



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE ECOLOGÍA

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA, DEMOGRAFÍA Y
CONSERVACIÓN DE *Mammillaria pectinifera* (Rümppler)
F.A.C. Weber (Cactaceae)

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

DOCTOR EN ECOLOGÍA

P R E S E N T A

EDWARD MICHAEL PETERS RECAGNO

DIRECTOR DE TESIS: DR. EXEQUIEL EZCURRA REAL DE AZÚA

MÉXICO, D.F.

JUNIO, 2008



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE ECOLOGÍA

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

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 26 de Noviembre de 2007, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTOR EN ECOLOGÍA** del alumno **EDWARD MICHAEL PETERS RECAGNO** con número de cuenta **84532068** con la tesis titulada: "**Distribución Geográfica, Demografía y Conservación de *Mammillaria pectinifera* (Rümpel) F.A.C. Weber (Cactaceae)**", realizada bajo la dirección del **DR. EXEQUIEL EZCURRA**:

Presidente:	DR. MIGUEL MARTÍNEZ RAMOS
Vocal:	DR. CARLOS MARTORELL DELGADO
Vocal:	DR. JOSÉ ALEJANDRO ZAVALA HURTADO
Vocal:	DR. HÉCTOR MANUEL HERNÁNDEZ MACÍAS
Secretario:	DR. ARTURO FLORES MARTÍNEZ

De acuerdo con lo anterior, el alumno se apegó a lo establecido en el Artículo 31 del Reglamento General de Estudios de Posgrado (29 septiembre de 2006).

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

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a 20 de Mayo de 2008.

Dr. Juan Núñez Farfán
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a las siguientes instituciones y personas por las cuales fue posible la realización de esta tesis.

Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM

Instituto de Ecología, UNAM

Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, por la beca otorgada (Registro: 93716)

Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, por el apoyo brindado (Proyecto R-166)

Al Comité Tutorial:

Dr. Exequiel Ezcurra Real de Azúa

Dr. Miguel Martínez Ramos

Dr. Arturo Flores Martínez

A los miembros del jurado:

Dr. Miguel Martínez Ramos

Dr. Arturo Flores Martínez

Dr. Carlos Martorell Delgado

Dr. José Alejandro Zavala Hurtado

Dr. Héctor Manuel Hernández Macías

Para Andreas, Matías, Elsa y Silvia

Este trabajo llegó a su conclusión gracias al apoyo, solidaridad y entusiasmo de muchas personas.

A Silvia y a mis hijos por el tiempo donado a esta causa.

A mis padres Elsa y Tulio y a mi hermana Beatriz por el cariño y confianza de siempre.

A mi maestro Exequiel por su legado académico, laboral y humano.

A la familia Ruiz de Chávez por su cordialidad y afecto de siempre.

A Gerardo Bocco, Irene Pisanty, Ana Córdova y Adrián Fernández por el apoyo y facilidades brindadas.

A Carlos Martorell por su apoyo constante y determinante para llevar a buen fin este trabajo.

A los miembros del jurado Arturo Flores, Héctor M. Hernández, Miguel Martínez, Carlos Martorell y J. Alejandro Zavala, por su apoyo y valiosas aportaciones.

A Santiago Arizaga por sus ideas, y por todo el apoyo en el campo, en el invernadero y en el laboratorio.

A mis amigos, en orden alfabético, que estuvieron siempre pendientes y solidarios Alejandro, Alfonso, Alicia, Ángela, Armando, Carlos, Cecilia, Claudia, Claudia, Damar, Ernesto, Fernando, Francisco, Francisco, Gloria, Héctor, Héctor, Javier, Jorge, José, Leonel, Lorena, Lorenzo, Luis, Ma. de Jesús, Mónica, Nuria, Paloma, Pilar, Rigel, Roberto, Rocío, Samuel, Stephan, Víctor.

A mis compañeros y amigos del INE por el trabajo armonioso y en equipo.

A Everardo Castillo y a la gente de San Antonio Texcala y San Sebastián Frontera por el apoyo, y por haberme permitido trabajar en sus tierras.

Gracias al Instituto de Ecología, al extinto Posgrado en Ecología, y al Colegio de Geografía, todos de la UNAM, por el apoyo y facilidades brindadas.

Gracias al Instituto Nacional de Ecología y a la SEMARNAT por el apoyo y permitirme ejercer como profesional en lo que más me gusta y donde esta mi vocación: la conservación de los ecosistemas.

Gracias también a México y a su gente por su generosidad.

**DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA, DEMOGRAFÍA Y CONSERVACIÓN
DE *Mammillaria pectinifera* (Rümppler) F.A.C. Weber (Cactaceae)**

CONTENIDO

	Página
JURADO.....	2
AGRADECIMIENTOS.....	3
ÍNDICE.....	6
RESUMEN.....	7
ABSTRACT.....	8
INTRODUCCIÓN GENERAL.....	9
CAPÍTULO I. DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA Y ESTADO DE CONSERVACIÓN DE LAS POBLACIONES DE <i>Mammillaria pectinifera</i>	20
CAPÍTULO II. CONSECUENCIAS DEMOGRÁFICAS DE LA RETENCIÓN Y LA DISPERSIÓN DE SEMILLAS EN <i>Mammillaria pectinifera</i>	42
CAPITULO III. EL VALOR ADAPTATIVO DE LA DISPERSIÓN DE SEMILLAS POR SEÑALES AMBIENTALES EN <i>Mammillaria pectinifera</i>	65
CAPÍTULO IV. LA IMPORTANCIA DE LAS ROCAS NODRIZA EN EL ESTABLECIMIENTO DE LAS MAMILARIAS.....	85
DISCUSIÓN GENERAL.....	95
REFERENCIAS GENERALES.....	102

RESUMEN

Este trabajo se orientó fundamentalmente al estudio de la distribución geográfica, la demografía y la conservación de *Mammillaria pectinifera*, cactácea endémica y en peligro de extinción distribuida en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, en el estado de Puebla, México. El proyecto se dividió en las siguientes fases de estudio: I) distribución y estado de conservación de las poblaciones, II) demografía e historia de vida con énfasis en los mecanismos de retención y dispersión de semillas, y III) requerimientos microambientales y procesos de facilitación para el establecimiento. Los hallazgos más relevantes de estos estudios fueron: (1) La exploración, el reconocimiento de las condiciones ecológicas de la especie y la elaboración de un mapa de distribución potencial, elevó de 6 poblaciones a 22 conocidas al final de este estudio. (2) A partir de un censo realizado en 1994, donde se registraron 150 individuos, ahora se puede afirmar con seguridad que hay más de 80000 ejemplares. (3) Desde el punto demográfico, después de conocer con detalle la historia de vida de la especie y haber realizado un estudio demográfico detallado, se sabe que la especie tiene dos mecanismos de dispersión de semillas (uno activo y otro pasivo), donde el mecanismo activo –expulsión de frutos– depende de señales ambientales principalmente de la disponibilidad de agua. (4) Los resultados sugieren que este mecanismo es adaptativo y contribuye positivamente a λ . (5) La última parte del trabajo contribuyó al conocimiento de los procesos de facilitación y conservación de las plantas en los desiertos, evaluando de manera contrastada el proceso del nodricismo por plantas y por rocas siendo éstas últimas más importantes para esta especie y otras relacionadas del mismo género.

Se concluye que *M. pectinifera*, desde la perspectiva del número de poblaciones e individuos, de sus respuesta biológica (retención y dispersión de semillas) para enfrentar el clima estocástico de las zonas áridas, y de sus requerimientos ambientales es una especie que tiene un grado sobreestimado de amenaza. Sin embargo, toda el área de distribución de la especie presenta algún grado de presión antrópica, por lo que a pesar de los hallazgos de este trabajo, la especie no dejaría de estar en una condición vulnerable, si las tasas de deterioro de su hábitat no disminuyen en un futuro próximo.

ABSTRACT

This study is about the geographical distribution, demography and conservation of *Mammillaria pectinifera*, an endemic and endangered cactus that occurs in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, in the state of Puebla, México. The study comprises the following stages: I) distribution and conservation status of its populations, II) demography and life-history emphasizing seed retention and dispersal mechanisms, and III) environmental requirements and facilitation processes for its establishment. The most relevant findings of this study were the following: (1) exploration, as well as the acknowledgement of the ecological conditions of the species and the development of a potential distribution map, raised the number of known populations from 6 to 22. (2) Based on a census performed in 1994, where 150 individuals were recorded, after the present work, it can certainly be stated that there are over 80000 individuals. (3) From a demographic perspective, after knowing the life-history of the species in detail and after having performed a thorough demographic study, it can be affirmed that it has two seed dispersal mechanisms –an active and a passive one–, in which the active mechanism –fruit expulsion– depends on water availability as an environmental trigger. (4) The demographic results obtained suggest that it is an adaptive mechanism which positively contributes to λ . (5) The final section of this effort has contributed to the understanding of facilitation processes and plant conservation in deserts by contrasting nurse-plant association processes with associations with rocks, being the latter the more important for this species as well as for other related species of the same genus.

It is concluded that, considering the number of its populations and individuals, its biological responses (seed retention and dispersal) when coping with stochastic weather condition, and its environmental requirements, *M. pectinifera* is a species with an overestimated threat status. Nevertheless, the entire distribution range of the species shows some degree of anthropic pressure, therefore, in spite of the findings of the present study, the species will still be under a vulnerable condition, if its habitat decline rates do not decrease in the near future.

INTRODUCCIÓN GENERAL

Las cactáceas, originarias del continente americano, han encontrado en México condiciones ideales para desarrollarse y diversificarse, ya que cerca del 60% del territorio presenta condiciones de aridez (Bravo 1978). A nivel mundial, México alberga cerca del 45% del total de las especies de cactáceas, con aproximadamente 63 géneros y 913 taxones de los cuales el 79% son endémicos (Guzmán et al. 2003).

Dentro de las cactáceas, los géneros *Opuntia* y *Mammillaria* se encuentran ampliamente representados en México. Para las mamilarias, se ha estimado que el desierto Chihuahuense (incluyendo Querétaro e Hidalgo) comprende el 54% de las especies, el desierto Sonorense contiene el 24%, mientras que el valle de Tehuacán-Cuicatlán alberga el 11% (Bravo y Sánchez-Mejorada 1991, Guzmán et al. 2003).

Sin embargo, los cambios de uso de suelo, el crecimiento urbano y en algunos casos sobrecolecta, las convierten en un recurso natural altamente amenazado. La Norma Oficial Mexicana incluye en su lista 255 taxones (NOM-059-SEMARNAT-2001), 157 en la lista roja de la UICN y 37 especies en el apéndice I del CITES (SEMARNAT 2002, IUCN 2007, CITES 2008).

Mammillaria pectinifera, endémica al Valle de Tehuacán-Cuicatlán es una de las dos especies del género *Mammillaria* listadas en el apéndice I de CITES y considerada como amenazada por la NOM-059.

Las consideraciones anteriores sitúan a *M. pectinifera* como un recurso altamente amenazado y por lo tanto vuelven prioritario su estudio y la implementación de programas integrales de conservación. Sin embargo, cuando se comenzó este estudio, el grado de amenaza de esta especie estaba definido por una sola evaluación (Anderson 1994), que efectivamente ponía en riesgo a esta especie, ya que de las tres poblaciones conocidas (Bravo y Sánchez-Mejorada 1991), Anderson (1994) solo halló dos de ellas con un total de 150 individuos. Ante este escenario se planteó la necesidad de evaluar el estado de conservación de la especie y emitir recomendaciones para su conservación.

Objetivo General

El presente trabajo tiene como objetivo general el estudio de algunos aspectos de la biología y ecología de *Mammillaria pectinifera* para contribuir al conocimiento detallado de su estado de conservación.

Objetivos particulares

- (1) Determinar la distribución geográfica y caracterizar a las poblaciones de *M. pectinifera*.
- (2) Evaluar la tendencia poblacional de la especie a través de un estudio demográfico.
- (3) Profundizar en el conocimiento de la historia de vida de la especie, en particular en el papel de la serotinia, como mecanismo de adaptación a ambientes secos.
- (4) Estudiar los requerimientos ecológicos, en particular las necesidades microambientales, para generar recomendaciones de posibles programas de conservación y reintroducción.

Área de estudio

El presente trabajo se realizó en la Reserva de la Biósfera del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, región que presenta una alta diversidad florística (alrededor de 3 000 spp.) con un 30% de endemismo (Villaseñor et al. 1990, Davila et al. 2002). Esta área natural protegida se encuentra situada en el sureste del estado de Puebla y el noroeste del estado de Oaxaca y comprende la región árida más meridional de México, con una de las vegetaciones xerófilas más diversas de Norteamérica. Dentro de la Reserva de la Biosfera, el trabajo de campo se realizó en el sureste del Estado de Puebla (Figura 1).

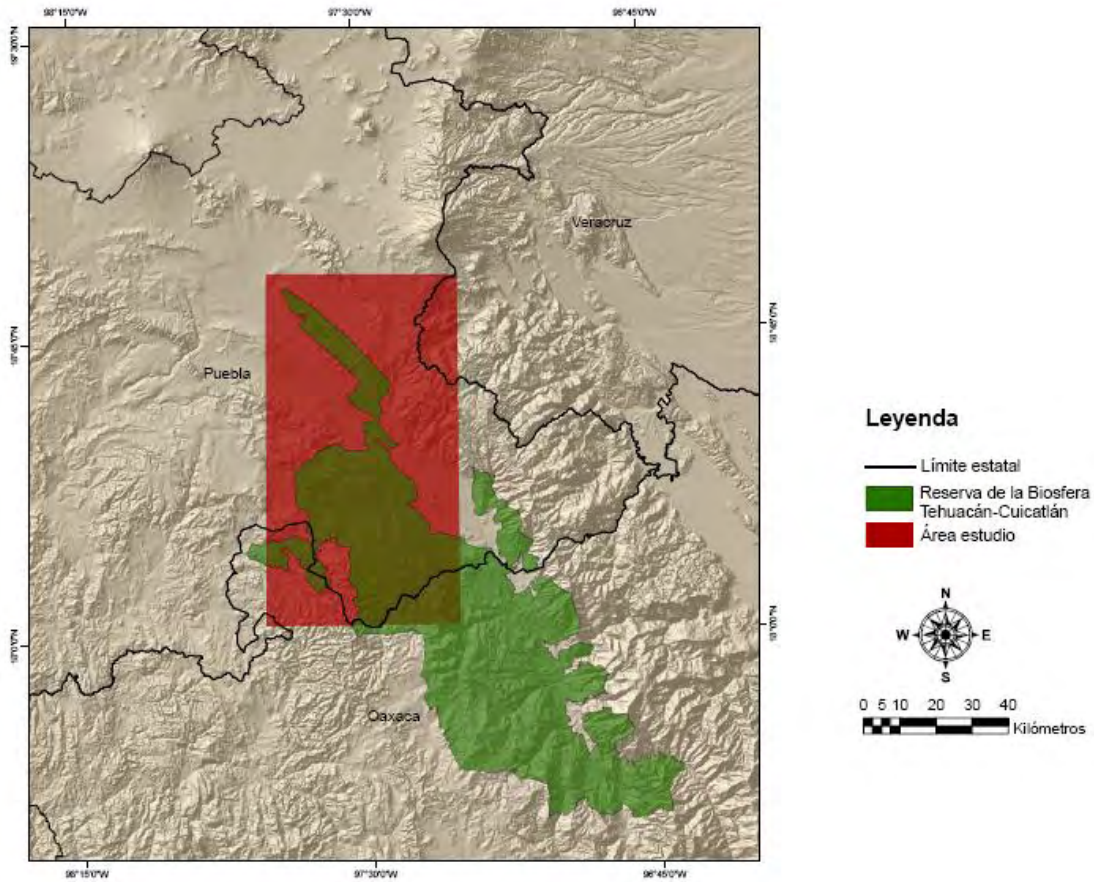


Fig. 1. Área de estudio. En el gráfico se muestra el área de estudio representada por una superficie en rojo en contexto con la reserva de la biósfera de Tehuacán-Cuicatlán delimitada por un polígono en verde.

