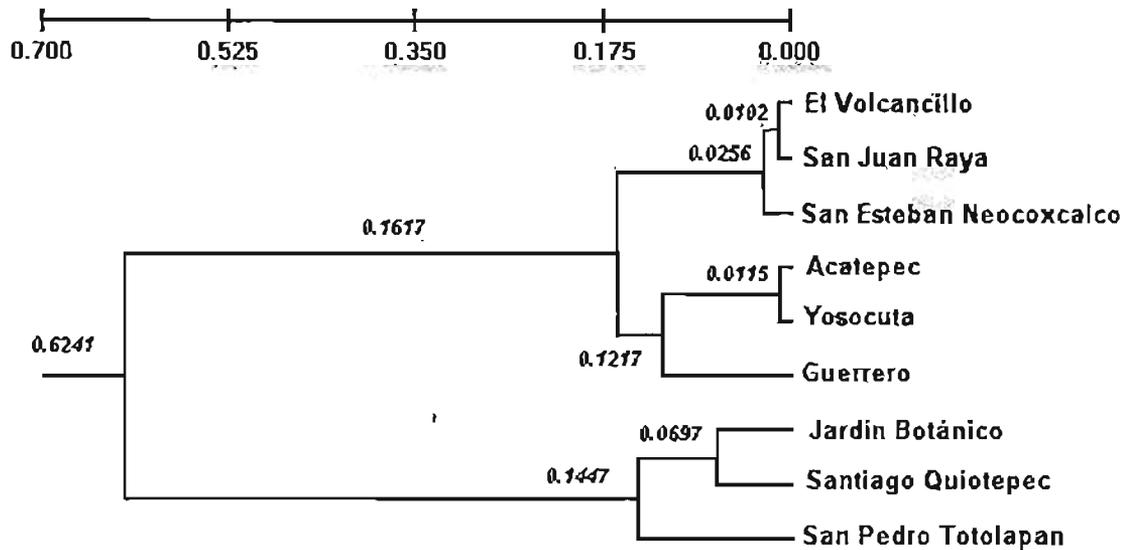
Cuadro 6. Matrices de distancias genéticas (según Nei 1978) entre pares de poblaciones (por encima de la diagonal) y distancias geográficas, en kilómetros (por debajo de la diagonal), para las poblaciones de *N. macrocephala*, *N. tetetzo* y *N. mezcalaensis*.

Especie	Pares de Poblaciones		
<i>Neobuxbaumia macrocephala</i>			
	A	B	C
A	–	0.0102	0.0296
B	13.027	–	0.0217
C	37.836	34.361	–
<i>Neobuxbaumia tetetzo</i>			
	A	B	C
A	–	0.0958	0.1936
B	69.067	–	0.0954
C	222.649	156.171	–
<i>Neobuxbaumia mezcalaensis</i>			
	A	B	C
A	–	0.0110	0.0191
B	59.908	–	0.0134
C	213.632	178.970	–

Nota: Las poblaciones de *N. macrocephala* corresponden a: A) Volcancillo, B) San Juan Raya, C) San Esteban Neocoxcalco, para *N. tetetzo* las poblaciones son: A) Jardín Botánico, A) Santiago Quiotepec, C) San Pedro Totolapan y, finalmente en el caso de *N. mezcalaensis* las poblaciones son: A) Acatepec, B) Yosocuta y C) Guerrero.

El fenograma construido para las tres especies muestra en los tres casos, la formación de dos grupos, sustentados por un alto porcentaje de remuestreo (Fig. 2). En el caso de *N. macrocephala*, se distingue un grupo formado por las poblaciones de El Volcancillo y San Juan Raya y otro grupo con la población de San Esteban Neocoxcalco, que es la más distante con respecto a las dos anteriores (Fig. 2). Para *N. tetezo*, el primer grupo lo forman las poblaciones del Jardín Botánico y Santiago Quiotepec, y el segundo grupo la población de Totolapan que, de nuevo, es la más retirada (Fig. 2). Por último, en *N. mezcalaensis* se forma un grupo con las poblaciones de Acatepec y Yosocuta y otro con la población de Guerrero, la cual se encuentra a gran distancia de las dos anteriores (Fig. 2). Además podemos observar que *N. macrocephala* y *N. mezcalaensis* forman un grupo, mientras que *N. tetezo* queda como un grupo separado, este arreglo coincide con las diferentes propuestas filogenéticas que distintos autores han reportado para estas especies. Así, vemos que el fenograma refleja la diferenciación entre poblaciones como una función de la distancia entre ellas.

Figura 2. Fenograma construido mediante el algoritmo UPGMA basado en las distancias genéticas mínimas de Nei (1978) entre las poblaciones de *N. macrocephala*, *N. mezcalaensis* y *N. tetetzo*. En negritas se muestra la distancia del nodo.



Nota: *N. macrocephala*: Volcancillo, San Juan Raya, San Esteban Neocoxcalco; *N. tetetzo*: Jardín Botánico, Santiago Quiotepec, San Pedro Totolapan; *N. mezcalaensis*: Acatepec, Yosocuta, Guerrero.

En el Cuadro 7 se muestran los resultados encontrados para el análisis realizado para conocer la posible existencia de cuellos de botella recientes en las tres poblaciones estudiadas de *Neobuxbaumia macrocephala*. Se encontró que en las poblaciones de El Volcancillo y San Juan Raya dos de 11 loci polimórficos mostraron valores de H_E significativamente mayores que los referentes a H_{eq} ; mientras que en el caso de la población de San Esteban Neocoxcalco cuatro de doce loci polimórficos mostraron valores de H_E significativamente mayores que los referentes a H_{eq} , en este caso la prueba de Wilcoxon señala una probabilidad de 0.005 para la población de El Volcancillo, 0.002 para la población de San Juan Raya y 0.052 para la población de San Esteban Neocoxcalco; lo que indica que estas tres poblaciones han atravesado un cuello de botella recientemente.

Cuadro 7. Análisis de la variabilidad genética para detectar cuellos de botella recientes mediante el programa BOTTLENECK, para las tres poblaciones de *Neobuxbaumia macrocephala*.

Población	Locus	H_E	H_{eg}	Probabilidad (P)
El Volcancillo	PGI	0.526	0.351	0.192
	EST	0.275	0.208	0.305
	G6PDH	0.612	0.352	0.060
	MDH	0.246	0.349	0.347
	ME	0.627	0.350	0.042
	PGM	0.610	0.348	0.057
	DIA	0.416	0.203	0.186
	GOT	0.490	0.347	0.287
	IDH	0.622	0.353	0.049
	ADH	0.481	0.350	0.318
	GDH	0.550	0.350	0.136
San Juan Raya	PGI	0.510	0.460	0.477
	EST	0.432	0.208	0.179
	G6PDH	0.547	0.348	0.136
	MDH	0.425	0.349	0.415
	ME	0.541	0.350	0.157
	PGM	0.675	0.352	0.003
	DIA	0.388	0.205	0.222
	GOT	0.562	0.349	0.118
	IDH	0.601	0.350	0.048
	ADH	0.409	0.351	0.276
	GDH	0.573	0.354	0.106
LAP	0.060	0.206	0.331	
San Esteban Neocoxcalco	PGI	0.335	0.349	0.466
	EST	0.503	0.204	0.044
	G6PDH	0.596	0.348	0.070
	MDH	0.381	0.202	0.220
	ME	0.667	0.347	0.006
	PGM	0.674	0.348	0.003
	DIA	0.479	0.200	0.941
	GOT	0.531	0.350	0.181
	IDH	0.618	0.348	0.050
	ADH	0.556	0.349	0.127
	GDH	0.548	0.353	0.143
PGD	0.029	0.203	0.220	

Discusión

Los valores de variabilidad genética encontrados para *N. macrocephala*, *N. tetetzo* y *N. mezcalaensis* resultaron ser altos en comparación con los reportados para otras especies raras, o con características ecológicas similares (Cuadro 8). Al comparar los resultados de este trabajo con lo encontrado en otras cactáceas columnares, también se observa que la variabilidad genética es alta en las tres especies de *Neobuxbaumia* estudiadas (Cuadro 8). Estos altos valores de variabilidad genética seguramente están relacionados con la prolongada longevidad de los organismos de estas especies, con el hecho de que presentan fertilización cruzada y que sus principales polinizadores y dispersores de semillas son murciélagos, que son animales que se desplazan a grandes distancias. Estos hallazgos confirman la hipótesis que se había planteado al inicio de este trabajo en cuanto a la variabilidad genética global de las tres especies.