Descripción de la especie

Mammillaria pectinifera es una cactácea globosa pequeña semigeofítica con un tallo cilíndrico simple de 3-4 cm de diámetro, compuesto de tubérculos (mamilas) con una areola lineal en el ápice. Las areolas tienen de 20 a 40 espinas blancas completamente adpresas de 2 mm de largo arregladas en forma de peines en ambos lados de la areola y cubriendo casi por completo a la planta. Las flores se producen cerca del ápice formando coronas y emergen entre los tubérculos, desde "axilas" desnudas y pasan a través de las espinas. Las flores abiertas tienen unos 2.5 cm tanto de largo como de ancho, y son de color blanco con matices rosas o amarillos. Los frutos son blanquecinos y se encuentran inmersos en el interior de las axilas que forman los tubérculos, causando que las semillas sean retenidas en el interior del tallo de planta. Las semillas tienen 1-2

mm de diámetro y están cubiertas de una testa negra (Fig. 2). La época de floración ocurre de noviembre a enero (Bravo y Sánchez-Mejorada 1991, Arias *et al.*1997).



Fig. 2. Foto de *Mammillaria pectinifera* donde se aprecian las flores formando una corona cerca del ápice de la planta y las características espinas blancas completamente adpresas. Fuente: www.cacties.com

Capítulo I. Distribución geográfica de *Mammillaria pectinifera*

El conocimiento que tenemos sobre la distribución geográfica y el estado de conservación de *M. pectinifera* es aún incipiente. Su estudio se ha centrado en la descripción básica de su morfología y taxonomía, y en algunos aspectos de su ecología (Rodríguez-Ortega y Ezcurra 2001, Rodríguez-Ortega y Franco 2001, Zavala-Hurtado y Valverde 2003, Martorell y Peters 2005, Rodríguez-Ortega *et al.* 2006, Peters *et al.* 2008).

Los trabajos previos al presente muestran que el conocimiento de la distribución geográfica de *M. pectinifera* era muy pobre. Bravo y Sánchez-Mejorada (1991) reportaron tres localidades en Puebla. Para en 1987 Anderson *et al.* (1994) sólo encontraron dos de estas localidades, aunque sugirieron su presencia en Oaxaca. Posteriormente, Arias *et al.* (1997) incorporan dos localidades más en Puebla.

Desde el punto de vista poblacional, los estudios previos cuantificaron la cantidad de individuos en dos de las primeras localidades, reportando que están integradas por 112 y 46 individuos de todas las clases de edad, respectivamente (Anderson *et al.* 1994). Estos autores

sugieren que estas poblaciones se encontraban diezmadas por la modificación del hábitat (extracción de roca para construcción, arrojo de basura, crecimiento urbano y ganadería) y la colecta de plantas.

La aparente falta de conocimiento biogeográfico, la sugerencia de la presencia de la planta, en sitios sin confirmar en Oaxaca y el alto grado de amenaza hizo evidente la necesidad de conocer con detalle la distribución geográfica de *M. pectinifera*. También se consideró necesario describir algunos atributos de las poblaciones que permitieran dar una idea del estado de conservación de la especie y con ello definir con más claridad los requerimientos de investigación posterior.

El presente capítulo tiene como objetivos: i) Evaluar la distribución actual y potencial de las poblaciones; ii) Describir las poblaciones encontradas y evaluar su estado de conservación y los principales factores de amenaza.

Capítulo II. Análisis demográfico de *Mammillaria pectinifera*

Para entender y evaluar mejor el estado de conservación de *M. pectinifera* se evaluó su condición poblacional a través de un estudio demográfico que complementó el estudio descriptivo señalado en el capítulo anterior. Para ello en principio se estudió con detalle la historia de vida de la especie y con ello se diseñó un modelo robusto de su ciclo de vida que permitió recabar la información pertinente en el campo. El diseño del modelo incorporó con mucho detalle los mecanismos de retención y dispersión de semillas debido a que se trata de una especie serótina y pareciera que este mecanismo juega un papel fundamental para la supervivencia de esta especie (ver capítulo III donde se aborda este tema con detalle).

Es ampliamente aceptado que conocer el tamaño poblacional de una especie y si éste se mantiene estable, crece o decrece puede ayudar sustancialmente a la toma de decisiones para la conservación de la misma. Además, si la población de la especie se encuentra en condiciones desfavorables, por ejemplo decreciendo numéricamente, entender cuales etapas del ciclo de vida

son los que más contribuyen a la tasa de crecimiento resulta una información muy relevante para enfocar las acciones de conservación de la misma (Schemske et al, 1994).

Sin embargo algunas etapas del ciclo de vida fueron atendidas con detalle desde el principio del estudio como son la dispersión, la germinación y el establecimiento debido a que constituyen las etapas más vulnerables del ciclo de vida de las plantas (Harper 1977; Solbrig 1980). En algunas cactáceas se ha probado que seguido de un esfuerzo reproductivo sustancial existe una muy baja germinación y establecimiento, y solo en años excepcionales las condiciones ambientales son adecuadas para que se logre un establecimiento exitoso (Steenberg & Lowe 1983; Valiente-Banuet & Ezcurra 1991).

En un estudio previo Valverde y Zavala-Hurtado (2006) realizaron un estudio demográfico con la misma especie durante un año y encontraron que la especie está decreciendo a una tasa de cercana a un 25% anual ($\lambda = 0.743$).

El presente estudio, a diferencia del realizado por Valverde y Zavala-Hurtado (2006) tuvo como duración dos años y permitió analizar la dinámica poblacional de *M. pectinifera* en condiciones climáticas contrastantes, dado que el primer año 1997, en términos de precipitación, fue un año promedio, mientras que el segundo 1998 fue un año excepcionalmente muy lluvioso (el doble del promedio). Además, la retención y dispersión de semillas se incorporó con todo detalle en el modelo y se evaluó su contribución a la tasa de crecimiento de la población. El comportamiento demográfico se estimó a través de matrices de Lefkovitch y se identificaron las etapas de vida que contribuyen sustancialmente a la tasa de crecimiento de la población estudiada.

Capítulo III. Mecanismos de dispersión de semillas en *Mammillaria pectinifera*

El estudio demográfico de *Mammillaria pectinifera* (capítulo anterior) requirió generar conocimiento profundo sobre la historia natural de esta especie para poder conformar un modelo demográfico robusto. Uno de los atributos más interesantes de explorar fueron los mecanismos de dispersión de semillas de esta especie debido a su alto grado de serotinia (Bravo y Sánchez-Mejorada 1991), entendido como la retención de semillas dentro de la planta madre por más de un año.

Por otro lado, se ha sugerido que la retención de semillas en la planta madre, como ocurre con la especie en estudio, puede conferir ventajas adaptativas en aquellos ambientes donde las oportunidades de establecimiento son poco frecuentes y poco predecibles (Rodríguez-Ortega et al. 2006). Dos mecanismos pueden estar involucrados: En algunas plantas las semillas son liberadas cuando una señal ambiental como por ejemplo el fuego o el agua indican que las condiciones son apropiadas. Otras especies liberan sus semillas de manera gradual de tal forma que administran el riesgo a través del tiempo, incrementando la probabilidad de encontrar un momento apropiado para establecerse (Cohen 1966; Venable & Lawlor 1980). Mientras la mayoría de la investigación se ha realizado en especies que muestran el primer mecanismo, no hay estudios cuantitativos que demuestren el valor adaptativo de la retención de semillas o serotinia como una estrategia de administración del riesgo. Esta estrategia parece de especial importancia en los desiertos, donde la lluvia es altamente impredecible y la retención de semillas ha evolucionado en varias familias de plantas (Went 1949; Beatley 1974; Ellner & Schmida 1981; Rodríguez-Ortega & Franco 2001).

La serotinia puede ser ventajosa para las plantas que exhiben este atributo por una serie de factores (Ellner and Schmida 1981), como son: (1) establecimiento temprano durante la temporada de establecimiento si los frutos de la temporada anterior abren justo después de las

primeras lluvias (Went 1949, Beatley 1974); (2) protección contra granívoros como son roedores, hormigas, y aves ocultando las semillas dentro de los tejidos parentales (Janzen 1969, Brown et al. 1975, Reichman 1979, Abramsky 1983, Morton 1985, Pyke 1990, Albert 2005); (3) administrando el riesgo repartiendo la dispersión y germinación de las semillas a lo largo de varios años de tal manera que se incrementa las oportunidades de hallar una estación apropiada para el establecimiento (Cohen 1966, Venable and Lawlor 1980); (4) anclando las semillas a la base de la planta madre donde se ha probado por ésta que existen las condiciones microambientales adecuadas (Gutterman 1994, 1995), y (5) reduciendo los riesgos de post-dispersión inundando al depredador con grandes cantidades de semillas (Janzen 1976).

Algunas especies de cactus globosos del género *Mammillaria* (Cactaceae) muestran ambas estrategias. La mayoría de los frutos son retenidos dentro del tallo succulento, y las semillas son liberadas gradualmente durante varios años, mientras algunos frutos son expulsados durante la temporada en que son producidos de tal forma que las semillas pueden ser dispersadas activamente por animales. Esto parece asegurar que al menos una fracción de las semillas puede germinar durante los pulsos de humedad cuando las condiciones de supervivencia son más adecuadas (Lacey 1982; Noy-Meir 1973; Gutterman 1995).

En este apartado de la investigación se estudió el rol de la retención y dispersión de semillas en *M. pectinifera* en el campo y bajo condiciones experimentales.

Capítulo IV. El nodricismo abiótico en *Mammillaria pectinifera*, lecciones para su reintroducción y conservación.

Una de las estrategias útiles para recuperar las poblaciones de una especie amenazada es la reintroducción de ésta a su medio natural. Para llevar a cabo una reintroducción se requiere

tener un conocimiento amplio de la ecología de la especie objetivo. Para ello es importante estudiar con detalle la historia natural de la especie y sus interacciones con el medio donde ésta habita.

En ambientes estresantes las interacciones positivas como el mutualismo y el comensalismo entre plantas son muy importantes (Aguilar y Sala 1994, 1999; Callaway, 1995; Menge, 2000; Menge y Sutherland, 1987). En muchos casos, la presencia de plantas aledañas reduce el estrés ambiental, lo que parece ser particularmente importante durante el proceso de germinación y establecimiento de las nuevas plantas puesto que las plántulas cuentan con pocos mecanismos para enfrentar las condiciones desfavorables del ambiente (Godínez-Álvarez et al., 2003; Harper, 1977; Solbrig, 1980). Si las plántulas solo pueden establecerse cuando los individuos de otra especie reducen el estrés ambiental, entonces se dice que ocurre un fenómeno de facilitación (Connell y Slatyer, 1977). En las zonas áridas, la precipitación impredecible, las altas tasas de depredación y los suelos secos que alcanzan altas temperaturas (Callaway y Walker, 1997; Franco y Nobel, 1989; Nobel, 1988; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991) dificultan el establecimiento de las plántulas. Muchas plántulas solo pueden sobrevivir bajo las condiciones microambientales que existen bajo la copa de plantas nodrizas, como por ejemplo arbustos, pastos, suculentas y árboles (Armas y Pugnaire, 2005; Carrillo-García et al., 1999; Cavieres et al., 2002; Flores y Jurado, 2003).

En los desiertos, el nodricismo biótico se presenta en muchos grupos de especies. Es muy frecuente entre los cactus (Carrillo-García et al., 1999; Drezner, 2006; Flores-Martínez et al., 1994; Flores y Jurado, 2003; McAuliffe, 1984; Shreve, 1931; Valiente-Banuet et al., 1991; Yeaton, 1978; Zúñiga et al., 2005). Se ha demostrado que la asociación entre cactus y arbustos es consecuencia del aumento en la supervivencia de los cactus debido a la atenuación del estrés (Drezner, 2006; McAuliffe, 1984; Suzán et al., 1994; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Zúñiga et

al., 2005). Las nodrizas crean condiciones menos estresantes en cuanto a temperaturas más bajas, evaporación, evapotranspiración, radiación incidente y daño por congelamiento (Nobel, 1988; Parker, 1989; Shreve, 1931; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991), al mismo tiempo que aumentan la disponibilidad de nutrientes y materia orgánica; también pueden modificar la textura del suelo y proporcionar protección frente al forrajeo y pisoteo (Flores-Martinez et al., 1994; Flores y Jurado, 2003; Pyke 1990).

Un microambiente similar al que se encuentra debajo de los arbustos puede generarse debajo de las rocas. Después de un evento de lluvia el agua que se encuentra sobre el suelo puede permanecer ahí hasta por 19 días más cuando está cerca de rocas que cuando está en suelo desnudo (Nobel et al., 1992). A 0.5 cm de distancia respecto a una roca, la temperatura del suelo puede ser de hasta 7 °C menor que cuando está a una distancia de 50 cm (Patiño y Martorell, datos no publicados, Nobel, 1988; Nobel et al., 1992).

Existen reportes de cactus que crecen preferentemente cerca de rocas. Hasta un 85 % de las plantas *Carnegiea gigantea* de menos de 1 m de altura pueden estar asociadas con plantas o rocas (Parker, 1987). Un 32 % de los individuos de *Stenocereus thurberi* de la misma talla se encuentran asociados con rocas (Parker, 1989). El cacto *Cereus calcirupicola* crece preferentemente asociado a fragmentos de piedra caliza (Rizzini, 1986). *Astrophytum asterias* generalmente se distribuye bajo la sombra parcial que proyectan otras plantas o rocas (U.S. Fish and Wildlife Service, 2003). Las raíces de *Echinocereus engelmannii*, *Ferocactus acanthodes*, y *Opuntia acanthocarpa* son más largas y más densas debajo de las rocas (Nobel et al., 1992).

Flores y Jurado (2003) reportan que al menos 429 especies vegetales en áreas áridas y semiáridas están asociadas con plantas nodrizas. Sin embargo, existen muy pocos datos cuantitativos sobre la frecuencia en la que se dan las asociaciones con rocas.

En comparación con los cactus columnares, los cactus globosos parecen depender menos

de los arbustos. Existen reportes de algunas especies, como *Ariocarpus fissuratus*, *Epithelantha bokei*, *Turbincarpus pseudopectinatus* y varias *Mammillaria*, que crecen preferentemente en ausencia de plantas nodrizas (Godínez-Álvarez et al., 2003). Algunos de estos cactus se desarrollan en suelos pedregosos (Valverde et al., 2004; Zavala-Hurtado y Valverde, 2003), lo que los hace candidatos idóneos para el estudio de la asociación con rocas como una alternativa al fenómeno del nodricismo clásico.