Con respecto a la hipótesis de que el nivel de variabilidad genética de cada especie estaría asociado con su nivel de rareza, no se obtuvo lo esperado. En contraste con lo esperado la especie con menor variabilidad fue *N. tetetzo* ($H_e=0.307$), la cual presenta un nivel intermedio de rareza en comparación con las otras dos especies. Así, no hubo diferencias significativas entre los valores de la heterocigocidad esperada (H_e) de la especie más rara (*N. macrocephala*) y las otras dos especies (*N. tetetzo* y *N. mezcalaensis*). Sin embargo, *N. tetetzo* (nivel intermedio de rareza) tuvo una H_e significativamente menor ($F= 4.463$, $p= 0.028$) que la encontrada en *N. mezcalaensis* (especie más común). En cuanto a la heterocigocidad observada (H_o) *N. macrocephala* ($H_o= 0.166$), la especie más rara, como esperábamos presentó un valor significativamente menor que el encontrado en *N. tetetzo* ($H_o= 0.333$ $F= 4.769$, $p= 0.031$) y en *N. mezcalaensis* ($H_o=0.336$, $F= 6.243$, $p= 0.14$).

Cuadro 8. Comparación de los niveles promedio de variación genética entre cactáceas columnares y otras especies vegetales con características ecológicas y de historia de vida semejantes. %P=Porcentaje de *loci* polimórficos, A=número promedio de alelos/*locus* polimórfico, Ho= heterocigosis observada, He=heterocigosis esperada, θ (G_{ST}) =diferenciación entre poblaciones.

Especie	Variación genética intra-poblacional				Variación genética inter-poblacional	
	%P	A	He	Ho	f	θ (G_{ST})
Leñosas de vida larga ¹	65.0	2.22	0.177	--	--	0.228
De distribución amplia ¹	67.0	2.11	0.257	--	--	0.033
De distribución restringida ¹	59.5	2.08	0.163	--	--	0.132
De polinización cruzada (por animales) ¹	65.5	2.18	0.211	--	--	0.099
Dispersión (por ingestión) ¹	64.8	2.18	0.225	--	--	0.099
Cactáceas Columnares:						
<i>Stenocereus griceus</i> ¹	57.1	2.36	0.167	0.139	0.202	0.096
<i>Stenocereus thurberi</i> ¹	62.4	2.36	0.169	0.157	0.036	0.128
<i>Stenocereus gummosus</i> ⁵	81.8	2.20	0.290	0.103	0.608	0.102
<i>Stenocereus eruca</i> ⁴	46.2	1.48	0.154	0.040	0.739	0.069
<i>Pereskia guamacho</i> ¹	63.4	2.42	0.202	0.169	0.196	0.112
<i>Pachycereus pringlei</i> ¹	62.1	2.50	0.200	--	--	0.076
<i>Melocactus curvispinus</i> ³	89.5	3.82	0.145	--	0.348	0.193
<i>Lophocereus schottii</i> ²	50.0	2.30	0.151	0.142	0.009	0.352
<i>Carnegiea gigantea</i> ¹	53.7	2.20	0.116	0.110	0.057	0.075
<i>Neobuxbaumia macrocephala</i>	64.71	2.16	0.335	0.166	0.507	0.017
<i>Neobuxbaumia tetetzo</i>	64.71	2.18	0.307	0.242	0.257	0.075
<i>Neobuxbaumia mezcalaensis</i>	76.47	2.29	0.402	0.336	0.372	0.051

Nota: Los valores reportados de variación genética fueron tomados de ¹Hamrick *et al.* (2002), ²Nason *et al.* (2002), ³Nassar *et al.* (2001), ⁴Clark-Tapia (2000), y ⁵Clark-Tapia y Molina-Freaner (2003).

El hecho de que la especie más rara incluida en este estudio, *N. macrocephala*, presente mayor variabilidad genética (H_e) que su congénere *N. tetetzo*, la cual es más abundante y tiene un área de distribución considerablemente mayor, coincide con resultados reportados por otros trabajos donde se comparan especies congéneres con diferentes niveles de rareza y en las que también se encuentran una correspondencia inusual entre tamaño poblacional y la distribución geográfica, en relación con la variabilidad genética (Davis 1976, 1981, Lagercrantz y Ryman 1990, Lewis y Crawford 1995). Estos autores sugieren diferentes explicaciones para este fenómeno, basadas principalmente en factores históricos que pueden explicar dicho patrón. La reducción en el tamaño poblacional de *N. macrocephala* en tiempos recientes es una hipótesis que se basa en la sugerencia de que los cambios en las propiedades edáficas que se dan a través de periodos largos de tiempo (*i.e.*, cientos o miles de años), modifican el suelo de tal manera que van cambiando su capacidad para mantener diferentes especies vegetales (McAuliffe 1994, Parker 1995). El hecho de que *N. macrocephala* esté asociada a características edáficas particulares, la hace especialmente vulnerable a desaparecer de ciertas localidades conforme los suelos se van desarrollando (Ruedas-Medina 2003). Así, se puede explicar que se dé una disminución de lo que alguna vez fueron poblaciones más densas, y que por lo tanto estas poblaciones hayan sufrido cuellos de botella los que se confirma con los resultados encontrados con el análisis realizado con el programa Bottleneck (McAuliffe 1994, Valiente-Banuet *et. al* 1995, Nassar *et al.* 2001).

Cuadro 8. Valores estimados para el parámetro Φ_{ST} , homólogo a F_{ST} (θ), por diversos autores para las tres especies del género *Neobuxbaumia* estudiadas en este trabajo. Estos valores se estimaron con la técnica de RAPDs.

Especie	Φ_{ST}	Nem	Estructuración	Referencia
<i>Neobuxbaumia macrocephala</i>	0.106	1.19	NO	Alejos (2002)
<i>Neobuxbaumia tetetzo</i>	0.288	0.47	SI	Chávez (2000)
<i>Neobuxbaumia mezcalaensis</i>	0.081	1.81	NO	Rivera (2003)

En relación con lo anterior, en general la variabilidad genética frecuentemente está asociada al tamaño poblacional: a mayor tamaño poblacional, mayor variabilidad genética. Esta tendencia se observó en las poblaciones de *Neobuxbaumia* estudiadas. Al comparar la H_e entre las diferentes poblaciones de las tres especies se observa que su valor disminuye conforme decrece la densidad poblacional.

En las tres especies, los valores de H_o fueron menores que los de H_e , lo que implica un déficit real en la proporción de heterócigos con respecto a lo que se esperaría de acuerdo al equilibrio de Hardy-Weinberg. Este resultado, aunado al hecho de que los valores de F_{IS} (f) y F_{IT} (F) que se encontraron para *N. macrocephala* ($F_{IS}= 0.507$, $I.C.= 0.416-0.612$; $F_{IT}= 0.515$, $I.C.= 0.417-0.625$) y *N. tetetzo* ($F_{IS}= 0.218$, $I.C.= 0.048-0.362$; $F_{IT}= 0.369$, $I.C.= 0.207-0.545$) fueron positivos y significativamente diferentes de cero, sugieren cierto nivel de endogamia a nivel intra-poblacional en estas especies. Estos valores son altos en comparación con otras especies de fertilización cruzada, y polinizadas y dispersadas por animales (Cuadro 7). Sin embargo, no es sorprendente que se encuentren niveles moderados a altos de endogamia en estas especies, puesto que sus flores aparentemente se mantienen receptivas una sola noche, y es

posible que el número de flores abiertas en una misma noche sea relativamente reducido. Por esta razón, los donadores potenciales de polen son muy pocos en comparación con el total de los posibles "padres" presentes en una población (Schoen y Clegg 1984, 1986, Eguiarte *et. al* 1992). Este proceso se acentúa en el caso de *N. macrocephala* a causa del reducido tamaño de sus poblaciones (260 ind/ha), mientras que las densidades poblacionales de *N. tetetzo* es un orden de magnitud mayor (695 a 2260 ind/ha).

Los resultados que se refieren al nivel de diferenciación genética entre las poblaciones (estructura genética) de cada una de estas tres especies son similares, a grades rasgos, con los obtenidos por otros autores utilizando RAPDs. Por ejemplo, los valores encontrados en este trabajo para el parámetro θ (F_{ST}) en *N. macrocephala* y en *N. tetetzo* resultaron similares a los reportados por Alejos-Velázquez (2002) y Chávez-Sandoval (2000), respectivamente (Cuadro 8). Sin embargo, Rivera-Montoya (2003) reporta que no existe estructuración genética en *N. mezcalaensis* (Cuadro 8), es decir, no encuentra diferenciación entre las poblaciones que ella estudió, lo cual contrasta con los resultados del presente trabajo. Esto pudo deberse a que Rivera-Montoya (2003) se limitó a estudiar poblaciones de esta especie en un área geográfica más reducida que la abordada por nuestro trabajo y al hecho de haber trabajado con marcadores moleculares como los RAPDs. De hecho, ella menciona que las muestras de *N. mezcalaensis* provenientes del interior del Valle de Tehuacán podrían considerarse como una sola población. Sin embargo, nosotros incluimos poblaciones de *N. mezcalaensis* localizadas a distancias mucho mayores, incluso en el estado de Guerrero.