El hecho de que algunas especies de cactus se encuentren distribuidas cerca de rocas no es una prueba de que éstas últimas sean nodrizas abióticas. Dicha relación espacial puede ser el resultado de la dispersión de semillas o de su captación en las cercanías de las rocas, más no necesariamente de la atenuación del estrés, que es un rasgo distintivo del nodricismo (Godínez-Álvarez et al., 2003; Smit et al. 2006; Withgott 2000). Si su distribución junto a las rocas se debe a un proceso de atenuación del estrés durante las etapas tempranas del crecimiento, entonces se esperaría que las plántulas tuvieran más posibilidades de supervivencia en las cercanías de las rocas que en otros microambientes.

En este capítulo se evalúa la frecuencia con la que se presentan el nodricismo biótico y abiótico dentro de un grupo de especies amenazadas del género *Mammillaria* (Cactaceae). Asimismo, se evalúa, como en el caso del nodricismo biótico, la sombra que proporciona una roca puede explicar la asociación entre cactus y rocas. Se trabajó con especies amenazadas puesto que conocer sus necesidades durante el crecimiento temprano puede ser determinante para el éxito de un programa de reintroducción.

Capítulo I

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA Y ESTADO DE CONSERVACIÓN DE LAS POBLACIONES DE *Mammillaria pectinifera*

Distribución geográfica y estado de conservación de las poblaciones de *Mammillaria pectinifera*

INTRODUCCION

Una de las familias de plantas que más llaman la atención de científicos y aficionados son las cactáceas. Originarias del continente americano, han encontrado en México condiciones ideales para desarrollarse y diversificarse, ya que cerca del 60 % del territorio presenta condiciones de aridez (Bravo 1978). A nivel mundial, México alberga cerca del 45% del total de las especies de cactáceas (Arias 1993, Guzmán et al. 2003), con aproximadamente 63 géneros y 913 taxones (especies y subespecies) de los cuales el 79% son endémicos.

En contraste esta gran diversidad de cactus experimenta diferentes factores de disturbio y presión antropogénica (cambios de uso de suelo por deforestación, agricultura, ganadería, crecimiento urbano y en algunos casos sobrecolecta), lo que lo convierte en un recurso natural altamente amenazado (Hernández y Godínez 1994, SEMARNAT 2002, Martorell y Peters 2005, CITES 2008). Los especialistas desde hace tiempo han alertado sobre la amenaza que pesa sobre estas plantas, favoreciendo que en los últimos años sean protegidas a nivel nacional e internacional por gobiernos y organizaciones civiles. En base a lo anterior se incluyen 255 taxones en la Norma Oficial Mexicana (NOM-059-SEMARNAT-2001), 157 taxones en la lista roja de la UICN y 37 especies en el apéndice I del CITES (SEMARNAT 2002, IUCN 2007, CITES 2008).

Dentro de las cactáceas, los géneros *Opuntia* y *Mammillaria* se encuentran ampliamente representados en México (Bravo y Sánchez-Mejorada 1991, Guzmán et al. 2003). Para las mamilarias, se ha estimado que el desierto Chihuahuense (incluyendo Guanajuato, Querétaro e Hidalgo) comprende el 39 % de las especies y subespecies, el desierto Sonorense (incluyendo la península de Baja California) contiene el 18 %, mientras que el valle de Tehuacán-Cuicatlán alberga el 15 % (Hunt *et al.* 2006). El resto de las especies (28%) se distribuyen en los estados de Tamaulipas, Jalisco, Guerrero, de México, Michoacán, Morelos, Nayarit, Distrito Federal, Chiapas, Veracruz, Yucatán. De las 277 mamilarias (especies y subespecies) reconocidas por Hunt y colaboradores (2006), 90% son endémicas a México.

Mammillaria pectinifera, endémica al valle de Tehuacán-Cuicatlán es una de las dos especies del género *Mammillaria* listadas en el apéndice I de CITES y considerada como amenazada por la NOM-059. Su estudio se ha centrado en la descripción básica de su morfología y

taxonomía y algunos aspectos de su biología y ecología (Boke 1960, Rodríguez-Ortega y Ezcurra 2001, Zavala-Hurtado y Valverde 2003, Martorell y Peters 2005, Valverde y Zavala-Hurtado 2006, Rodríguez-Ortega *et al.* 2006, Peters *et al.* 2008). El conocimiento que tenemos sobre su distribución geográfica y el estado de conservación es aún incipiente como desafortunadamente ocurre con la mayoría de las plantas mexicanas. Esta información es fundamental obtenerla ya que el grado de amenaza de una especie está íntimamente ligado al número de poblaciones e individuos junto con la presión, principalmente por actividades antrópicas, a las que están sometidas.

Sin embargo, dada la destrucción acelerada de los hábitats, deben implementarse de manera inmediata los estudios ecológicos pertinentes. Una aproximación mediante evaluaciones rápidas y el uso de herramientas como la distribución potencial pueden ayudar a obtener la información necesaria para la implementación en el corto plazo de medidas de conservación para esta especie.

Antecedentes

Trabajos previos al presente muestran que el conocimiento de la distribución geográfica de *M. pectinifera* era escaso (Anderson 1990). Bravo y Sánchez-Mejorada (1991) reportaron tres localidades en Puebla. Para 1987, Anderson y colaboradores (1994) sólo encontraron dos de estas localidades, aunque sugirieron su presencia en Oaxaca. Posteriormente, Arias *et al.* (1997) localizaron dos localidades más en Puebla.

Desde el punto de vista poblacional, Anderson y colaboradores (1994) cuantificaron los individuos en las dos localidades estudiadas, encontrando individuos en solo dos de ellas con 112 y 46 individuos de todas las clases de edad, respectivamente. Estos autores sugieren que estas poblaciones se encontraban diezmadas por la modificación del hábitat (extracción de roca para construcción, arrojado de basura, crecimiento urbano y ganadería) y la colecta de plantas. Causas que presumiblemente causaron la extinción local en una de las tres poblaciones citadas.

Como consecuencia del pobre conocimiento de su ecología y el aparente alto grado de amenaza que presenta *M. pectinifera*, el presente trabajo tiene como objetivos: i) Evaluar la distribución actual y potencial de las poblaciones; ii) Describir las poblaciones encontradas y evaluar su estado de conservación; iii) Identificar los factores de amenaza y emitir recomendaciones para su conservación.

MÉTODOS

Área de estudio

El presente trabajo se realizó en la Reserva de la Biósfera del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, región que presenta una alta diversidad florística (Smith 1965, Meyrán 1980, Rzedowski 1991, Arias 1993, Arias *et al.* 1997, Davila *et al.* 2002) con un 30% de endemismo (Villaseñor *et al.* 1990, Davila *et al.* 2002). Esta área natural protegida se encuentra situada al sureste del estado de Puebla y al noroeste del estado de Oaxaca y comprende la región árida más meridional de México, con una de las vegetaciones xerófilas más diversas de norteamérica. Dentro de la Reserva de la Biosfera, el trabajo de campo se realizó en el sureste del Estado de Puebla.

Descripción de la especie

Mammillaria pectinifera es una cactácea globosa pequeña, simple y semigeofítica de 3-4 cm de diámetro y de 1-2 cm de altura. Las areolas, 2-4 mm de largo tienen espinas radiales, pectinadas de color blancas completamente adpresas arregladas en forma de peines que cubren casi por completo a la planta. Los tubérculos miden de 2.5-3.5 mm de largo con axilas desnudas. Las flores son de color blanco con matices de color rosa de 1-2 cm de largo y forman coronas alrededor del ápice. Los frutos son blanquecinos de 5-9 mm de largo que se encuentran parcialmente incluidos en las axilas de los tubérculos, con semillas de 1.2-1.4 mm de largo, 0.9-1.1 mm de ancho en forma de cúpula y de color negro (Bravo y Sánchez-Mejorada 1991, Arias *et al.* 1997).

Distribución geográfica

Con la finalidad de reconocer la distribución geográfica de *M. pectinifera*, en primer lugar se realizó una revisión meticulosa de la literatura y posteriormente se hizo una consulta al herbario del Instituto de Biología de la UNAM (MEXU). Durante marzo de 1996 a mayo de 1997 se visitaron las localidades que habían sido citadas en la bibliografía, con la finalidad de cotejar su existencia actual y reconocer las condiciones ecológicas de sus hábitat. Con la finalidad de distinguir a estas poblaciones fueron nombradas como “Poblaciones históricas”. Con el fin de encontrar nuevas poblaciones, desde octubre de 1997 a septiembre de 1999, se realizaron salidas exploratorias en aquellos sitios que mostraron condiciones ecológicas similares a las observadas en las poblaciones históricas, en particular fueron considerados el tipo de suelo, la geología, la

pedregosidad superficial, la vegetación asociada, la altitud y pendientes como indicadores. Cuando se encontraron individuos de *M. pectinifera* fueron nombradas como “Poblaciones descubiertas”.

Distribución potencial

El software que se utilizó para generar la distribución potencial de *Mammillaria pectinifera* fue el Genetic Algorithm for Rule-Set Prediction (GARP). El GARP es un sistema que incluye diferentes algoritmos basado en un enfoque de inteligencia artificial que busca correlaciones no aleatorias entre puntos de presencia de organismos y de variables ambientales (Benito de Pando y Peñas de Giles, 2007). El algoritmo ha sido probado en campo varias veces y se sabe que tiene una excelente capacidad de predicción en la distribución geográfica de las especies (Peterson, 2001).

El modelo de distribución potencial se obtuvo a través de 10 poblaciones de *Mammillaria pectinifera* (poblaciones históricas y descubiertas-fase 1, Tabla 1) por ser las poblaciones con las que se contaba con mayor información ecológica (Tabla2), lo que permitió restringir y afinar el modelo. La base de datos ambiental se obtuvo de la cartografía vectorial del Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática (INEGI) a una escala 1:250,000. Los mapas que se utilizaron fueron el de edafología, geología, uso de suelo y vegetación, y topográfico. A este último se le aplicó un proceso conocido como Triangular Irregular Networks (TIN), para generar un Modelo Digital de Elevación y con ello elaborar el mapa de pendientes y altitud.

El máximo número de iteraciones se estableció en 700 (valor usualmente entre 100 y 1000), con un límite de convergencia 0.07 (valor usualmente entre 0.01 y 0.1). Se utilizaron el 100% de los puntos para generar los modelos (las 10 poblaciones descritas, Tabla 2) y se probó con otras 7 poblaciones descubiertas (poblaciones descubiertas fase-2, Tabla 1) para tener una idea del grado de confianza del modelo.

Durante octubre de 2007, se realizaron salidas de verificación en campo a diferentes sitios dentro del área de distribución potencial, con la finalidad de cotejar la existencia de posibles nuevas poblaciones, estas poblaciones se les denominó “Poblaciones GARP”. Cabe mencionar que la verificación en campo no se pudo hacer de una manera sistemática y por ello los resultados deben tomarse solo como informativos.

Caracterización de las poblaciones

A partir de las localidades previamente determinadas (Poblaciones exploradas e históricas), se evaluó el área de distribución, el tamaño poblacional, la densidad poblacional, la estructura de

tamaños y algunas observaciones generales sobre el hábitat para un subconjunto de 10 poblaciones (Tabla 1).

- a) Área de distribución (A). Se limitó la superficie en donde se encontraron confinados los individuos mediante un polígono regular, y posteriormente se calculó el área del mismo.
- b) Tamaño poblacional (N). Se evaluó a partir de un muestreo aleatorio que correspondía al 1% del área total de distribución de la población (excepto en Azumbilla donde solo se realizaron 20 transectos equivalentes al 0.5% del área total de la población). La cuantificación se realizó a lo largo de transectos de 100 m de largo por 1 m de ancho y se estimó N de la siguiente manera:

$$N = A \times I / S$$

Donde,

N = Tamaño poblacional.

A = Área total de distribución de la población.

I = Número de individuos registrados dentro de los transectos.

S = Superficie total de los transectos censados.

Para evaluar si las poblaciones diferían en tamaño entre si se utilizó una prueba H de Kruskal-Wallis (Sokal y Rohlf 1995). Las poblaciones que difirieron en número de individuos se compararon con pruebas pareadas de H .

- c) Densidad poblacional (D). La densidad de individuos se estimó por hectárea, de ahí que

$$D = 10000 \times I / S$$

Para evaluar si las poblaciones diferían en densidad entre si se utilizó una prueba H de Kruskal-Wallis (Sokal y Rohlf 1995). Las poblaciones que difirieron en densidad se compararon con pruebas pareadas de H .

d) Estructura de tamaños. De cada individuo registrado para estimar el tamaño poblacional, se midió su diámetro y altura. Los individuos fueron agrupados por categorías de tamaños del diámetro (4-8, 8.1-16, 16.1-32, y >32 mm), en donde las dos primeras categorías representan individuos juveniles y las demás corresponden a individuos adultos reproductivos.

Una prueba de χ^2 de independencia se utilizó para evaluar si las proporciones de individuos de diferente tamaño son iguales en todas las poblaciones. Para identificar que poblaciones difirieron en su estructura de tamaño se empleó una prueba de residuos ajustados de Haberman (Greig-Smith 1983).

e) Descripción del hábitat. En cada sitio se registró la ubicación geográfica, altitud, tipo de vegetación, especies predominantes (dominante fisonómico), tipo de sustrato (tipo de suelo), pedregosidad e inclinación. También se describió y evaluó la posible actividad humana en las cercanías o inmediaciones de las poblaciones y el posible daño en las plantas asociado al ganado.

La cobertura de piedras superficiales se estimó como la proporción (%) de suelo cubierto por ellas. Además, se clasificó el tamaño promedio de las piedras en tres categorías de tamaño (grava < 5 cm, pedregullo de 5-20 cm y piedra > 20 cm). Para poder categorizar a nivel de población el tipo de pedregosidad se diseñó un índice de pedregosidad (R); $R = p_i m_i / p_j$, donde p_i = porcentaje de cobertura de las piedras de la categoría i y m_i = tamaño i . Para analizar si la cobertura y el tamaño de las piedras difieren entre las poblaciones se utilizó el estadístico F .

El daño a las plantas asociado al ganado se midió en cada individuo registrado para estimar el tamaño poblacional, se registró si la planta presentaba algún daño visible (deformación, ausencia de un fragmento de la misma, etc.) y si dentro de la unidad del transecto había evidencia de excretas de ganado. Para poder evaluar si el daño registrado en las plantas está asociado al ganado se utilizó una χ^2 de independencia.

RESULTADOS

Distribución geográfica

Previo a este trabajo, *Mammillaria pectinifera* había sido reportada en seis localidades Tecamachalco, El Riego y Texcala por Bravo y Sánchez-Mejorada (1991), y tres más recientes

Teteletitlán, Nopala y Azumbilla (Arias *et al.* 1997; Tabla 2). Se verificaron estas localidades en el campo y se registró la presencia de la especie en todas ellas. Las salidas exploratorias dieron como resultado el hallazgo de once localidades no reportadas (Tabla 2; poblaciones descubiertas), lo que mostró el escaso conocimiento biogeográfico de la especie.