Así, en cuanto a la diferenciación entre las poblaciones de una misma especie (estructura genética), los valores encontrados de θ (F_{ST}) en el caso de *N. mezcalaensis* y *N. tetetzo* fueron bajos, aunque resultaron ser significativamente diferentes de cero (*N. tetetzo* $\theta = 0.0750$, IC 95% = 0.0452-0.1177 y *N. mezcalaensis* $\theta = 0.0515$, IC 95% = 0.0056-0.1063). La única especie que mostró un valor de θ estadísticamente indistinguible de cero fue *N. macrocephala* ($\theta =$

0.0174, IC 95%= -0.0024-0.0439), es decir, fue la única especie que no mostró diferenciación entre poblaciones o estructuración genética. Estos resultados pueden estar asociados a la acción de la selección homogeneizadora, al tratarse de poblaciones que comparten hábitats similares; o bien, podrían tener que ver con niveles altos de flujo génico entre poblaciones. En este caso la segunda opción parece más plausible, pues las tres poblaciones muestreadas de *N. macrocephala* se encuentran relativamente cercanas (sobre todo las de El Volcancillo y San Juan Raya), ya que se trata de una especie con un área de distribución muy restringida. De hecho, el valor estimado de flujo génico entre las poblaciones de esta especie fue el más alto ($Nm=6.27$), seguramente promovido por la alta movilidad de los murciélagos que actúan como polinizadores y dispersores de semillas. Se ha reportado que estos animales pueden abarcar áreas de hasta 200 km² en una semana (Rojas 1996). En *N. tetetzo* y *N. mezcalaensis* el flujo génico estimado también resultó ser elevado ($Nm=1.37$ y $Nm= 2.08$, respectivamente), a pesar de que la distancia entre las poblaciones muestreadas de estas especies fue mucho mayor que para *N. macrocephala*. La limitación en el flujo génico entre las poblaciones de cada una de estas dos especies podría estar relacionada no sólo con las distancias entre ellas, sino también con el hecho de que estas especies presentan un comportamiento reproductivo “intermitente”, con años en los que prácticamente no se observan flores y años en los que se presenta una reproducción masiva (Esparza-Olguín y Valverde 2003), por lo que es posible que haya años en los cuales se reduzca drásticamente el flujo génico.

Finalmente, al evaluar la variabilidad genética de las tres especies estudiadas de *Neobuxbaumia* con las herramientas utilizadas, podemos concluir que en las tres existen niveles altos de variabilidad genética, un exceso de homócigos debido quizá a un cierto nivel de endogamia y una baja diferenciación entre poblaciones debida a un alto flujo génico. Las diferencias observadas entre las especies en cuanto a la estructuración de la variabilidad genética parecen estar asociadas a la mayor o menor cercanía entre las poblaciones muestreadas de cada especie y,

por lo tanto, son reflejo del tamaño de las áreas de distribución de cada una de ellas. En este sentido, los diversos patrones observados en la variabilidad genética de las tres especies parecen ser una consecuencia (y no una causa) de sus diferentes niveles de rareza.

Apéndice 1. Frecuencias alélicas de los once *loci* analizados en cada una de las tres poblaciones estudiadas para *N. macrocephala*, *N. tetetzo* y *N. mezcalaensis*.

<i>Locus</i>	Alelo	<i>Neobuxbaumia macrocephala</i>			<i>Neobuxbaumia tetetzo</i>			<i>Neobuxbaumia mezcalaensis</i>		
		A	B	C	D	E	F	G	H	I
PGI	1	0.3333	0.3333	0.1515	0.1429	0.2857	0.1515	0.7727	0.3286	0.2714
	2	0.6061	0.6212	0.8030	0.1286	0.1857	0.3788	0.1970	0.2286	0.3714
	3	0.0606	0.0455	0.0455	0.7286	0.5286	0.4697	0.0303	0.4429	0.3571
ACPH	1	0.8387	0.6935	0.4545	0.1541	0.0857	0.3030	0.7879	0.7143	0.6286
	2	0.1613	0.3065	0.5455	0.8429	0.9143	0.6970	0.2121	0.2857	0.3714
MDH	1	0.5156	0.5606	0.3088	0.1714	0.4857	0.5909	0.3485	0.5714	0.2857
	2	0.3281	0.3788	0.5441	0.5000	0.3714	0.1970	0.3636	0.3286	0.3857
	3	0.1563	0.0606	0.1471	0.3286	0.1429	0.2121	0.2879	0.1000	0.3286
GDH	1	0.8636	0.7121	0.7500	0.0714	0.0857	0.2969	0.3030	0.1429	0.3714
	2	0.1061	0.2727	0.2500	0.8571	0.8429	0.5000	0.6061	0.7714	0.5286
	3	0.0303	0.0152	0.0000	0.0714	0.0714	0.2031	0.0909	0.0857	0.1000
MNR	1	0.4242	0.5758	0.2941	0.1000	0.1286	0.3333	0.4545	0.4717	0.3000
	2	0.4242	0.3636	0.4118	0.8286	0.7429	0.5909	0.1212	0.1429	0.1143
	3	0.1515	0.0606	0.2941	0.0714	0.1286	0.0758	0.4242	0.3857	0.5857
NADH	1	0.5152	0.3548	0.3382	0.6000	0.5000	0.2727	0.2121	0.3714	0.4286
	2	0.1515	0.2903	0.2941	0.2571	0.3429	0.4394	0.7273	0.5857	0.1286
	3	0.3333	0.3548	0.3676	0.1429	0.1571	0.2879	0.0606	0.0429	0.4429
EST	1	0.7121	0.7424	0.6176	0.2714	0.2714	0.4545	0.6818	0.7143	0.6857
	2	0.2879	0.2576	0.3824	0.7286	0.7286	0.5455	0.3182	0.2857	0.3143

PGM	1	0.3333	0.4394	0.3824	0.6429	0.6714	0.3333	0.2121	0.2429	0.2429
	2	0.0303	0.0606	0.441	0.2857	0.2857	0.5000	0.7424	0.7000	0.6857
	3	0.6364	0.5000	0.5735	0.0714	0.0429	0.1667	0.0455	0.0571	0.0714
G-6PD	1	0.3594	0.3788	0.3088	0.0000	0.0714	0.3788	0.3182	0.2000	0.1429
	2	0.4844	0.5000	0.5147	1.0000	0.9286	0.5152	0.5152	0.5714	0.4571
	3	0.1563	0.1212	0.1765	0.0000	0.0000	0.1061	0.1667	0.2286	0.4000
ME	1	0.6364	0.6364	0.5882	0.3286	0.2429	0.2576	0.4242	0.3429	0.3857
	2	0.3485	0.3182	0.3088	0.3143	0.4143	0.5909	0.4545	0.5429	0.5000
	3	0.0152	0.0455	0.1029	0.3571	0.3429	0.1515	0.1212	0.1143	0.1143
ADH	1	0.3485	0.4242	0.5152	0.1429	0.1000	0.0909	0.4091	0.4286	0.2857
	2	0.5758	0.5000	0.4394	0.7714	0.8286	0.8182	0.5000	0.5000	0.5857
	3	0.0758	0.0758	0.0455	0.0857	0.0714	0.0909	0.0909	0.0714	0.1286

Nota: A=Volcancillo, B=San Juan Raya, C=San Esteban Neocoxcalco, D=Jardín Botánico, E=Santiago Quiotepec, F=Santiago Domingullo, G=Acatepec, H=Yosocuta, I=Guerrero.

Apéndice 2. Resultados de la prueba exacta de Fisher (RxC) para probar si existen diferencias a nivel de las frecuencias alélicas entre las poblaciones de cada una de las tres especies de *Neobuxbaumia* estudiadas.

Neobuxbaumia macrocephala

Locus	p	SE
PGI	0.0729	0.0096
ACPH	0.0000	0.0000
MDH	0.0095	0.0025
GDH	0.0192	0.0038
MNR	0.0011	0.0008
NADH	0.1509	0.0184
EST	0.2577	0.0156
PGM	0.6135	0.0071
G-6PD	0.8824	0.0147
ME	0.2895	0.0205
ADH	0.3862	0.0267

Resultados para todos los *loci*: $X^2=68.005$, d.f.= 22, p=0.0000

Neobuxbaumia tetetzo

<i>Locus</i>	p	SE
--------------	---	----

PGI	0.0019	0.0016
ACPH	0.0039	0.0015
MDH	0.0000	0.0000
GDH	0.0000	0.0000
MNR	0.0043	0.0010
NADH	0.0038	0.0021
EST	0.0403	0.0076
PGM	0.0000	0.0000
G-6PD	0.0000	0.0000
ME	0.0145	0.0055
ADH	0.8740	0.0076

Resultados para todos los *loci*: $X^2=140.059$, d.f.= 22, $p=0.0000$

Neobuxbaumia mezcalaensis

<i>Locus</i>	p	SE
PGI	0.0000	0.0000
ACPH	0.1433	0.0108

MDH	0.0009	0.0005
GDH	0.0335	0.0043
MNR	0.1635	0.0167
NADH	0.0000	0.000
EST	0.9268	0.0035
PGM	0.9572	0.0039
G-6PD	0.0155	0.0077
ME	0.8713	0.0057
ADH	0.3973	0.0262

Resultados para todos los *loci*: $X^2=78.645$, d.f.= 22, $p=0.0000$

Bibliografía

- Alejos-Velázquez L.P. 2002. *Estudio de la estructura poblacional de Neobuxbaumia macrocephala en Tehuacán-Cuicatlán, Puebla mediante el uso de marcadores moleculares*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Estudios Profesionales Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Arias-Montes S., Gama-López S. y Guzmán-Cruz L.U. 1997. *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Fascículo 14. Cactaceae A.L. Juss.* Instituto de Biología UN.A.M.
- Barret S.C.H. y Kohn J.R. 1991. Genetic and evolutionary consequences of small population size in plants: implications for conservation. En: Falk D.A., Holsinger K.E. (eds) *Genetics and Conservation of Rare Plants*. Oxford University Press, New York. Pp 3-30.
- Broadhurst L. y Coates D. 2002. Genetic diversity within and divergence between rare and geographically widespread taxa of the *Acacia acuminata* Benth. (Mimosaceae) complex. *Heredity* 88:250-257.

- Chávez-Sandoval B.E. 2000. *Estudio de la variabilidad genética poblacional del cactus columnar Neobuxbaumia tetetzo en el valle de Zapotillán de las Salinas Puebla, México*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Estudios Profesionales Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Clark-Tapia R. 2000. Estructura genética de dos cactáceas columnares del Desierto Sonorense *Stenocereus gummosus* y *S. eruca* (Cactaceae). Tesis de Maestría. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F., 75 pp.
- Clark-Tapia R. y Molina-Freaner F. 2003. The genetic structure of a columnar cactus with a disjunct distribution: *Stenocereus gummosus* in the Sonoran desert. *Heredity* 90:443-450.
- Coates D.J. 1988. Genetic diversity and population genetic structure in rare Chattering Grass Wattle, *Acacia anoma* Court. *Australian Journal of Botany* 36:273-286.
- Coates D.J. 1992. Genetic consequences of a bottleneck and spatial genetics structure in the triggerplant *Stylidium coroniforme* (Stylidiaceae). *Heredity* 69:512-520.
- Conkle M.T., Hodskiss P.D., Nunnally L.B. y Hunter S.C. 1982. *Starch gel electrophoresis of conifer seeds. A laboratory manual*. USDA Forestry Service Genetic Technical Rep. PSW-64.
- Davis M.B. 1976. Pleistocene biogeography of temperate deciduous forest. *Geoscience and Man* 13:13-26.
- Davis M.B. 1981. Quaternary history and the stability of forest communities. En: West D.C., Shugart K.K. y Botkin D.B. (eds) *Forest succession: concepts and application*. Springer-Verlag New York. pp. 132-153.
- Eguiarte L.E., Pérez-Nasser N. y Piñero D. 1992. Genetic structure, outcrossing rate and heterosis in *Astrocaryum mexicanum* (tropical palm): implications for evolution and conservation. *Heredity* 69:217-228.
- Ellstrand N.C. y Elam D.R. 1993. Population genetic consequences of small population size: Implications for plant conservation. *Annual Review in Ecology and Systematics* 24:217-242.
- Esparza-Olguín L., Valverde T., Vilchis-Anaya E. 2002. Demography analysis of a rare columnar cactus (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, Mexico. *Biological Conservation* 103: 249-259.
- Esparza-Olguín L. y 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.
- Esparza-Olguín L. 2004. ¿Qué sabemos de la rareza en especies vegetales?: un enfoque genético-demográfico. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 75:17-32
- Fernández M.N.O. 1999. *Análisis de la dinámica de comunidades vegetales con relación a la evolución del paisaje, en la zona semiárida de Coscatlán, Puebla*. Tesis de Maestría. Posgrado en Ciencias (Ecología y Ciencias Ambientales). Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Fisher M. y Matthies D. 1998. RAPD variation in relation to population size and plant fitness in the rare *Gentianella germanica* (Gentianaceae). *American Journal of Botany* 85:811-819.
- Gitzendanner M. y Soltis P.S. 2000. Patterns of genetic variation in rare and widespread plant congeners. *American Journal of Botany* 87:783-792.
- Godínez-Álvarez H. y Valiente-Banuet A. 1998. Germination and early seedling growth of Tehuacan Valley cacti species: the role of soils and seed ingestion by dispersers on seedling growth. *Journal of Arid Environments* 39:21-31.

- Godínez-Álvarez H., Valiente-Banuet A. y Valiente-Banuet L. 1999. Biotic interactions and the population dynamics of the long-lived columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo* in the Tehuacán Valley, Mexico. *Canadian Journal of Botany* 77:203-208.
- Hakim-Elahi A. 1976. *Temporal changes in the population structure of the slender wild oat (Avena barbata) as measured by allozymes polymorphisms*. PhD. dissertation, University of California, Davis, California.
- Haldane J.B.S. 1954. An exact test for randomness of mating. *Journal of Genetics* 52:631-635.
- Hamrick J.L. y Godt M.J.W. 1996. Effects of life history traits on genetic diversity in plant species. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B* 351:1291-1298
- Hamrick J.L., Nason J.D. y Fleming T.H. 2002. Genetic diversity in columnar cacti- En: Fleming T.H. y Valiente-Banuet A. (eds) *Evolution, Ecology and Conservation of Columnar Cacti and their Mutualists*. University of Arizona Press. Tucson , Az. pp122-133.
- Karron J.D., Linharth Y.B., Chaulk C.A. y Robertson C.A. 1988. Genetic structure of populations of geographically restricted and widespread species of *Astrogalus* (Fabaceae). *American Journal of Botany* 75:1114-1119.
- Karron J.D. 1997. Genetic consequences of different patterns of distribution and abundance. En: Kunin W.E. y Gaston K.G (eds). *The Biology of Rarity: Patterns, Causes and Consequenses of Rare-Common Differences*. Chapman and Hall. Londres
- Lagercrantz U. y Ryman N. 1990. Genetic structure of Norway sprud (*Picea abies*): concordance of morphological and allozymic variation. *Evolution* 44:38-53.
- Lande R. 1988. Genetics and demography in biological conservation. *Science* (Washington, D.C.) 241: 1455-1460
- Lande R. 1995. Mutation and conservation. *Conservation Biology* 9:782-791.
- Le Corre V., Dumolin S., la Pégue y Kremer A. 1997. Genetic variation at allozyme and RAPD loci sessile oak *Quercus petraea* (Matt.) Liwbl.: the role of history and geography. *Molecular Ecology* 6:519-529.
- Lewis P.O. y Crawford D.J. 1995. Pleistocene refugium endemics exhibit greater allozymic diversity than widespread congeners in the genus *Polygonella* (Polygonaceae). *American Journal of Botany* 82:141-149.
- Li C.C. y Horvitz D.G. 1953. Some methods of estimating the inbreeding coefficient. *American Journal of Human Genetics* 5:107-117.
- Lynch A.J.J. y Vaillancourt R.E. 1995. Genetic diversity in the endangered *Phebalium daviesii* (Rutaceae) compared to their in two widespread congeners. *Australian Journal of Botany* 43:181-191.
- McAuliffe J.R. 1994. Landscape evolution, soil formation and ecological patterns and processes in Sonoran Desert Bajadas. *Ecological Monographs* 64:111-148.
- Milligan B.G., LeeBens-Mack J. y Strand A.E. 1994. Conservation genetics: Beyond the maintenance of marker diversity. *Molecular Ecology* 3:423-435.
- Miller M.P. 1997. Tools for Population Genetic Analysis (TFPGA, ver 1.3). A windows program for the analysis of allozyme and molecular population genetic data. Software distributed by author.
- Moran G.F. y hoPPER s.d. 1987. Conservation of genetic resources of rare and widespread eucalypts in remnant vegetation. En: Saunders S.A., Arnold G.W., Burbidge A.A. y Hopkins A.J.M. (eds) *Nature Conservation: Role of Remnants of Native Vegetation*. Surrey Beatty & Sons: Chipping North. pp151-162.