Distribución potencial

El mapa de distribución potencial de la especie (Fig. 1), muestra una superficie alrededor de 175,000 ha. El área potencial está comprendida principalmente en la parte sureste de Puebla, mientras que sólo una fracción mínima se localiza al norte de Oaxaca, en colindancia con Puebla.

Se corroboró la existencia de *M. pectinifera* en cinco nuevas localidades dentro del área de distribución potencial (poblaciones GARP; Tabla 2 y Fig. 1). Lo anterior, indica que el número de poblaciones conocidas de *M. pectinifera* es hasta ahora de 22 localidades.

Caracterización de las poblaciones

La caracterización se llevó a cabo en diez poblaciones, la mayoría de las localidades de *M. pectinifera*, corresponden a matorrales submontanos y el resto a matorral micrófilo (Rzedowski 1978, Tabla 2). De manera general la vegetación está conformada por leguminosas leñosas, cactáceas, agaváceas y nolináceas.

Las poblaciones se distribuyen en un intervalo altitudinal de 540 m que oscila entre los 1740 y los 2280 msnm. Prefieren las laderas con pendientes poco inclinadas, suelos tipo rendzinas teniendo como material parental rocas sedimentarias de origen calcáreo (Tabla 2). En general las mamilarias se observan agregadas, en espacios ampliamente abiertos de vegetación y asociadas a un sustrato calcáreo y rocoso (Fig. 2). Las poblaciones presentan áreas de distribución reducidas, ya que siete de ellas presentan una superficie menor de 5 hectáreas (Tabla 2 y Fig. 3). El tamaño de las poblaciones, es decir el número de individuos en cada población, fluctúa entre 2,000 y 20,000 siendo lo más común 8,000 individuos por población. El acumulado de las 10 poblaciones estimadas da una cifra de alrededor de 83,000 individuos (Fig. 4). Las poblaciones varían en número de individuos de manera significativa ($H = 30.62$; g. l. = 9, 74; $p < 0.0003$). Texcala y Tecamachalco difieren con la mayoría de las poblaciones (Fig. 4).

La densidad de individuos en las diferentes localidades varía de 200 a unos 5000 individuos/ ha siendo lo más común los 2500 individuos/ ha (Fig. 5). Las poblaciones varían en

densidad de manera significativa ($H = 33.34$; g.l. = 9, 74; $p < 0.001$). Azumbilla y Frontera son las que más difieren de la mayoría de las poblaciones (Fig. 5).

La estructura de tamaños en la mayoría de las poblaciones presenta una forma de campana, es decir, los individuos de tamaño intermedio están presentes en un número mayor, mientras los más pequeños y los más grandes se encuentran en cifras menores (Fig. 6). La estructura de tamaños resultó significativamente diferente entre las poblaciones ($\chi^2 = 83.63$; g.l. = 27; $p < 0.001$), algunas clases de tamaño resultaron estar en deficiencia o en exceso en algunas localidades (Tabla 3).

La especie se encuentra en suelos pedregosos con una cobertura superficial de alrededor del 40%. La cobertura superficial de las rocas (Fig. 2a) no difiere significativamente entre las poblaciones ($F = 2.24$; g.l. = 4, 53; $p = 0.08$). El tamaño de los fragmentos (Fig. 2b) tampoco ($F = 1.55$; g.l. = 4, 53; $p = 0.19$). Lo anterior apunta a que todas las poblaciones comparten un sustrato pedregoso con características similares.

Todos los sitios presentan evidencias de actividad humana (Tabla 2), en orden de importancia el pastoreo de ganado caprino resultó ser la actividad más frecuente, seguido de la agricultura, la explotación de material para construcción, la cercanía a caminos y poblados en expansión, el saqueo y la influencia de tiraderos de basura cercanos.

La asociación del ganado y el posible daño directo de éste sobre las plantas resultó no significativo ($\chi^2 = 0.3631$; g.l. = 2; $p = 0.83$).

DISCUSIÓN

El conocimiento de la distribución geográfica de *Mammillaria pectinifera* aumentó sensiblemente a través del trabajo de exploración en el campo, de seis poblaciones reportadas en la literatura, con este trabajo se puede afirmar que al menos existen 22 poblaciones, es decir 16 más que se suman a las conocidas previamente.

Las acciones y herramientas que destacan para estos nuevos descubrimientos se basaron en (1) un trabajo intensivo de exploración en el campo, (2) una búsqueda dirigida, una vez que se aprendió sobre los requerimientos ambientales de la especie relativos al tipo de suelo, la geología, la vegetación asociada, la altitud y la pendiente principalmente, y (3) la exploración tomando como guía el mapa de distribución potencial generado específicamente para esta especie. Este último nos permitió delimitar espacialmente el área de búsqueda, dado que el hábitat de la especie presenta características bien definidas, lo que permitió construir un mapa confiable y bastante acotado.

Cabe mencionar que no ha sido posible hasta el momento, lograr una verificación formal del mapa, es decir, por ejemplo mediante la verificación de una selección al azar de sitios en el área potencial y zonas adyacentes. Sin embargo, se exploró una pequeña porción que resultaba interesante por tratarse de un área que presenta contacto cercano con sitios que el modelo discrimina por tener otras condiciones ecológicas lo cual permitió darse una idea cualitativa del funcionamiento del modelo. Por otro lado, hay que recalcar que los resultados generan una buena expectativa ya que con un esfuerzo moderado fue posible encontrar cinco nuevas poblaciones y darse cuenta que el modelo discrimina correctamente sitios donde no aparece la especie. Definitivamente es necesario verificar formalmente el modelo para poder tener una idea más clara de la precisión de este mapa de distribución potencial.

De manera anecdótica, se había sugerido la existencia de *M. pectinifera* para Oaxaca (Bravo y Sánchez-Mejorada 1991), lo cual es consistente con los resultados obtenidos del mapa de distribución potencial, aunque la existencia en Oaxaca de la planta deberá verificarse.

Por otro lado, se había reportado la posible extinción de *M. pectinifera* en una de las localidades reportadas por Bravo y Sánchez-Mejorada (Anderson 1994). Sin embargo, esta investigación mostró lo contrario. Presuponemos que lo anterior fue producto de su incierta ubicación, baja densidad poblacional, alteración del hábitat, sobrecolecta y su apariencia poco conspicua bajo condiciones naturales.

Mammillaria pectinifera está asociada fuertemente a suelos tipo rendzinas, a un sustrato calcáreo y pedregoso (Zavala y Valverde 2003), a laderas con poca pendiente y al matorral submontano. Estas características son muy constantes y ayudaron a la localización de las nuevas poblaciones y deben, junto con el mapa de distribución potencial, considerarse para futuras exploraciones. La altitud parece que no es un factor que acote mucho la búsqueda dado que la especie se encuentran en un intervalo un poco mayor a los 500m. Otro elemento a considerar es que dado que la especie es poco conspicua, se encuentra agregada y en poblaciones con áreas de extensión muy reducida, la exploración debe ser muy cuidadosa, recorriendo a todo lo largo y ancho los sitios potenciales y observando cuidadosamente en el suelo.

Con los resultados obtenidos surge la pregunta ¿es *M. pectinifera* una cactácea en alto grado de amenaza? Pareciera que se ha sobreestimado la amenaza de esta planta por carencia de conocimiento a falta principalmente de exploración en el campo. Los resultados de esta investigación elevaron tanto en número como en extensión la presencia de *M. pectinifera*, de 158 individuos reportados en 1994 en dos poblaciones, a 83,000 individuos estimados para las 10 poblaciones estudiadas a detalle, de un total de 22. Respecto a la extensión original en 1994 de

alrededor de 44 ha. Como resultado de este trabajo se tienen 96 ha medidas de extensión para las 10 poblaciones estudiadas y un área potencial de alrededor de 175,000 ha susceptibles de ser exploradas para encontrar potencialmente a la especie en estudio.

Lo anterior, indica que el grado de amenaza, en términos numéricos y de superficie de presencia, no es tan severo como se pensaba hace unos 15 años. Sin embargo, lo que preocupa es que la región y las poblaciones de *M. pectinifera* están bajo un severo disturbio crónico (Martorell y Peters 2005) debido a un importante cambio en el uso del suelo por prácticas de ganadería y agricultura extensiva, y crecimiento de las poblaciones, lo cual con el paso del tiempo ha generado y seguirá causando una importante presión sobre las poblaciones de *M. pectinifera* y los recursos naturales asociados. Lo anterior indica que a pesar de la buena noticia del estado de conservación de la especie, en términos numéricos (individuos y poblaciones), es necesario fortalecer las medidas de conservación del territorio e incluso promover la restauración de algunos sitios para garantizar la permanencia a largo plazo de esta especie.

BIBLIOGRAFÍA

- Anderson, E.F. (ed.). 1990. Succulent plant conservation studies and training in Mexico: Stage 1, Part 2 and Stage 2. *World Wildlife Found-U.S.* Reporte interno.
- Anderson, E.F., Arias, M.S. y N.P. Taylor 1994. Threatened cacti of Mexico. Succulent plant research vol. II. Royal Botanical Gardens, Kew.
- Arias, S. 1993. Cactáceas: Conservación y diversidad en México. Vol. Esp.(XLIV) *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.* 109-115.
- Arias, S., Gama, S. y L. U. Guzmán-Cruz 1997. *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*. 14: Cactaceae. Instituto de Biología, UNAM. México. 146pp.
- Benito de Pando, B. y J. Peñas de Giles 2007. Aplicación de modelos de distribución de especies a la conservación de la biodiversidad en el sureste de la Península Ibérica, *GeoFocus* 7: 100-119.
- Boke, N.H. 1960. Anatomy and development in *Solisia*. *American Journal of Botany* 47: 59–65.
- Bravo, H. 1978. *Las cactáceas de México*. 2a. ed. Vol I. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Bravo, H. y H. Sánchez-Mejorada. 1991. *Las cactáceas de México*. Vols. II y III. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- CITES 2008. CITES Apéndice I. <http://www.cites.org/esp/app/appendices.shtml>

- Dávila, A., Arizmendi, M. del C., Valiente-Banuet, A., Villaseñor, J.L., Casas, A. y R. Lira. 2002. Biological diversity in the Tehuacan-Cuicatlán Valley, Mexico. *Biodiversity and conservation* 11: 421-442.
- Greig-Smith, P. 1983. *Quantitative Plant Ecology*. 3^a ed. Berkeley Univ. of Calif.
- Guzmán-Cruz, L. U., S. Arias y D. Dávila. 2003. Catálogo de cactáceas mexicanas. Conabio-UNAM.
- Hernández, H.M. y H. Godínez 1994. Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. *Acta Botánica Mexicana* 26, 33-52.
- Hunt D., Taylor N. and G. Charles 2006. *The New Cactus Lexicon, Volumes I and II: Descriptions and Illustrations of the Cactus Family*, DH Books, Sherborne, England. 373 pp.
- IUCN 2008. IUCN Red List of Threatened Species. <http://www.iucnredlist.org/search/search-basic>
- Lombardi J.A. 1994. Viviparity in *Rhipsalis pilocarpia* Lofgren (Cactaceae). *Ciencia e Cultura (Sao Paulo)* 45(6): 407
- Martorell, C., Peters, E.M., 2005. The Measurement of Chronic Disturbance and its Effects on the Threatened Cactus *Mammillaria pectinifera*. *Biological Conservation*. 124: 119–207.
- Meyrán, G. J. 1980. Guía botánica de cactáceas y otras suculentas del Valle de Tehuacán. Sociedad Mexicana de Cactología A. C., México D.F., México. 50 pp.
- Peters, E., S. Arizaga y E. Ezcurra 1995. Estado del conocimiento sobre la distribución geográfica de cactáceas amenazadas del género *Mammillaria* en Tehuacán, Puebla. Avances preliminares en *Mammillaria pectinifera*. Ponencia en el XIII Congreso de Botánica. Cuernavaca, Mor.
- Peters, E. M., Martorell, C., y E. Ezcurra 2008. Nurse rocks are more important than nurse plants in determining the distribution and establishment of globose cacti (*Mammillaria*) in the Tehuacán Valley, Mexico. *Journal of Arid Environments* 72: 593-601.
- Peterson, A. T. 2001. Predicting species' geographic distributions based on ecological niche modeling. *Condor*. 103:599–605.
- Rodríguez-Ortega, C.E., Ezcurra, E., 2001. Distribución espacial en el hábitat de *Mammillaria pectinifera* y *M. carnea* en el Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, México. *Cactáceas y suculentas mexicanas* 46, 63–67.
- Rodríguez-Ortega, C., M. Franco, and M.C. Mandujano. 2006. Serotiny and seed germination in three threatened species of *Mammillaria* (Cactaceae). *Basic and Applied Ecology* 7: 533–544.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa. México, DF. 432 pp.

- Rzedowski, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Act. Bot. Mex.* 14: 3-21.
- SEMARNAT 2002. Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2001, Especies nativas de México de flora y fauna silvestres - Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación (Segunda Sección). 6 de marzo de 2002: 1-62.
- Smith, E.C. 1965. Flora. Tehuacán Valley. *Fieldiana Botany* 31: 107-143.
- Sokal, R. R. and F. J. Rohlf. 1995. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. 3ª edición. W. H. Freeman and Co.: New York. 887 pp.
- Valverde P.L. y J.A. Zavala-Hurtado 2006. Assessing the ecological status of *Mammillaria pectinifera* Weber (Cactaceae), a rare and threatened species endemic of the Tehuacán-Cuicatlán Region in Central Mexico. *Journal of Arid Environments*. 64: 193-208
- Villaseñor, J.L., P. Dávila y F. Chiang. 1990. Fitogeografía del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Bol. Soc. Bot. Mex.* **50**: 135-149
- Zavala-Hurtado, J.A., Valverde, P.L., 2003. Habitat restriction in *Mammillaria pectinifera*, a threatened endemic Mexican cactus. *Journal of Vegetation Science* 14, 891-898.

Tabla 1. Relación de poblaciones de *Mammillaria pectinifera*.

POBLACIÓN	#	LOCALIDAD (año de registro)	CITA
Histórica	1	El Riego (1980)	Bravo y Sánchez-Mejorada 1991
	2	Tecamachalco (1980)	
	3	Texcala (1980)	
	4	Teteletitlán (≈1986)	Arias <i>et al.</i> 1997
	5	Nopala (1993)	
	6	Azumbilla (1995)	
Descubiertas (fase 1)	7	Coapan (1997)	Este trabajo
	8	Teontepec (1997)	
	9	Frontera (1997)	
	10	Zapotitlán (1997)	
Descubiertas (fase 2)	11	Chapulco Norte (1999)	Este trabajo
	12	Chapulco Sur (1999)	
	13	Mezquite (1999)	
	14	Mirador (1999)	
	15	Montón de Piedra (1999)	
	16	Sipiapan (1999)	
	17	Tambor (1999)	
GARP	18	Tepanco (2007)	Este trabajo
	19	Temalacayuca (2007)	
	20	Lobo (2007)	
	21	Rancho viejo (2007)	
	22	Relleno (2007)	

Tabla 2. Descripción general de las poblaciones de *Mammillaria pectinifera*

Población #	Altitud (metros)	Área (Ha)	Topografía	Acimut	Inclinación	Tipo de Vegetación	Dominante Fisonómico	Cercanía a Poblados (km)	Actividad Humana	Tipo de Ganado Tipo de Cultivo
Azumbilla 1	2180	40	laderas	S E O	5° 15° 15°	Matorral submontano		5	Pastoreo	Caprino
Coapan 2	1740	1.05	ladera	N	5°	Matorral micrófilo	<i>Yucca periculosa</i>	1.9	Pastoreo Basurero	Caprino
El Riego 3	1940	1.81	cima ladera	NE	-	Matorral submontano	<i>Dasyilirion acotriche</i> <i>Yucca periculosa</i> <i>Hechtia</i> sp.	4	Pastoreo	Caprino
Nopala 4	2280	1.54	ladera	NO	7°	Matorral submontano	<i>Yucca periculosa</i> <i>Dasyilirion acotriche</i> <i>Brahea dulcis</i>	3	Pastoreo	Caprino
Teontepec 5	2000	4	ladera	N E		Matorral submontano	<i>Yucca periculosa</i> <i>Brahea dulcis</i>	5.8	Pastoreo Brechas	Caprino
Teteletitlán 6	2220	4.36	ladera	SO	8°	Matorral submontano	<i>Yucca periculosa</i> <i>Dasyilirion acotriche</i>	0.1	Cultivo	Magueyera
Frontera 7	2000	4.73	cima ladera	NE	10°	Matorral submontano	<i>Gochnatia hypoleuca</i> <i>Acacia subangulata</i> <i>Agave peacockii</i> <i>Yucca periculosa</i>	4	Veredas Ganado	Vacuno
Tecama-chalco 8	2200	13.46	cima ladera	E	-	Matorral micrófilo	pastos <i>Opuntia filifera</i> <i>Ipomea</i>	1.8	Pastoreo Agricultura Area suburbana	Caprino Ovino
Texcala 9	1900	22.81	meseta	N,S,E y O	5-15°	Matorral submontano	<i>Yucca periculosa</i>	2	Pastoreo Agricultura Minería	Caprino
Zapotitlán 10	2100	2.17	ladera	S	6°	Matorral submontano	<i>Yucca periculosa</i> <i>Agavestricta</i>	3.1	Ganado veredas	Vacuno Caballar

Tabla 3. Análisis de la estructura de tamaños de las distintas poblaciones mediante la prueba de residuos ajustados de Haberman. La clase de tamaño que se encuentra en "exceso" se representa con un número mayor a 2. La clase de tamaño que se encuentra "deficiente" se representa con un número menor a -2.

Población	< 8mm	8 - 16mm	16 - 32mm	> 32mm
Azumbilla	-1.8	-1.1	1.7	0.6
Coapan	0.0	1.2	-1.0	-0.1
El Riego	2.9	2.6	-2.7	-2.4
Nopala	1.5	0.0	-0.8	-0.2
Sn. Bartolo	-2.1	-1.3	2.8	-0.8
Sn. Lucas	-0.4	-1.2	1.6	-0.5
S.S. Frontera	-1.7	-1.3	0.7	2.7
Tecamachalco	0.2	3.3	-1.4	-3.2
Texcala	-1.9	-0.6	0.4	2.5
Zapotitlán	3.1	-2.3	-0.4	1.2

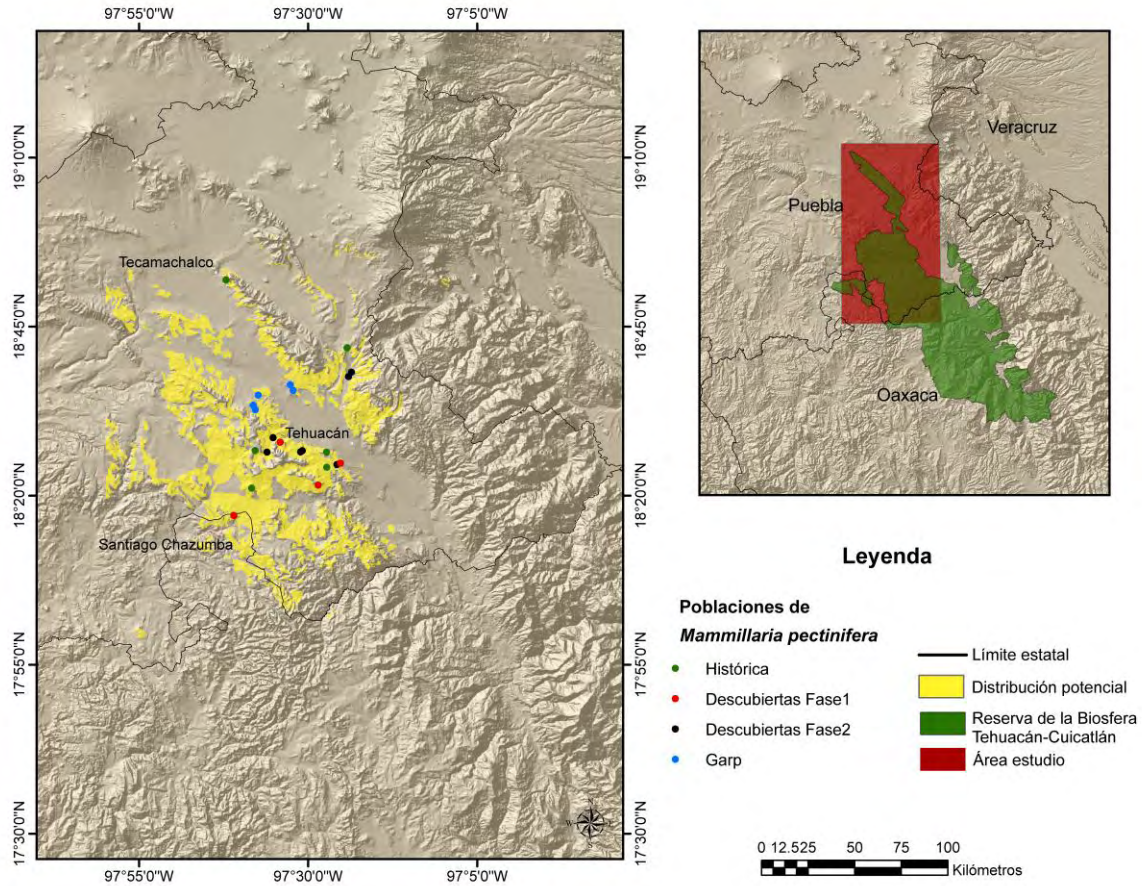


Figura 1. Área de estudio y distribución potencial de *Mammillaria pectinifera*. El área amarilla muestra la distribución potencial de la especie y los puntos de colores señalan la ubicación de las distintas poblaciones conocidas de la especie.

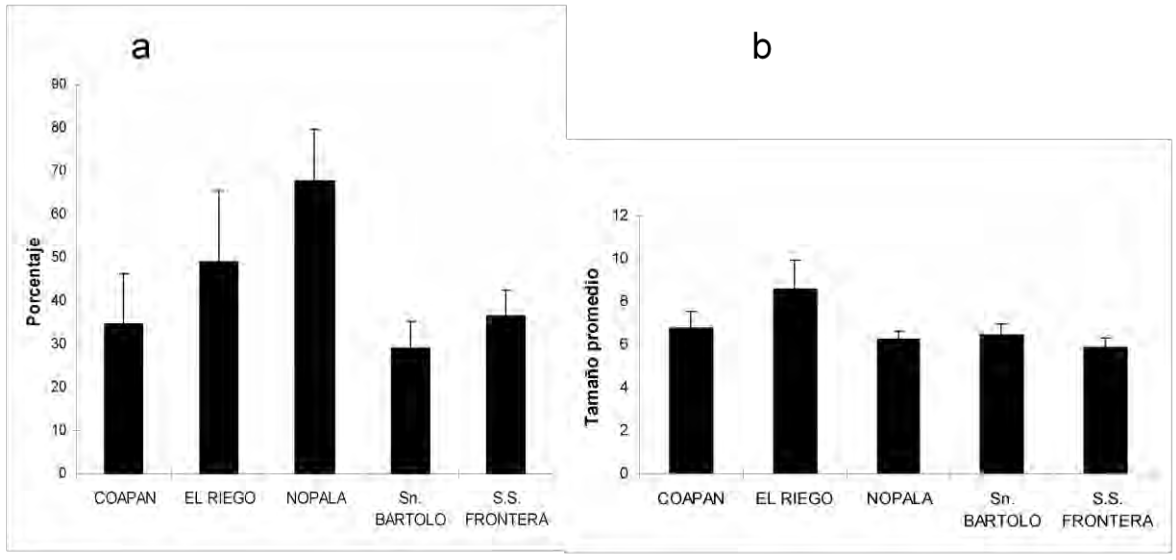


Figura 2. Porcentaje de cobertura de piedra (a) e índice de tamaño de los fragmentos (b) para cinco poblaciones de *M. pectinifera*.

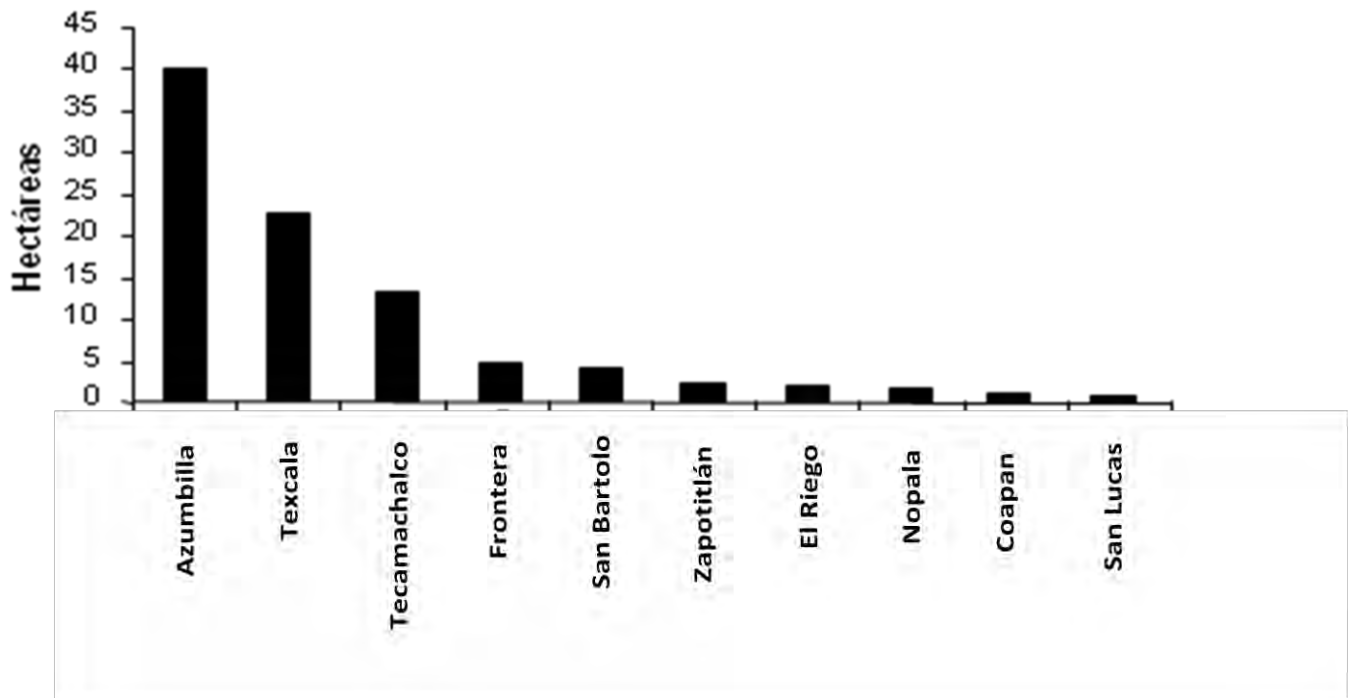


Figura 3. Tamaño de las áreas de distribución de *M. pectinifera*.

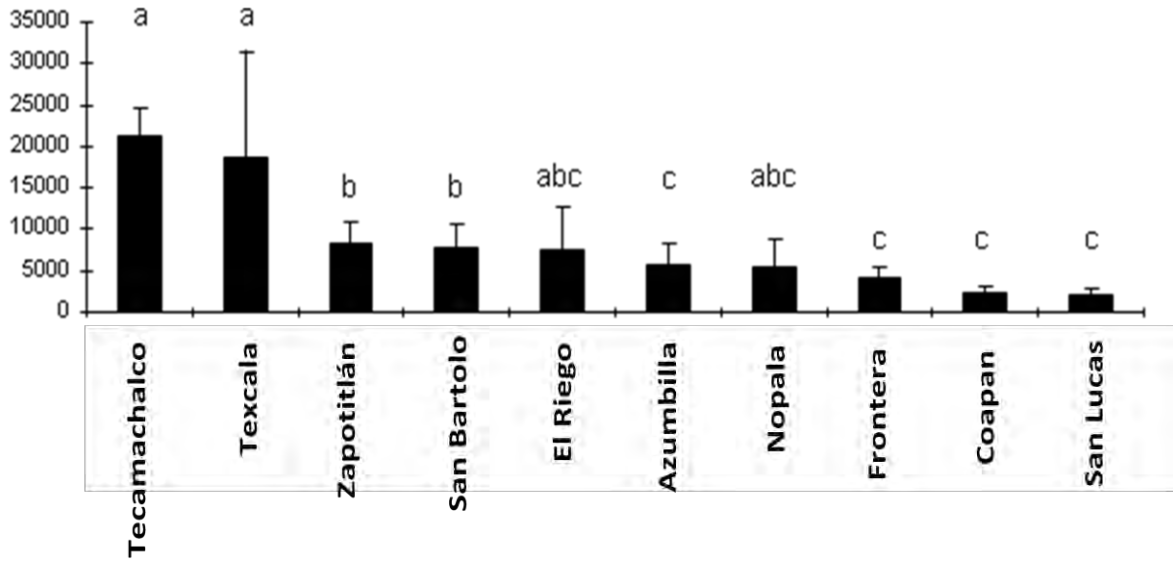


Figura 4. Estimación del número de individuos de *M. pectinifera* presentes en cada población. Las letras arriba de las barras señalan que poblaciones difieren entre si estadísticamente.