- Nason J.D., Hamrick J.L. y Fleming T.H. 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., Ramírez N. y Linares O. 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.
- Nassar J.M., Hamrick J.L. y Fleming T.H. 2001. Genetic variation and population structure of the mixed-mating cactus, *Melocactus curvispinus* (Cactaceae). *Heredity* 87:69-79.
- Nei M. 1972. Genetic distance between populations. *American Naturalist* 106:283-292.
- Nei M. 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics* 89:583-590.
- O'Brien S.J. 1994. Genetic and phylogenetic analyses of endangered species. *Annual Review of Genetics* 28:467-489.
- Ouborg N.J. y van Treuren R. 1995. Variation in fitness-related characters among small and large populations of *Salvia pratensis*. *Journal of Ecology* 83:369-380.
- Parker K.C. 1995. Effects of complex geomorphic history on soil and vegetation patterns on arid alluvial fans. *Journal of Arid Environment* 30:19-39.
- Rabinowitz D. 1981. Seven forms of rarity. En Synge H. (ed) *The biological aspects of rare plant conservation*. John Wiley & Sons. Chichester. pp. 205-217
- Rabinowitz D., Cairns S. and Dillon T. (1986) Seven forms of rarity and their frequency in the flora of the British Isles. En: Soulé M.E. (ed) *Conservation Biology: the Science of Scarcity and Diversity*. Sinauer Associates, Sunderland Massachusetts. pp. 182-204.
- Ranker T.A. 1994. Evolution of high genetic variability in the rare Hawaiian fern *Adenophorus periens* and implications for conservation management. *Biological Conservation* 70:19-24.
- Rivera-Montoya I. 2003. Estudio de la variabilidad genética de la cactácea columnar *Neobuxbaumia mezcalaensis*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Estudios Profesionales Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Rojas-Martínez A.E. y Valiente-Banuet A. 1996. Análisis comparativo de la quiropterofauna del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Puebla-Oaxaca. *Acta Zoológica Mexicana* 67:1-23.
- Rousset F. y Raymond M. 1995. Testing heterozygote excess and deficiency. *Genetics* 140:1413-1419.
- Ruedas-Medina M. 2003 Análisis de los factores que afectan la distribución y abundancia de tres especies de *Neobuxbaumia* (Cactaceae) en la región de Tehuacán-Cuicatlán. Tesis de Maestría (Ecología y Ciencias Ambientales). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Schoen D.J. y Clegg M.T. 1984. Estimation of mating system parameters when outcrossing evens are correlated. *Procedures National Academic Science U.S.A.* 81:5258-5262.
- Soltis D.C., Haufler C., Darrow, D. y Gastony G. 1983. Starch gel electrophoresis of ferns: a compilation of grinding buffers, gel and electrode buffers and staining schedules. *American Fern Journal* 73:9-26.
- Stebbins G.L. 1980. Rarity of plant species: a synthetic viewpoint. *Rhodora* 82:77-86.
- Stuber C.W., Wendel J.F., Goodman M.M. y Smith J.S.C. 1988. Techniques and Scoring Procedures for Starch Gel Electrophoresis of Enzymes from Maize (*Zea mays* L.). *Technical Bulletin 286*. North Carolina Agricultural Research Service. North Carolina State University. Raleigh.

- Valiente-Banuet A., Dávila P., Ortega R.J., Arizmendi M.C., León J.L., Breceda A. y Cancino J. 1995. Influencia de la evolución de una pendiente de piedemonte en una vegetación de cardonal de *Pachycereus pringlei* en Baja California Sur, México. *Investigaciones Geográficas*. Boletín No. Especial 3:101-113.
- Valiente-Banuet A., Rojas-Martinez A., Arizmendi M.C. y Dávila P. 1997. Pollination biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalaensis* y *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, central Mexico. *American Journal of Botany* 84:452-455.
- Vogelman J.E. y Gastony G.J. 1987. Electrophoretic enzyme analysis of orth american and eastern asian population of *Agastache* sect. *agastache* (Labiatae). *American Journal of Botany* 74:385-393.
- Weir B.S. Y Cockerman C.C. 1984. Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution* 38:1358-1370.
- Workman P.L. y Niswander J.D. 1970. Population studies on southwestern Indian tribes. II. Local genetic differentiation in the Papago. *American Journal of Human Genetics* 22:24-49
- Wright S. 1969. *Evolution and the Genetics of Populations. Volume 2: The Theory of Gene Frequencies*. University of Chicago Press, Chicago.
- Young A.B. y Brown A.H.D. 1996. Comparative population genetic structure on the rare woodland shrub *Daviesia suaveolens* and its common congener *D. mimosoides*. *Conservation Biology* 10:1220-1228.

Capítulo VI

Discusión General

Mucho se ha discutido acerca de la importancia de analizar el fenómeno de la rareza desde un enfoque multidisciplinario que permita abordar simultáneamente el estudio de los diferentes factores que, en conjunto, determinan que una especie tenga una abundancia baja y/o una distribución geográfica restringida (Kruckeberg y Rabinowitz 1985, Soulé 1986, Cody 1986, Prober y Austin 1990, Gaston 1994, Begon *et al.* 1996, Root 1998, Schemske *et al.* 1994, Esparza-Olguín 2004). Por otro lado, el uso de análisis comparativos entre especies cercanamente emparentadas o congéneres a partir de los cuales se puedan analizar las diferencias entre especies con distintos niveles de rareza, ha sido propuesto por una gran número de investigadores como una perspectiva que puede ayudar a esclarecer las causas de este fenómeno biológico (Rabinowitz *et al.* 1986, Fiedler 1987, Bevill y Louda 1999, Gitzendanner y Soltis 2000, Esparza-Olguín 2004). En el presente trabajo se partió de estas dos ideas para llevar a cabo una evaluación de algunas características ecológicas y genéticas de tres especies congéneres de cactáceas columnares (*Neobuxbaumia macrocephala*, *N. tetetzo* y *N. mezcalaensis*) con el objeto de buscar explicar las diferencias en su nivel y tipo de rareza. Algunos de los temas abordados fueron la fenología y la variabilidad temporal de la expresión reproductiva, la germinación de semillas y el establecimiento de plántulas en condiciones naturales, la dinámica poblacional, y la variabilidad y la estructura genética de las poblaciones de estas tres especies.

Los diferentes temas que se abordaron en esta tesis constituyen un reconocimiento de que para entender la rareza es necesario abordar su estudio desde diferentes perspectivas. En particular, se reconoce que la rareza tiene tres componentes principales: 1) la limitación en la distribución geográfica, 2) la limitación en la abundancia, y 3) la alta especificidad de hábitat. Como se

menciona en el capítulo IV, es necesario adquirir un enfoque teórico específico para apoyar el estudio de cada uno de estos tres aspectos de la rareza. La teoría metapoblacional y el estudio de la dispersión serán fundamentales para poder entender los límites en la distribución geográfica de las especies. La demografía es la herramienta más natural que puede apoyar el análisis de la abundancia limitada o de las bajas densidades poblacionales características de muchas especies raras. Por último, el estudio de la ecofisiología, particularmente de las etapas tempranas de desarrollo, nos dará luz en lo referente a la especificidad de hábitat, pues en las plantas es fundamentalmente durante estas fases tempranas cuando ocurre la "selección de hábitat", como ha sido llamada por Bazzaz (1991). En esta tesis se utilizaron en mayor medida el enfoque demográfico y el ecofisiológico para entender las diferencias entre las especies estudiadas en lo que concierne a su abundancia y especificidad de hábitat. Adicionalmente, el análisis de la variabilidad y estructura genética de las poblaciones ofreció, entre otras cosas, una estimación del nivel de contacto genético entre las poblaciones de cada especie, lo cual puede dar una idea del tercer aspecto relacionado con la rareza, i.e. la dispersión de semillas, lo cual a su vez está relacionado con los límites de la distribución geográfica de las especies.

Después del análisis de toda la información recabada en este estudio, podemos reconocer que *N. macrocephala*, *N. tetetzo* y *N. mezcalaensis* presentan características ecológicas y genéticas que pueden asociarse con sus diferentes niveles de rareza, como se desglosa a continuación.

Neobuxbaumia macrocephala

Esta especie se consideró como la más rara de las tres, por tener densidades poblacionales relativamente bajas (260 ind/ha en promedio), una distribución geográfica muy restringida y alta especificidad de hábitat. Los resultados de esta tesis mostraron que esta especie posee características tanto demográficas como genéticas que pueden asociarse a su alto nivel de rareza. Por un lado, esta

especie presenta un comportamiento reproductivo poco variable entre años, pues año con año las plantas producen más o menos la misma cantidad de frutos (Esparza-Olguín y Valverde 2003, Capítulo II). Sin embargo, no todos los años se presentan las condiciones ambientales apropiadas para que se dé con éxito la germinación de estas semillas y el establecimiento de las plántulas resultantes. Además, los años de mayor producción de frutos (y presumiblemente de semillas) no necesariamente coinciden con los años de mejores condiciones para el establecimiento. Lo anterior se observó precisamente en el hecho de que el año en que se observó una mayor producción de semillas en esta población, no coincidió con el año en que se presentaron los porcentajes de establecimiento más altos, aunque sí fue un año en el que se alcanzaron altos porcentajes de germinación (Capítulo III). Estos resultados son muy interesantes, pues apuntan en el sentido de que en esta especie pudiera presentarse el fenómeno denominado "conflicto semilla-plántula", que se refiere al hecho de que las características que favorecen la germinación de las semillas no necesariamente favorecen el establecimiento de plántulas (Schupp 1995). Este conflicto semilla-plántula podría tener un impacto considerable en el reclutamiento de nuevos individuos a la población, lo que se traduciría en una limitación importante en la capacidad de crecimiento poblacional en esta especie. Cabe señalar que, tanto los porcentajes de germinación, como el éxito de establecimiento de plántulas que se reportan en el presente trabajo son mucho menores que los reportados para esta misma especie en otros estudios en los que se evaluó la germinación (Ramírez-Padilla y Valverde 2005) y el establecimiento de plántulas (Miquelajáuregui 2004) en condiciones de laboratorio. Este contraste demuestra que las arduas condiciones que se presentan en su hábitat natural son las principales responsables de la limitación en el reclutamiento de nuevos individuos a la población.