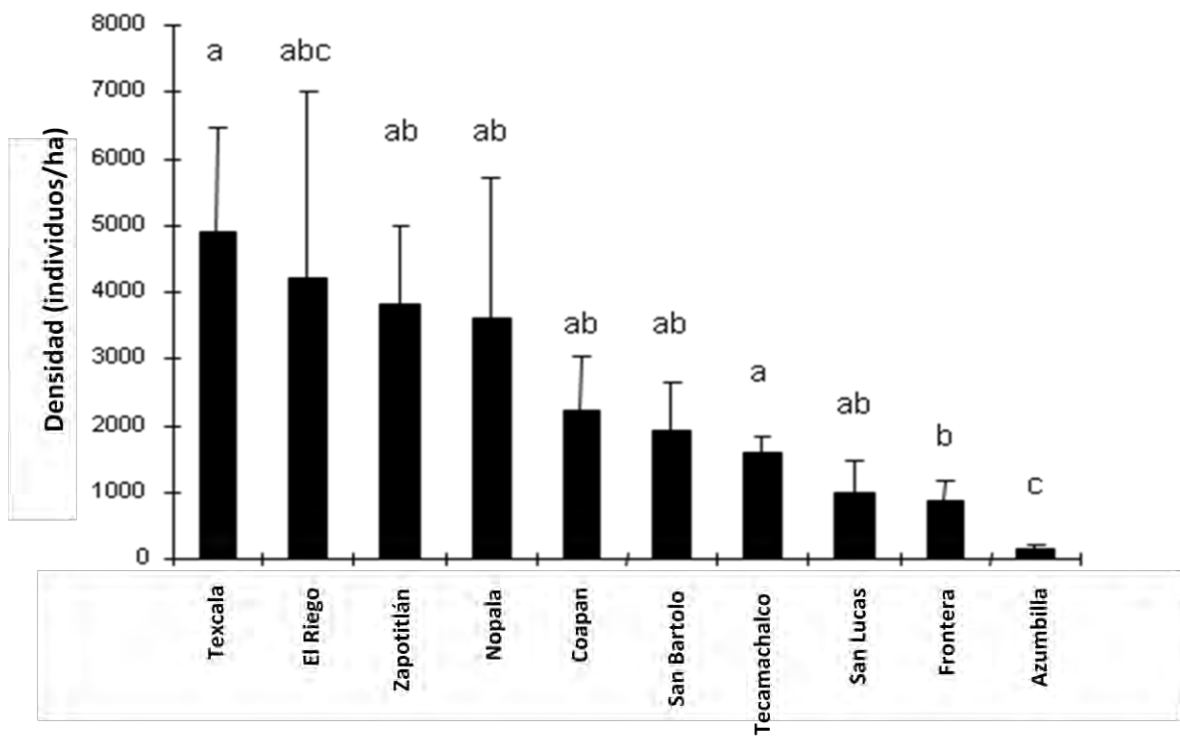


Figura 5. Densidad de individuos de *M. pectinifera* en las diferentes localidades estudiadas. Las letras arriba de las barras señalan que poblaciones difieren entre si estadísticamente.

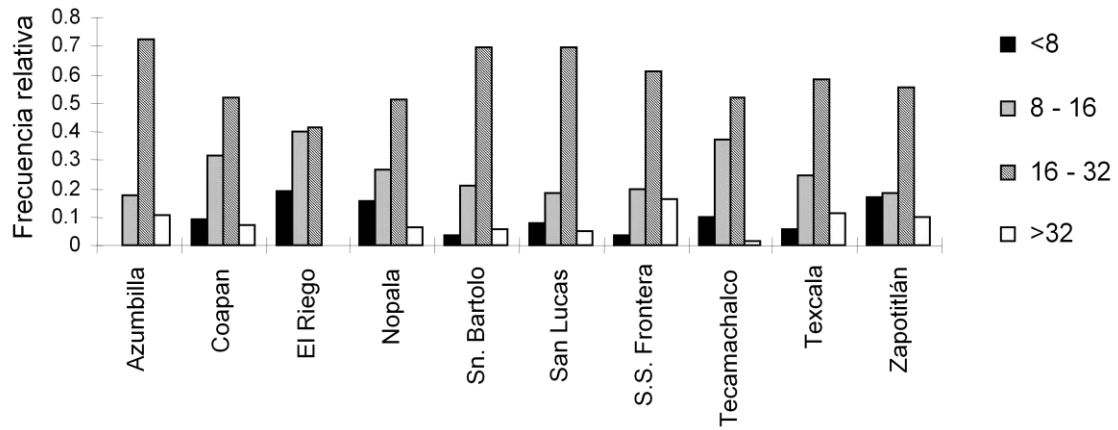


Figura 6. Estructura de tamaños en las diferentes poblaciones.

Capítulo II

CONSECUENCIAS DEMOGRÁFICAS DE LA RETENCIÓN Y LA DISPERSIÓN DE SEMILLAS EN *Mammillaria pectinifera*

(Artículo enviado al *Journal of Basic and Applied Ecology*)

**The demographic impacts of serotiny and cued dispersal in the threatened cactus
Mammillaria pectinifera.**

Edward M. Peters^{1*}, Carlos Martorell² and Exequiel Ezcurra³

¹Instituto Nacional de Ecología, Dirección de Conservación de los Ecosistemas.

² Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.

³Biodiversity Research Center of the Californias, San Diego Natural History Museum

*Corresponding author.

Periférico Sur 5000 2° piso, Insurgentes Cuicuilco 04530, México D.F., México.

Tel. 52(55) 5424 6429. Fax 52(55) 5424 5398.

E-mail: edpeters@ine.gob.mx

Running head: Demographic effects of serotiny in *M. pectinifera*

Word count: 4500

Abstract

Most cacti get established only in exceptionally rainy years. Due to the climatic unpredictability of drylands, seed-retention in the mother plant may be adaptive as seeds are gradually released into the environment, so that some may be dispersed during favourable periods. The threatened *Mammillaria pectinifera*, a small globose cactus, expels some seeds actively during exceptionally rainy periods, while dispersing others passively over several years. We assessed the demographic effects of seed retention and dispersal processes. Dynamics of the seeds in the mother plant over two very contrasting years in terms of precipitation was incorporated into a stochastic matrix model. Seed retention was found to be a bet-hedging strategy, increasing significantly the probability that some of the seeds retained in any given year are dispersed within a subsequent rainy period. Active seed-expulsion raises this probability even further. As expected, in the presence of temporal variability, seed retention increased the population growth rate, λ . Active fruit expulsion did not significantly affect λ , but reduced demographic stochasticity, a factor thought to increase extinction probability. Despite this sophisticated dispersal mechanisms, the population size was found to be decreasing, probably as a result of anthropogenic disturbance.

Key words: Desert plants, El Niño-La Niña, Plant demography, Seed-bank, Tehuacán Valley, Stochastic population models.

INTRODUCTION

Dispersal, germination, and establishment constitute the most vulnerable stages in the life cycle of plants because seedlings have limited mechanisms to face unfavourable conditions (Harper, 1977; Angevine & Chabot, 1979; Solbrig, 1980). In some cacti germination and establishment are usually very low. Only in exceptional years are environmental conditions adequate for successful establishment to take place (Godínez-Álvarez, Valverde & Ortega-Baes, 2003). It is a well-known fact that reproduction of desert plants occurs mostly during occasional humid years. In this regard, the El Niño-La Niña cycle has received increasing attention. (Holmgren, Scheffer, Ezcurra, Gutiérrez & Mohren, 2001).

It has been suggested that retaining seeds in the mother plant for more than one year, a phenomenon known as serotiny, may confer adaptive advantages in environments where the opportunities to establish are infrequent and unpredictable. Two mechanisms may be involved: In some plants seeds are released when an environmental cue such as rainfall indicates that appropriate conditions are present. Other species release their seeds gradually, bet-hedging risks by spreading dispersal over time, thus increasing the chances of finding an appropriate season for their establishment (Cohen, 1966; Venable & Lawlor, 1980). This seems of especial importance in drylands, where rainfall is highly unpredictable and seed retention has evolved in several plant families (Went, 1949; Beatley, 1974; Ellner & Schmida, 1981; Kamenetsky & Gutterman, 1994; Van Oudtshoorn & Van Rooyen, 1999).

Some species of globose cacti of the genus *Mammillaria* (Cactaceae) show both strategies. Most of their fruits are retained inside the succulent stem, releasing their seeds gradually over several years (Rodríguez-Ortega & Franco, 2001; Rodríguez-Ortega, Franco &

Mandujano, 2006) In the serotinous *Mammillaria pectinifera* F.A.C. Weber some fruits are expelled when intense early rainfall occurs, an environmental cue that indicates the onset of a rainy season with a highly increased chance of successful establishment (Peters, 2008). Both mechanisms seem to ensure that at least a fraction of the seeds produced on a given year may germinate during wet pulses, when conditions for establishment and survival are more adequate (Noy-Meir, 1973; Gutterman, 1995; Van Oudtshoorn & Van Rooyen, 1999). However, the demographic impacts of serotiny and cued dispersal have rarely been assessed over the whole life cycle, and most of the information available concerns mesic environments. We modelled the population dynamics of *Mammillaria pectinifera*, a rare and threatened species, and assessed the consequences of its complex life-cycle on the persistence and conservation of the species.

METHODS

Description of the study site and species

Mammillaria pectinifera is a globose cactus, 3–4 cm in diameter. The flowers open in circular crowns around the apex. The fruit is whitish berry that, when retained, may release seeds for up to 7–8 years, but that may be expelled on the year that it is produced in the presence of intense early rainfall. Seeds retained in the mother plant do not lose viability (Peters, 2008). The species is endemic to the Tehuacán Valley, State of Puebla, Mexico, receiving 400–600 mm of annual precipitation. Due to its restricted distribution, destruction of its habitat, and to looting, the species is considered as being threatened and is included in CITES' Appendix I (SEMARNAT, 2002; Martorell & Peters, 2005; Valverde & Zavala-Hurtado, 2006).

Demographic data

The area under study was delimited by a 238 m² polygon. Eighty-one individuals were therein marked (without considering seedlings). The sample was small because marks are known to make cacti conspicuous to looters. Individuals of all sizes were chosen so as to estimate more precisely the plant's vital rates, which are known to depend on size (Caswell, 2001). The actual size structure in the field was estimated by randomly sampling 25 squares of 1 m². Size was measured as the plant diameter. Growth rates were used to estimate transition probabilities (see Appendix for methodological details). Mortality causes were recorded. Size-specific fecundity was calculated assuming that seedlings derive from the different reproductive categories proportionally to the number of seeds released by plants in each category (Menges, 1990). The records on growth, fecundity, and mortality were taken from June 1997 (the start of the summer monsoon season) to May 1999 (the end of the post-monsoon winter-spring drought). The number of seedlings recruited was registered at the end of each annual period in 55 1-m² quadrats chosen at random. Twenty plants were collected near the study site, and the seeds retained inside a total of 237 fruits of known age (estimated from stem-rings that correspond to annual flowering seasons) were extracted and counted.

Demographic Model

The individuals registered were grouped into five categories considering their diameter: (1) 3–5 mm; (2) 6–9 mm; (3) 10–18 mm; (4) 19–29 mm, and (5) ≥ 30 mm. The transition and permanence probabilities were calculated from the growth rates so as to build the matrices for the 1997–98 and 1998–99 periods (see Appendix). The probabilities of dispersal and retention of seeds were estimated (see Appendix). These were found to depend on the age

of the fruits and the size of the mother plant, so seven more categories were incorporated to the demographic model in order to describe in detail the seed bank dynamics (Fig. 1).

The first year of our study (June 1997–May 1998) coincided with an El Niño event, while the second year (June 1998–May 1999) corresponded with La Niña conditions. Because the warm Pacific waters that characterize El Niño tend to lessen the intensity of the summer monsoon (Holmgren et al., 2001), precipitation during the first year (267 mm) was lower than the 36-year average (424 mm), while during the second year rainfall (817 mm) almost doubled the mean.

To analyze the role of seed retention in relation to this highly unpredictable temporal variability we used stochastic matrices (Tuljapurkar, 1999). The average precipitation of the two study years was 542 mm. Only 8 out of the 36 recorded years had a precipitation higher than this figure. Thus, the probability of occurrence of a year as rainy as 1998–1999 was estimated as 0.222. When running the Monte Carlo simulation, the 1998–1999 transition matrix was selected with that probability; otherwise the matrix for the drier 1997–1998 period was used. The model was iterated 500 times, and the geometric mean and standard deviation of λ of the last 150 iterations was recorded.

The adaptive effect of seed retention and active fruit dispersal was assessed through simulations where all the fruits were retained (no active dispersal), and where all the fruits were expelled in the year they were produced (no seed bank on the mother plant). These data were analysed using the same stochastic model used for the original matrices.

RESULTS

All plants in the size categories 4 and 5 and one plant in the third one were reproductive.

Transition, permanence, observed fecundity, and dynamics regarding the seed bank resulted in a complex life cycle (Fig. 1). In the seed bank, the number of remaining seeds per fruit decreased as the fruit aged ($\chi^2 = 26.85$, $p < 0.0001$, $d.f. = 1$; see Appendix for statistical details). Seeds in fruits from category 4 plants had a higher rate of decrease ($\chi^2 = 38.45$, $p < 0.0001$, $d.f. = 1$), so the estimated dispersion rates were higher in this category. Seeds older than three years were rare in category 4 plants, while in category 5 we found a few seeds older than four years (Fig. 2). Hence, seeds older than these topmost ages were not included in the matrix model (Fig. 1).

The plants grew at different rates depending on their initial size ($F = 9.04$, $p = 0.0031$, $d.f. = 1$), with maximum growth for plants around 25 mm in diameter (Fig. 3). On average, growth was significantly higher during the second, rainier year ($F = 27.76$, $p < 0.0001$, $d.f. = 1$).

Mortality was also higher in the second year due to an outbreak of beetles that ate the plants (19 vs. 9%).

The projection matrices (1997-1998 and 1998-1999, Table 1) were separately iterated. The λ -values for the two study years suggest that the population is decreasing (0.930 and 0.909 respectively). However, a model for the second year that did not include the mortality caused by beetles resulted in a λ -value of 1.030. The population growth rate (λ) for both study years was more sensitive to changes in stasis than to changes in any other parameter. Growth displayed an intermediate impact on λ , while fecundity, seed bank, and fruit expulsion had a low sensitivity.

The λ -values obtained from the stochastic model project below-replacement growth rates for randomized mixtures of the two matrices ($\lambda = 0.926 \pm 0.010$; geometric mean \pm S.D.) even after eliminating the mortality caused by beetles ($\lambda = 0.956 \pm 0.147$). An even smaller growth rate was obtained when simulating plants that always expel all their fruits, that is, cacti without a maternal seed bank ($\lambda = 0.900 \pm 0.092$). Estimated λ values for hypothetical plants that never actively expel their fruits were quite similar (0.923 ± 0.078) to those that correspond to matrices that do expel some of them. However, the standard deviation of λ among years was much higher for the randomized matrices lacking active fruit expulsion.

DISCUSSION

Population growth

Under current field conditions, the values of the population growth rate λ for both study years suggest that the population may be decreasing. The stochastic λ also projected a reduction in population size. This is in agreement with previous results for the species, which, nevertheless, provide a much more drastic estimation of the rate of population reduction ($\lambda = 0.743$; Valverde & Zavala-Hurtado, 2006). However, it must be noted that both demographic studies have been conducted in heavily disturbed sites. Many other populations of *M. pectinifera* occur in areas where anthropic activities are less intense, and where this globose cactus can be expected to increase its numbers (Martorell & Peters, 2005).