Tanto la germinación de semillas como el establecimiento de plántulas de *Neobuxbaumia macrocephala* fueron más exitosas bajo la sombra de matorrales que en espacios abiertos, lo que refuerza la teoría de que para esta especie, al

igual que para muchas otras cactáceas columnares (incluyendo las otras dos especies estudiadas en este trabajo) el fenómeno de nodricismo tiene mucha importancia a nivel poblacional. Los resultados de los experimentos de trasplantes recíprocos de los años 2000 y 2001 sugieren que esta especie en particular tiene una marcada preferencia por su localidad de origen (i.e. en esta localidad la germinación de semillas y la sobrevivencia de plántulas fueron mayores en comparación con los resultados obtenidos en las otras dos localidades - Capítulo III), lo que puede explicar en parte su alta restricción de hábitat. En relación con este tema, Ruedas-Medina (2003) reporta que *N. macrocephala* está asociada a sitios donde el suelo calcáreo presenta un elevado porcentaje de arcilla y valores intermedios de materia orgánica y de capacidad de intercambio catiónico. Por otro lado, según Ruedas-Medina (2003), esta especie se presenta casi, exclusivamente en localidades en las que se encuentran ciertas especies arbustivas, como *Calliandra* sp., *Aeschynomene* sp., que actúan como sus nodrizas; estas especies son arbustos de baja estatura que ofrecen una sombra muy cerrada. Se sugiere que la alta especificidad de hábitat de *N. macrocephala* está relacionada a su preferencia por éstas características edáficas y a la asociación de sus plántulas con estas especies nodriza, lo cual nos habla de la alta vulnerabilidad de sus plántulas a las condiciones de estrés hídrico e intensa insolación que caracterizan a las zonas semi-áridas.

En cuanto a la dinámica poblacional de *N. macrocephala*, esta especie presentó tasas de crecimiento poblacional anuales (λ) cercanas a la unidad; pero al analizar la relación entre los valores de λ y las características climáticas de los años de estudio, se observó que los años con una menor precipitación (de Marzo a Abril) estuvieron asociados a mayores valores de λ . Además, las condiciones climáticas asociadas a valores bajos de λ han sido más frecuentes en los últimos 30 años que las condiciones de precipitación asociadas con valores altos de λ (Capítulo IV). Este resultado podría explicar en alguna medida

las bajas densidades poblacionales de esta especie. Ahora bien, al analizar detalladamente los procesos demográficos (sobrevivencia, crecimiento, retrogresión y fecundidad) que más impacto tuvieron en el valor de λ (análisis de elasticidades), encontramos que fue la sobrevivencia de los individuos de las últimas categorías de juveniles y las primeras de adultos, el factor que más impacto tuvo sobre λ . Aunque las entradas correspondientes a la fecundidad mostraron valores bajos de elasticidad sabemos que esto no necesariamente muestra el impacto real que tiene este parámetro sobre el valor de λ (Esparza Olguín et al. 2002), por lo que se realizaron simulaciones que nos permitieron reconocer que la producción de semillas incluida en el valor de las fecundidades tiene un fuerte impacto en el valor de λ (Capítulo IV).

En lo que se refiere a la variabilidad y estructura genética de esta especie, se observó que, contrario a lo esperado de acuerdo a su alto nivel de rareza, presenta una alta variabilidad genética y supera los valores de variabilidad encontrados en *N. tetetzo*, una especie que tiene mayores densidades poblacionales y mayor área de distribución. Esto podría ser la consecuencia de haber sufrido en el pasado uno o más eventos de cuello de botella que pudieron reducir las abundancias poblacionales, aunque no lo suficiente como para disminuir drásticamente la variabilidad genética que se sigue manteniendo alta a pesar de la disminución en el tamaño poblacional (Capítulo IV). Por otro lado, en *N. macrocephala* no se observó una marcada diferenciación genética entre poblaciones, es decir, las tres poblaciones estudiadas son similares genéticamente, seguramente como producto de un fuerte flujo génico entre ellas ($Nm = 6.27$ ind). Esto es el resultado en parte de que las tres poblaciones muestreadas se encuentran relativamente cercanas entre ellas, pues el área de distribución geográfica de esta especie es muy reducida. Así, parte de las características genéticas de esta especie son consecuencia (y no causa) de su alto nivel de rareza. Además, *N. macrocephala* presentó niveles altos de endogamia, a pesar de ser autoincompatible y de ser polinizada por murciélagos; esto último podría estar relacionado con el hecho de que son pocos los

individuos que producen flores en un mismo día, por lo que se incrementa la probabilidad de entrecruzamiento entre parientes (Shoen y Clegg 1984, Eguiarte *et al.* 1992).

En resumen, la rareza de *N. macrocephala* está ligada a características intrínsecas de esta especie, como su regularidad en su comportamiento reproductivo, las condiciones que necesita para germinar y establecerse, y su limitación para aumentar su tasa de crecimiento poblacional.

Neobuxbaumia tetetzo

En este estudio *N. tetetzo* se consideró como la especie con un nivel intermedio de rareza, por ser localmente abundante, por habitar en ambientes más diversos (en comparación con *N. macrocephala*), y por tener una distribución geográfica más o menos restringida (aunque mucho más extensa que *N. macrocephala*). Lo primero que es digno de notarse con respecto a esta especie, es que en algunos años la producción de semillas fue casi nula, mientras que en un año en particular la producción de semillas fue abundante (Esparza-Olguín y Valverde 2003, Capítulo II). Esta reproducción intermitente ya había sido observada por otros investigadores (H. Godínez-Álvarez, com. pers.) y por los pobladores de Zapotitlán Salinas con los que conversamos sobre este tema.

De acuerdo a los resultados de esta tesis, el año en el que se presentó una alta producción de semillas en *Neobuxbaumia tetetzo* coincidió con el periodo en el que se observaron altos porcentajes de germinación y sobrevivencia de plántulas (Capítulo III). Si esto representara una tendencia general, durante estos periodos relativamente favorables se favorecería el reclutamiento de nuevos individuos a la población, lo cual podría explicar las altas densidades poblacionales de esta especie y la presencia de numerosas plántulas y juveniles en muchas de las poblaciones a lo largo de la región de Tehuacán-Cuicatlán (Ruedas-Medina 2003). En un estudio en el que se evaluó la germinación de semillas de esta especie en condiciones de laboratorio, se reporta que las

semillas germinan fácilmente y alcanzan porcentajes altos de germinación, mucho mayores a los encontrados en este trabajo (Ramírez-Padilla y Valverde 2005); de acuerdo a estas y a otros autores (Flores y Briones 2001), las semillas de *N. tetetzo* pueden germinar bajo condiciones de aridez más intensas (potenciales hídricos más negativos) en comparación con *N. macrocephala* y *N. mezcalaensis*. Estos resultados sugieren que la alta resistencia de las semillas de esta especie le permite ocupar ambientes sumamente áridos; efectivamente, las áreas donde se distribuye *N. tetetzo* se caracterizan por sus altos niveles de aridez y elevadas temperaturas (Ruedas-Medina 2003).

Por otro lado, nuestros resultados apuntan en el sentido de que, por lo menos en lo que se refiere a la germinación de semillas, no existe una preferencia marcada hacia alguna localidad en particular; *N. tetetzo* puede germinar en condiciones muy variadas, lo que podría explicar en alguna medida el que esta especie se encuentre en un intervalo de ambientes más amplio que *N. macrocephala* (Capítulo III). En este sentido, Ruedas-Medina (2003) señala que, considerando las características ambientales que predominan en las áreas de distribución de *N. tetetzo* y su asociación con especies perennes de amplia distribución (*i.e.* *Cercidium praecox*, *Bursera sp.*, *Hechtia*), se puede considerar que esta especie presenta una baja especificidad de hábitat.