It is widely accepted that the regulating factor of most processes in arid lands is water. We would expect that differences among years in population growth rates would be related to the noticeable differences in rainfall. This, however, was not the case. The higher

precipitation during the second year presumably affected fecundity —5.5 more plants were recruited into the population— and growth, which nearly doubled the rates recorded in the first year. However, since the elasticities of fecundity and growth are small, these differences probably had a small impact on λ . The highest elasticity was recorded in stasis, so the high mortality observed in 1998-99 (1 out of every 5 plants died due to the beetle outbreak) seems to be responsible for the reduction in λ during that period. The $\lambda = 1.030$ estimated for this year after removing the effect of predation probably is a more accurate reflection of the prevailing population dynamics in rainy years. Outbreaks do not seem to be associated with rainy year, as Valverde & Zavala-Hurtado (2006) report a high beetle incidence in a relatively typical year.

Seed dispersal and environmental changes

As it has been found in other *Mammillaria* (Rodríguez-Ortega et al. 2006), the widespread seed retention and the maintenance of viability in retained seed in *M. pectinifera* suggest that adult plants are acting as an effective seed bank that conserves and regulates seed dispersal over time (Cohen, 1966). As expected, the presence of the seed bank increases λ in the presence of temporal variability compared to a hypothetical species that expels all of its fruits. This suggests an adaptation to the climatic unpredictability of arid lands. This may explain why changing the proportion of seed retained has not been found to have a significant effect on λ in a demographic model that does not account for climatic variability (Valverde & Zavala-Hurtado, 2006)

The regulation of seed release into the environment may be an especially important bet-hedging strategy in a taxonomic group where mortality during the first stages of the life-cycle is very high (Godínez-Álvarez et al., 2003). From the probability of observing a rainy

year as estimated in this study (0.222), it may be calculated that the probability that at least some of the seeds retained in any given year are dispersed in a rainy period within the ensuing four years is 0.634. Considering the fruit expulsion rate found in the field in rainy years (20%), this probability increases up to 0.707.

Additionally, seed retention may give *M. pectinifera* protection over granivores, mainly ants that actively collect seeds in the study area. If seeds were dispersed when they mature, they would do so from March to April, right in the middle of the dry season, when ants feed the most. Thus, fruit retention is able to avoid consumption by ants until the rainy season starts and ant activity decreases considerably (Gutterman, 1994).

The inclusion of fruit expulsion in the projection matrices did not significantly affect the population growth rate. However, it did have a strong impact on the inter-annual λ variance. As λ may be interpreted as the fitness of an plant behaving as the population does on average (Stearns, 1992), the strategy of expelling some fruits and retaining others seems to confer lower risks of wide drifts in long-term fitness, and to decrease the probability of disappearance (i.e., zero fitness). From a conservation point of view, increased demographic stochasticity is considered to be a factor that increases the probability of population extinction (Gilpin & Soulé, 1986)

So far we may say that *M. pectinifera* has two seed dispersal mechanisms: (1) passive dispersal of seeds retained in the bank, and (2) active expulsion of new fruits formed during the last reproductive season. This cactus seems to be combining both strategies in order to increase the chance that some of its seeds are released in favourable periods. This has a demographic impact by increasing the population growth rate and reducing demographic

stochasticity. However, these sophisticated dispersal mechanisms are not capable of maintaining a viable population in the presence of increasing human impacts.

ACKNOWLEDGEMENTS

The experiments comply with the current laws of Mexico. The first author received a Ph.D. scholarship from CONACyT. This research was funded by CONABIO project R-166. The Instituto de Ecología-UNAM provided logistic support. We wish to thank Santiago Arizaga, Everardo Castillo, Gerardo Bocco, César Rodríguez, and the people at Texcala, Puebla, for their help.

REFERENCES

- Angevine, M.W. & Chabot, B.F. (1979). Seed germination syndromes in higher plants. In: O.T. Solbrig, S. Jain, G.B. Johnson & P.H. Raven (Eds.), *Topics in plant population biology* (pp. 188–206). New York: Columbia University Press.
- Beatley, J.C. (1974). Phenological events and their environmental triggers in Mojave Desert ecosystems. *Ecology*, 55, 856–863.
- Caswell, H. (2001). *Matrix Population Models: Construction, Analysis, and Interpretation*. (2nd edition). Sunderland: Sinauer Associates.
- Cohen, D. (1966). Optimizing reproduction in a randomly varying environment. *Journal of Theoretical Biology*, 12, 110–126.
- Ellner, S. & Schmidha, A. (1981). Why are adaptations for long-range seed dispersal rare in desert plants? *Oecologia*, 51, 133-144.
- Gilpin, M.E. & Soulé, M.E. (1986). Minimum viable populations: The processes of species extinctions. In: M.E. Soulé (Ed.) *Conservation biology: The science of scarcity and*

- diversity* (pp. 13-34). Sunderland: Sinauer and Associates.
- Godínez-Álvarez, H., Valverde, T. & Ortega-Baes, P. (2003). Demographic trends in the Cactaceae. *The Botanical Review*, 69, 173-203.
- Gutterman, Y. (1994). Strategies of seed dispersal and germination in plants inhabiting deserts. *Botanical Review*, 60, 373-425.
- Gutterman, Y. (1995). Seed dispersal, germination, and flowering strategies of desert plants. In: W. Nierenberg (Ed.) *Encyclopaedia of environmental biology* (pp. 293-396). London: Academic Press.
- Harper, J.L. (1977). *Population biology of plants*. London: Academic press.
- Holmgren, M., Scheffer, M., Ezcurra, E., Gutiérrez, J.R. & Mohren, F. (2001). El Niño effects on the dynamics of terrestrial ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution*, 16, 89-94.
- Kamenetsky, R. & Gutterman, Y. (1994). Life cycles and delay of seed dispersal in some geophytes inhabiting the Negev Desert highlands of Israel. *Journal of Arid Environments*, 27, 337-345.
- Martorell, C. & Peters, E.M. (2005). The measurement of chronic disturbance and its effects on the threatened cactus *Mammillaria pectinifera*. *Biological Conservation*, 124, 199-207.
- Menges, E.S. (1990). Population viability analysis of an endangered plant. *Conservation Biology*, 4, 52-62.
- Noy-Meir, I. (1973). Desert ecosystems: environments and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4, 25-41.
- Peters, E.M. (2008). *Distribución geográfica, demografía y conservación de Mammillaria pectinifera (Rümpel) F.A.C. Weber (Cactaceae)*. PhD thesis. Mexico: Universidad

Nacional Autónoma de México.

- Rodríguez-Ortega, C.E. & Franco, M. (2001). La retención de semillas en el género *Mammillaria* (Cactaceae). *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*, 46, 32-38.
- Rodríguez-Ortega, C.E., Franco, M. & Mandujano, M.C. (2006). Serotiny and seed germination in three threatened species of *Mammillaria* (Cactaceae). *Basic and Applied Ecology*, 7, 533-544.
- Rojas-Aréchiga, M. & Batis, A. (2001). Las semillas de cactáceas ¿Forman bancos en el suelo? *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*, 46, 76-82.
- SEMARNAT (2002). Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2001, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. *Diario Oficial de la Federación*, March 6th, 2002.
- Solbrig, O.T. (1980). Demography and evolution in plant populations. In: O.T. Solbrig (Ed.) *Demography and natural selection* (pp. 1-20). London: Blackwell Scientific Publications.
- Stearns, S.C. (1992). *The Evolution of Life Histories*. Oxford: Oxford University Press.
- Tuljapurkar, S. (1999). Stochastic matrix models. In: S. Tuljapurkar & H. Caswell (Eds.), *Structured-Population Models in Marine, Terrestrial, and Freshwater Systems* (pp. 59-88). New York: Chapman & Hall.
- Valverde, P.L. & Zavala-Hurtado, J.A. (2006). Assessing the ecological status of *Mammillaria pectinifera* Weber (Cactaceae), a rare and threatened species endemic of the Tehuacán-Cuicatlán Region in Central Mexico. *Journal of Arid Environments*, 64, 193-208.
- Van Oudtshoorn, R.K. & Rooyen, M.W.V. (1999). *Dispersal biology of desert plants*.

Berlin: Springer-Verlag.

Venable, D.L. & Lawlor, L. (1980). Delayed germination and dispersal in desert annuals:

Escape in space and time. *Oecologia*, 46, 272-282.

Went, F. (1949). Ecology of desert plants. II. The effect of rain and temperature on

germination and growth. *Ecology*, 30, 1-13.

Appendix: Demographic model

Mortality, permanence, and transition of established plants

Because of the slow growth rates of cacti and of our small sample, we expected to observe very few transitions among size categories, so these probabilities were estimated from the individual's growth rate. To do so, annual growth was regressed on the initial diameter.

Polynomial models appropriately describe cactus growth (Ezcurra, unpublished data), so quadratic and cubic terms were tested. This regression allows us to estimate the diameter that a plant observed at time t will have at times $t + 1$, $t + 2$, and so on. The number of years τ_i that the smallest plant in a category i needs to transit to category $i+1$ was thus calculated.

The probability p_i of observing a plant in the year it finally transits to the next category is

$$p_i = \frac{1}{\tau_i} \quad (1)$$

Which, of course, only applies if the plant survives. If q_i is the observed mortality rate of category i , then the probability $p_{i+1,i}$ of any plant of transiting surviving and transiting to the next category is:

$$p_{(i+1)i} = p_i(1 - q_i) \quad (2)$$

Equivalently, the probability of permanence p_{ii} is

$$p_{ii} = (1 - p_i)(1 - q_i) = 1 - q_i - p_{(i+1)i} \quad (3)$$

The largest plant observed in the field was considered to have the maximum size M . *pectinifera* may reach before dying. Transition would then mean death, so $q_5 = p_5$.

Seed bank dynamics

The number of retained seeds was regressed on the age of the fruit by means of a log-linear model in GLIM 4.0 comparing adults of different size classes. The probability that a seed is dispersed on a given year was defined as:

$$d_{ij} = \frac{v_{ij} - v_{i(j+1)}}{v_{ij}} \quad (4)$$

where v_{ij} = average number of seeds per fruit of age j in a category i plant. That is, we assumed that all the missing seeds between fruits of different ages had dispersed. If the mother plant dies, its tissues decay and all the seeds in the bank are released. A small fraction of the fruits are actively expelled from the mother plant in the same season it is produced. The fraction e_i was calculated as the ratio of expelled to produced fruits in category i .

Seeds in the bank do not lose their viability (Peters 2008). Because they were categorized by means of their age, they must either transit to then next category after one year or disperse, so:

$$p_{i(j+1)i_j} = (1 - d_{ij})p_{ii} \quad (5)$$

$$p_{(i+1)(j+1)i_j} = (1 - d_{ij})p_{(i+1)i} \quad (6)$$

Seeds do not disperse during the year they are produced unless the fruit is expelled, so all of them enter the seed bank of the mother plant. That is:

$$M_{ii} = m_i(1 - e_i)p_{ii} \quad (7)$$

$$M_{(i+1)i} = m_i(1 - e_i)p_{(i+1)i} \quad (8)$$

Where m_i is the average number of seeds produced by a size i plant. Equations (5) and (7) correspond to seeds staying in or entering the seed bank of a cactus that does not transit to the next size category in that year, while (6) and (8) apply to cacti that do so.

Establishment

We assumed that viable seeds have the same chance of getting established once they are released to the environment regardless of their previous history (whether they come from the seed bank or from an expelled fresh fruit, and independently of their age). Due to the intensity of granivory in drylands it was assumed that seeds either germinate in the year they are dispersed or die, so no seed bank develops in the soil (Rojas-Aréchiga and Batis 2001).

We estimated the proportion of an individual dispersed seed to get established, p_e , as:

$$p_e = \frac{n_0}{\sum_i n_i (z_{p_i} + z_{a_i} + z_{d_i})} \quad (9)$$

Where n_i is the number of individuals in category i in the whole study area. z_i refers to the number of seeds dispersed by an individual of size i , which may come by passive (z_{p_i}) or active (z_{a_i}) dispersal, or from dead mother plants (z_{d_i}). These numbers were estimated as:

$$z_{p_i} = (1 - q_i) \sum_j v_{ij} f_{ij} d_{ij} \quad (10)$$

$$z_{a_i} = (1 - q_i) e_i m_i \quad (11)$$

$$z_{d_i} = q_i \left(\sum_j v_{ij} f_{ij} + m_i \right) \quad (12)$$

Where f_{ij} is the average number of fruits of age j found in a size i mother plant, and m_i is the average number of seeds produced by a size i plant. Equation (12) considers the seeds in

the bank as well as those that are produced in the same year that the mother plant dies, and therefore do not enter its seed bank. For the calculation of equations (10), (11), and (12) only the observed q_i were used, and not the equivalence $q_5 = p_5$, in order to accurately estimate the number of seeds dispersed in the study years.

If seedlings come from expelled fresh fruits they were considered as a form of fecundity and calculated as:

$$M_{0i} = (q_i p_s + (1 - q_i)) m_i e_i p_e$$

Where p_s is the probability that a plant reproduces the year it dies. Transitions from seeds in the bank to seedlings were estimated as:

$$p_{0i_j} = ((1 - q_i) d_{ij} + q_i) p_e$$

Table 1. Transition matrices for 1997-98 (a) and 1998-99 (b). Category names correspond to those shown in Fig. 1. Lines separate the seed bank from the established plants categories.

(a)	4 ₁	4 ₂	4 ₃	5 ₁	5 ₂	5 ₃	5 ₄	1	2	3	4	5
4 ₁	0	0	0	0	0	0	0	0	0	12.6156	47.429	0
4 ₂	0.24491	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4 ₃	0	0.17407	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
5 ₁	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	15.809	78.901
5 ₂	0.08164	0	0	0.54192	0	0	0	0	0	0	0	0
5 ₃	0	0.05802	0	0	0.38519	0	0	0	0	0	0	0
5 ₄	0	0	0.03422	0	0	0.27378	0	0	0	0	0	0
1	0.00017	0.00019	0.00025	0.00011	0.00015	0.00018	0.00025	0.83333	0	0	0	0
2	0	0	0	0	0	0	0	0.16667	0.68182	0	0	0
3	0	0	0	0	0	0	0	0	0.22727	0.73043	0	0
4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.18261	0.75	0
5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0.875

(b)	4 ₁	4 ₂	4 ₃	5 ₁	5 ₂	5 ₃	5 ₄	1	2	3	4	5
4 ₁	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8.6799	38.951	0
4 ₂	0.1837	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4 ₃	0	0.1306	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
5 ₁	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	19.472	86.213
5 ₂	0.0918	0	0	0.5309	0	0	0	0	0	0	0	0
5 ₃	0	0.0653	0	0	0.3773	0	0	0	0	0	0	0
5 ₄	0	0	0.0385	0	0	0.2682	0	0	0	0	0	0
1	0.0008	0.0009	0.0011	0.0005	0.0007	0.0008	0.0011	0.375	0	0	0.0169	0.0344
2	0	0	0	0	0	0	0	0.375	0.3636	0	0	0
3	0	0	0	0	0	0	0	0	0.3636	0.5641	0	0
4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.282	0.5625	0
5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.2812	0.8571

Figure legends

Figure 1. Life cycle of *Mammillaria pectinifera*. (p) represents transitions and (M) fecundity. Adult plants in the categories 4 and 5 retain a seed bank within their stems. Seed category names are composed of the mother-plant category and the age of the seed indicated by subscript numbers.