En cuanto a la dinámica poblacional de *Neobuxbaumia tetetzo*, puede confirmarse que esta especie presenta tasas de crecimiento poblacional (λ) cercanas a la unidad, como lo han reportado también otros autores (Godínez-Álvarez y Valiente-Banuet 1999). Sin embargo, al analizar la variación en el tiempo de este comportamiento demográfico se puede verificar que presenta fluctuaciones, debidas principalmente a la presencia de años "semilleros" y años de una muy baja producción de semillas. Esta variación temporal en el comportamiento demográfico, evaluada a través de modelos estocásticos, arroja valores promedio de λ intermedios entre *N. macrocephala* y *N. mezcalaensis*. (Capítulo IV). Ahora bien, al analizar detalladamente los procesos demográficos

(sobrevivencia, crecimiento, retrogresión y fecundidad) que más impacto tuvieron en el valor de λ (análisis de elasticidades), encontramos que fue la sobrevivencia de los individuos de las últimas categorías de juveniles y las primeras de adultos, el factor que más impacto tuvo sobre λ . Aunque las entradas correspondientes a la fecundidad mostraron valores bajos de elasticidad sabemos que esto no necesariamente muestran el impacto real que tiene este parámetro sobre el valor de λ , por lo que se realizaron simulaciones que nos permitieron reconocer que la producción de semillas incluida en el valor de las fecundidades tiene un fuerte impacto en el valor de λ (Capítulo IV), este resultado compagina con el hecho de la posible presencia de años semilleros en los cuales aumentan el reclutamiento y el valor de λ incrementando explicando en parte las altas densidades poblacionales de esta especie.

A pesar de que, efectivamente, *N. tetetzo* parece tener un nivel de rareza intermedio entre las otras dos especies, su diferencia fundamental con *N. mezcalaensis*, por ejemplo, no es en términos de la abundancia local (que es el aspecto que aborda el análisis demográfico), sino en lo que se refiere a su distribución geográfica. De hecho, en la zona de estudio *N. tetetzo* es ligeramente más abundante que *N. mezcalaensis*. Esto se podría estar relacionado con lo extenso de las zonas áridas en la región de estudio, pues son éstas las que *N. tetetzo* parece ocupar con mayor éxito, mientras que *N. mezcalaensis* se distribuye en zonas relativamente más húmedas. Así, se sugiere que las altas densidades poblacionales que presenta *N. tetetzo* en Tehuacán-Cuicatlán se relacionan en gran medida con el elevado nivel de tolerancia a la aridez de sus semillas y plántulas.

Por otro lado, en *N. tetetzo* la variabilidad genética observada fue relativamente alta, aunque contrario a lo esperado, fue menor que la encontrada en *N. macrocephala*, que es la especie más rara (Capítulo V). Aunque los niveles de diferenciación inter-poblacional fueron bajos, resultaron ser significativamente mayores que cero y, por lo tanto, puede decirse que en esta especie se presenta

una estructuración genética moderada, gracias al flujo génico que se da entre las poblaciones estudiadas ($Nm= 1.37$), que seguramente es función tanto de la polinización como de la dispersión mediada por murciélagos. Los niveles de endogamia en esta especie fueron altos con respecto a lo esperado considerando que se trata de una especie longeva, autoincompatible, de polinización cruzada, y cuya polinización y dispersión de semillas es llevada a cabo por animales muy móviles. Este resultado puede estar asociado, por un lado, con el hecho de que probablemente sólo unos cuantos individuos producen flores la misma noche y, por otro lado, con la pobre producción de estructuras reproductivas que se da algunos años, es decir, con su reproducción intermitente. En ambos casos el número de "donadores" potenciales de polen puede ser muy bajo, promoviendo así el apareamiento entre parientes (Shoen y Clegg 1984, Eguiarte *et al.* 1992, Capítulo V).

Así, las características de *N. tetetzo*, como su reproducción intermitente, la tolerancia de sus semillas y plántulas a condiciones de elevada aridez (predominantes en su área de distribución), crecimiento poblacional moderado ($\lambda_s= 1.038 \pm 0.0003$), alta variabilidad genética y moderada estructuración genética, pueden explicar en parte el nivel intermedio de rareza de esta especie.

Neobuxbaumia mezcalaensis

Esta es una especie que forma poblaciones densas (aunque en el área de estudio ligeramente menos densas que las de *N. tetetzo*), con una distribución geográfica mucho más amplia que la de las otras dos especies, aunque restringida a ambientes específicos. Por esta razón se consideró que es la especie más común de las tres incluidas en este estudio.

Lo más notorio en el caso de *N. mezcalaensis* fue su comportamiento reproductivo altamente variable entre años, dado que en tres de los años de estudio la producción de frutos y semillas fue muy pobre, mientras que en otro año la producción fue masiva (Esparza-Olguín y Valverde 2003, Capítulo II). En

este caso, el año en el que se presentó la producción masiva de frutos fue el mismo en el que se observaron los mayores porcentajes de germinación y sobrevivencia de plántulas (Capítulo III), favoreciendo un mayor reclutamiento de nuevos individuos a la población. Como sugiere el capítulo en el que se describe la demografía de esta especie, estos resultados podrían explicar en gran medida sus altas densidades poblacionales. Por otro lado, las plántulas de *N. mezcalensis* son más resistentes que las de *N. macrocephala* por el hecho de que la primera produce semillas mucho más grandes que la segunda, lo cual lleva a que las plántulas resultantes sean más robustas y soporten mejor las condiciones de alta insolación que prevalecen en sus áreas de distribución (Miquelajáuregui 2004). De hecho, las semillas de esta especie fueron las únicas capaces de germinar tanto en sitios expuestos como en sitios bajo la protección de matorrales en todas las localidades, y sus plántulas sobrevivieron mejor que los de las otras dos especies al ser sembradas en sitios expuestos. Estas características, aunadas a la amplia gama de especies, perennes tanto de ambientes semiáridos como de ambiente subhúmedos que le sirven como nodrizas (*i.e.* *Lippia graveolens*, *Aeschynomene* sp., *Acacia* sp., *Bursera* sp., *Prosopis laevigata*, *Mimosa* sp – Ruedas-Medina 2003), podrían estar determinando en gran medida su amplia distribución geográfica y elevadas abundancias locales (Capítulo III).

Los resultados de los experimentos de trasplantes recíprocos que se llevaron a cabo en 2000 y 2001, mostraron que las semillas de esta especie germinan mejor y sus plántulas tienen mayores probabilidades de sobrevivencia en su localidad de origen que en otras localidades (Capítulo III). Esta localidad de origen presenta, entre otras cosas, menores temperaturas y mayores niveles de precipitación que las otras localidades. En efecto, *N. mezcalaensis* se encuentra restringida, dentro de la zona de estudio, a sitios con estas características. Además, ocupa ambientes relativamente más fértiles (suelos con altos contenidos de materia orgánica y arcilla) que los que coloniza *N. macrocephala* o *N. tetetzo*; esta mayor fertilidad favorece una alta capacidad de intercambio

catiónico y una mayor capacidad de retención de humedad en el suelo (Ruedas-Medina 2003).

En cuanto a la dinámica poblacional de *N. mezcalaensis*, pudo observarse que esta especie fue la única que llegó a presentar una tasa de crecimiento poblacional (λ) significativamente mas alta que la unidad ($\lambda = 1.091 \pm 0.088$). Además, al analizar el tipo de condiciones climáticas (precipitación total entre Mayo y Octubre) a las que se asociaron los mayores valores de λ , se encontró que las condiciones ambientales que se presentaron en el año en el que se alcanzó el mayor valor de λ han sido relativamente frecuentes en los últimos 30 años, en comparación con las condiciones de precipitación asociadas con valores bajos de λ (Capítulo IV). Esto se reflejó en un valor bastante elevado de λ en la simulación estocástica, lo cual podría explicar en gran medida las altas densidades poblacionales de esta especie. Al analizar mediante un análisis de elasticidad los procesos demográficos (sobrevivencia, crecimiento, retrogresión y fecundidad) que más impacto tuvieron en el valor de λ , encontramos que fue la sobrevivencia de los individuos de las últimas categorías de juveniles y las primeras de adultos, el factor que más impacto tuvo sobre λ . Aunque las entradas correspondientes a la fecundidad mostraron valores bajos de elasticidad sabemos que esto no necesariamente muestran el impacto real que tiene este parámetro sobre el valor de λ , por este motivo se realizaron simulaciones que nos permitieron determinar que la producción de semillas incluida en el valor de las fecundidades tiene un fuerte impacto en el valor de λ (Capítulo IV), este resultado aunado al hecho de la posible presencia de años semilleros en los cuales aumentan el reclutamiento y el valor de λ podrían explicar en parte las altas densidades poblacionales de esta especie.

En lo que se refiere a la variabilidad y estructura genética de *N. mezcalaensis*, se observó que esta especie presentó, como se esperaba, los valores más altos de variabilidad genética. Por otro lado, se presentó una alta diferenciación

genética entre poblaciones, a pesar de alto flujo génico estimado, seguramente promovido por la polinización y dispersión mediada por murciélagos ($N_m = 2.37$ ind). La alta diferenciación entre poblaciones debió estar relacionada al hecho de que, para esta especie, las tres poblaciones muestreadas se encontraron a un promedio de 149.30 km de distancia entre ellas. Además, en esta especie también se encontraron evidencias de niveles altos de endogamia, a pesar de ser autoincompatible y de ser polinizada y dispersada por murciélagos. Sin embargo, los niveles estimados de endogamia fueron menores que los sugeridos para *N. macrocephala* y *N. tetetzo*. La endogamia en *N. mezcalaensis* podría estar relacionada básicamente con la reproducción intermitente, es decir, con el hecho de que la producción de estructuras reproductivas se da sólo algunos años, lo cual promovería el apareamiento entre parientes (Shoen y Clegg 1984, Eguiarte *et al.* 1992, Capítulo V).

N. mezcalaensis exhibe, en resumen, una amalgama de características ecológicas y genéticas que en gran medida explican el por qué de su menor nivel de rareza en comparación con las otras dos especies estudiadas. Entre estas características destacan las tasas de crecimiento poblacional mayores que la unidad, al menos en algunos periodos, la reproducción intermitente con años en los cuales podría haber un reclutamiento masivo de individuos juveniles, gracias a los altos porcentajes de germinación y sobrevivencia de plántulas, y una alta variabilidad genética y diferenciación genética entre poblaciones.

Relevancia para la conservación

Se ha mencionado a lo largo de esta tesis que el estudio de la rareza genera fuertes herramientas teóricas y prácticas para la elaboración de proyectos de conservación. En este sentido, nuestro trabajo resulta muy enriquecedor pues nos permitió determinar las fases del ciclo de vida más vulnerables, el comportamiento demográfico, y la variabilidad y estructura genética de las tres especies, conocimientos imprescindibles para la generación de proyectos

exitosos de conservación.

En el caso de *N. macrocephala*, las estrategias de conservación deberían centrarse en promover un mayor reclutamiento de nuevos individuos a la población, protección de los individuos adultos, proteger su hábitat pues es una especie con una alta restricción de hábitat y, en su caso particular proteger una o dos poblaciones pues éstas incluirían toda la información genética de la especie.

En el caso de *N. tetetzo* y *N. mezcalaensis*, las estrategias tendrían que cambiar particularmente en lo que se refiere a al protección del acervo genético puesto que en estas poblaciones si hay diferenciación genética lo que nos llevaría a generar planes que permitieran la protección de diferentes poblaciones que incluyan toda la variabilidad genética de ambas especies.

Bibliografía

- Bazzaz F.A. 1991. Habitat selection in plants. *American Naturalist* 137:S116-S130.
- Begon M., Harper J.L. y Townsend C. 1996. Ecology: Individuals, populations and communities. Segunda Edición, Sinauer Associates, Sunderland.
- Bevill R.L. y Louda S.M. 1999. Comparisons of related rare and common species in the study of plant rarity. *Conservation Biology* 13:493-498.
- Cody M.L. 1986. Diversity, rarity, and conservation in Mediterranean-climate regions. En: Soulé M.E. ed. *Conservation Biology: the Science of Scarity and Diversity*, 122-152 pp, Sinauer, Sunderland.
- Eguiarte L.E., Pérez-Nasser N. y Piñero D. 1992. Genetic structure outcrossing rate and heterosis in *Astrocaryum mexicanum* (tropical palm): implications for evolution and conservation. *Heredity* 69:217-228.
- Esparza-Olguín L., Valverde T. y Vilchis-Anaya E. 2002. Demographic analysis of a rare columnar cactus (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacán

- Valley, Mexico. *Biological Conservation* 103:249-259.
- Esparza-Olguín L. y 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.
- Esparza-Olguín L. 2004. Qué sabemos de la rareza en especies vegetales? Un enfoque genético-demográfico. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 75:17-32.
- Fiedler R.L. 1987. Life history and population dynamics of rare and common mariposa lilies (*Calochortus Pursh*: Lilaceae). *Journal of Ecology* 75:977-995.
- Flores J. y Briones O. 2001. Plant life-form and germination in a Mexican inter-tropical desert: effects of soil water potential and temperature. *Journal of Arid Environments* 47:485-497.
- Gaston K.J. 1994. *Rarity*. Chapman y Hall, Londres.
- Gitzendanner M.A. y Soltis P.S. 2000. Patterns of genetic variation in rare and widespread plant congeners. *American Journal of Botany* 87:783-792.
- Godínez-Alvarez H. y Valiente-Banuet A. 1999. Biotic interactions and the population dynamics of the long lived columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo* in the Tehuacan Valley, Mexico. *Canadian Journal of Botany* 77:203-208.
- Kruckerberg A.R. y Rabinowitz D. 1986. Biological aspects of endemism in higher plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16:447-479.
- Miquelajáuregui Y. 2004. Estudio comparativo de la sobrevivencia y el crecimiento temprano de dos especies de *Neobuxbaumia* (Cactaceae) que difieren en su nivel de rareza. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.
- Prober S.M. y Austin M.P. 1990. Habitat peculiarity as a cause of rarity in *Eucalyptus paliformis*. *Australian Journal of Ecology* 16:189-205.
- Rabinowitz D., Caims S. y Dillon T. 1986. Seven forms of rarity and their frequency in the flora of the British Isles. En: Soulé M.E. ed. *Conservation Biology: the Science of Scarcity and Diversity*, pp. 182-203, Sinauer,

Sunderland.

- Ramírez-Padilla C y Valverde T. 2005. Germination responses of three congeneric cactus species (*Neobuxbaumia*) with differing degrees of rarity. *Journal of Arid Environments* 61:333-343.
- Root K.V. 1998. Evaluating the effects of habitat quality, connectivity, and catastrophes on a threatened species. *Ecological Applications* 8:854-865.
- Ruedas-Medina M. 2003. Análisis de la abundancia y distribución de tres especies del género *Neobuxbaumia* que difieren en su nivel de rareza. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.
- Schemske D.W., Husband B.C. Ruckelshaus M.H., Goodwillie I., Parker M. y Bishop J.G. 1994. Evaluating approach to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology* 75:584-606.
- Schupp E. 1995. Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany* 82:399-409.
- Shoen D.J. y Clegg M.T. 1984. Estimation of mating system parameters when outcrossing evens are correlated. *Procedures National Academic Science U.S.A.* 81:5258-5262.
- Soulé M.E. 1986. Patterns of diversity and rarity: their implications for conservation. En: Soulé M.E. ed. *Conservation Biology: the Science of Scarcity and Diversity*, pp. 111-124. Sinauer Associates, Sunderland.

Conclusiones

1. *Neobuxbaumia macrocephala* presentó una reproducción más o menos constante, es decir, produjo más o menos la misma cantidad de frutos y por ende de semillas a lo largo de los cuatro años de estudio. *N. tetetzo* y *N. mezcalaensis* por su parte presentaron una reproducción "intermitente" con la presencia de años semilleros, lo que podrían explicar en parte las mayores abundancias poblacionales de estas dos especies con respecto a *N. macrocephala*.
2. En las tres especies estudiadas parece existir una preferencia a nivel de germinación de semillas y establecimiento de plántulas por cierto tipo de hábitats, lo que explica en parte las diferencias a nivel de restricción de hábitat en *N. macrocephala*, *N. tetetzo* y *N. mezcalaensis*.
3. En el caso de las semillas y plántulas de *N. macrocephala*, parece existir el llamado conflicto semilla-plántula, es decir, que las condiciones que las semillas requieren para germinar no son necesariamente las mejores para el establecimiento exitoso de las plántulas, repercutiendo en el reclutamiento de nuevos individuos a la población, explicando en parte la baja densidad poblacional de esta especie.
4. La única especie que presentó una λ mayor a uno (1.091 ± 0.088) fue *N. mezcalaensis*. Esta especie fue también la que mayores valores de λ_A (1.087 ± 0.0624) y λ_S (1.111 ± 0.0006) presentó. Además, en esta especie el análisis estocástico mostró que las condiciones climáticas (*i.e.* precipitación total de Mayo a Octubre) asociadas con valores de λ altos son más frecuentes que las asociadas con bajos valores de λ . Estos resultados explican en parte las mayores abundancias poblacionales de esta especie con respecto a las que presentan las poblaciones de *N. macrocephala* y *N. tetetzo*.
5. En el caso de *N. macrocephala* se presentaron diferentes características demográficas asociadas con su alto nivel de rareza como los niveles más bajos de germinación, la más alta variabilidad en el reclutamiento de

plántulas, la mortalidad de adultos más elevada y los valores de λ_A (1.024 ± 0.059) y λ_S (1.017 ± 0.001) más bajos. En este caso el análisis estocástico mostró que las condiciones ambientales (*i.e.* precipitación total entre Marzo y Abril) asociadas con valores bajos de λ son más frecuentes que las asociadas con altos valores de λ .

6. La variabilidad genética de las tres especies estudiadas fue alta en comparación con la de otras especies raras.
7. No se presentó estructuración genética entre las poblaciones estudiadas de *N. macrocephala*, mientras que en el caso de *N. tetetzo* y *N. mezcalaensis* sí se presentaron niveles significativos de diferenciación genética, como resultado de las distancias geográficas que hay entre las poblaciones estudiadas de estas especies.