Figure 2. Number of seeds in fruits of different age found on mother plants of category 4 ($\text{---} \bigcirc \text{---}$) and category 5 ($\text{---} \bullet \text{---}$). $R^2 = 65.1\%$.

Figure 3. Annual growth of different-sized plants in 1997–98 ($\text{---} \bigcirc \text{---}$) and 1998–99 ($\text{---} \bullet \text{---}$). $R^2 = 23.8\%$.

Fig1

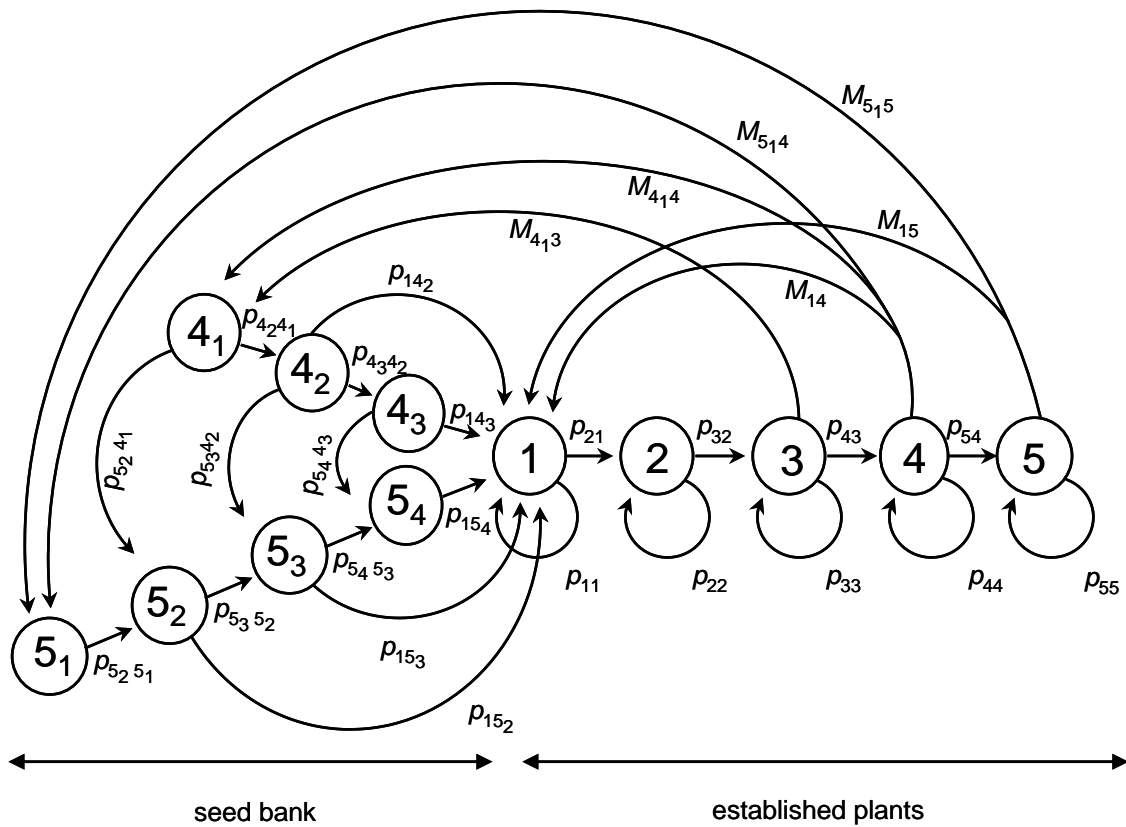


Fig2

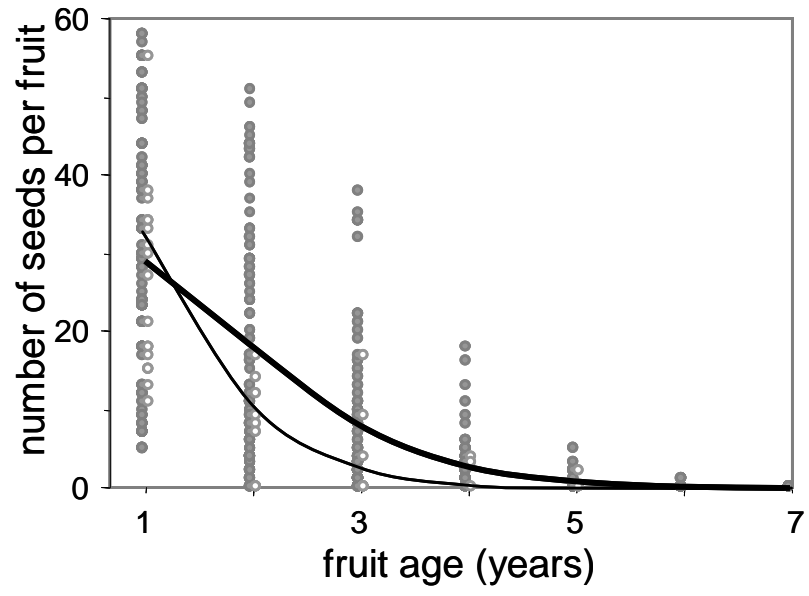
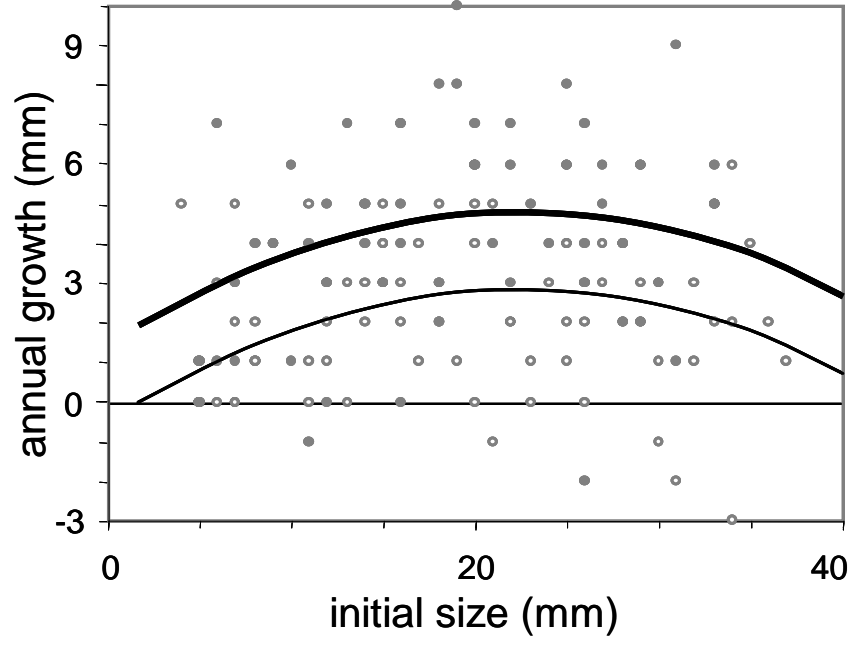


Fig3



Capítulo III

EL VALOR ADAPTATIVO DE LA DISPERSIÓN DE SEMILLAS POR SEÑALES AMBIENTALES EN *Mammillaria* *pectinifera*

(Artículo enviado al *American Journal of Botany*)

Running head: Peters et al. — Serotiny in *Mammillaria*

**The adaptive value of cued seed dispersal in desert plants: seed retention and release
in *Mammillaria pectinifera*, a small globose cactus¹**

Edward M. Peters², Carlos Martorell³ and Exequiel Ezcurra^{4*}

¹ Manuscript received _____; revision accepted _____.

The authors thank Santiago Arizaga, Everardo Castillo, and the people at Texcala, Puebla, for their help. This paper is part of the Ph.D. research of the first author, who worked under a CONACyT scholarship. The research was also funded by CONABIO project R-166, while the Instituto de Ecología-UNAM provided logistic support.

² Dirección de Conservación de los Ecosistemas, Instituto Nacional de Ecología-SEMARNAT, Periférico Sur 5000 2º piso, Insurgentes-Cuicuilco, 04510, México D.F., Mexico. E-mail: edpeters@ine.gob.mx

³ Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Coyoacán, 04510, México D.F., Mexico. E-mail: martorel@miranda.ecologia.unam.mx

⁴ Biodiversity Research Center of the Californias, San Diego Natural History Museum, 1788 El Prado, San Diego, California 92101. E-mail: eezcurra@sdnhm.org

* Corresponding author.

ABSTRACT

Serotiny, or delayed seed dispersal, is common in fluctuating environments because it hedges the risks of establishment. *Mammillaria pectinifera* (Cactaceae) facultatively expels fruits on the year they are produced, or retains them to disperse the seed over several years. We tested whether *M. pectinifera* increased fruit expulsion as a response to increased rainfall. While no fruit expulsion was observed in 1997, a dry year, in the wetter 1998 around 20% of all fruits formed were expelled from the maternal plant. A greenhouse experiment showed that high moisture results in the plants expelling all their fruits. Because in 1998 establishment was five times higher than in 1997, this response seems to be highly adaptive. While passive dispersal seems to be the norm, active fruit expulsion increases the probability of establishment during pulses of high precipitation.

Key words: Cactaceae, environmental triggers, *Mammillaria*, Bet-Hedging, Tehuacan Valley.

Serotiny or delayed dispersal—the retention of mature seeds within the maternal plant for more than one year—is a syndrome of adaptive significance in randomly fluctuating environments such as dry, fire-prone scrubs and forests (e.g., Lamont et al. 1991, Lamont and Enright 2000, Midgley 2000, among many others), and arid ecosystems (Ellner and Schmidha 1981, Kamenetsky and Gutterman 1994, Van Oudtshoorn and Van Rooyen 1999). Serotiny can be adaptively advantageous through: (1) early establishment within the germination season (Went 1949, Beatley 1974); (2) protection of seeds against granivores (Reichman 1979, Oudtshoorn and Van Rooyen 1999, Albert 2005); (3) bet-hedging risks by spreading seed dispersal in time (Cohen 1966, 1968, Venable and Lawlor 1980), and (4) retaining seeds in a favorable microhabitat (Gutterman 1994, 1995).

A special case of serotiny is found in many small globose cacti (Anderson 2001, Rodríguez-Ortega et al. 2006). Bravo-Hollis and Sánchez-Mejorada (1991) described at least 25 species (belonging to the genera *Mammillaria*, *Coryphantha*, *Dolichothele*, *Neobesseya*, *Echinocactus*, *Aztekium*, *Lophophora*, *Obregonia*, *Ariocarpus*, and *Pelecyphora*, all in the subtribe Cacteeae within the tribe Cactoideae) that show some degree of fruit retention. The flowers grow from meristems deep in woolly apices or in the folds between stem tubercles, and tend to sprout in coetaneous whorls near the top of the plant, often retaining the fruits for long periods.

Working with three species of *Mammillaria*, Rodríguez-Ortega et al. (2006) showed that one species growing in drier and more variable environments retained more seeds (ca. 25%) than other species that grow under milder and more constant conditions (only ca. 5% retained). They concluded that serotiny in *Mammillaria* may be an adaptive trait that confers some advantage in harsh and unpredictable arid environments.

However, fruit retention varies not only between individuals but also over time within a single plant. In this study we assess if a serotinous cactus can adaptively regulate the fraction of seeds that are retained. We worked with *Mammillaria pectinifera* F.A.C. Weber, a rare and threatened plant that has two modes of seed release: (a) whole fruits may be released with their complete seed content immediately after maturation, while (b) other fruits are retained and gradually release seeds through an apical aperture as they age (Fig. 1). The ability of the plant to follow one or the other path may have adaptive value in response to climatic variability, as it may increase the probability of establishment during wet pulses (Noy-Meir 1973, Gutterman 1995).

This hypothesis is especially important because germination and establishment constitute the most vulnerable stages in the life cycle of cacti (Steenberg and Lowe 1983, Valiente-Banuet and Ezcurra 1991, among others) and establishment of desert plants occurs mostly during pulses of high precipitation (Evenari et al. 1971, Bowers et al. 2004, Venable 2007, Lacey 1980, Holmgren et al. 2001). Thus, while gradual seed release in serotinous cacti may be a bet-hedging strategy that spreads the risks of establishment, the sudden release of a large proportion of seeds may be of even greater advantage if the plants can in some reliable way synchronize it with an environmentally favorable period (Cohen 1966, 1968, Venable and Lawlor 1980).

We studied the role of seed retention and dispersal in *M. pectinifera* in the field during two contrasting years, and also under experimental conditions. Through this study we tested two hypotheses: First, we tested whether the plant increased the rate of fruit expulsion during anomalous wet years, and, secondly, we tested whether the plant would

shift towards complete expulsion of fruits under extremely favorable environmental conditions, which we simulated experimentally.

MATERIALS AND METHODS

Description of the species and study site — *Mammillaria pectinifera* is a globose, hemicryptophytic cactus, 3–4 cm in diameter. The pectinate areoles with white appressed spines cover and shade the plant almost completely. The flowers open in circular crowns around the apex. The fruit is a whitish berry that may be completely expelled or may remain inserted inside the stem of the plant, gradually releasing seeds for up to 7–8 years (Boke 1960, Bravo-Hollis and Sánchez-Mejorada 1991, Fig. 1). The species is endemic to the Tehuacán Valley, a small semi-arid area in the southeast of the State of Puebla, Mexico (Bravo-Hollis and Sánchez-Mejorada 1991), and is confined to deep alkaline soils with relatively high surface stoniness and high water retention capacity, receiving ca. 400 mm of annual precipitation (Zavala-Hurtado and Valverde 2003). Our field study was done near the town of Texcala, on a dense stand of *Mammillaria pectinifera*. Due to its restricted distribution, specialized habitat, habitat destruction (Martorell and Peters 2005), looting and illegal trade, the species has been included in CITES (2007) Appendix I, and the Mexican Government endangered species list (SEMARNAT 2002).

Rainfall data—Rainfall data for the study period (June 1997–May 1999) was collected with rainfall gauges in the field, the long-term series used for comparison was obtained from Mexico's Weather Service.

Seed release from embedded fruits and viability—Twenty plants were collected near the study site, and the seeds retained inside a total of 615 fruits of known age were extracted and counted. Age was easily estimated because annual rings of fruits are readily

distinguishable in the stem (see Fig. 1). Curves were fitted through log-linear regression minimizing a χ^2 error function (Crawley 1993) to predict the number of seeds that remain in the fruits at different ages. The seeds extracted from the fruits were placed in Petri dishes with agar gel and incubated at 25°C constant temperature and 12-hour photoperiod to estimate viability loss in the embedded seeds as the fruits age. Germination was counted after 30 days (no further germination was observed after this time).

Fruit expulsion and seedling establishment in the field—The area under study was delimited by a 238 m² polygon. Eighty-one adult individuals of different sizes were randomly selected and marked. The number of fruits produced and number of fruits expelled were recorded every month from June 1997 (the start of the summer monsoon season for the first study period) to May 1999 (the end of the spring drought for the second study year). Seedlings were carefully searched for and marked on November of both years (once the monsoon season had ended, when seedlings are more easily found) in 55 1-m²-quadrats chosen at random. They were monitored monthly until May (the onset of the following monsoon season), and the number of survivors was then extrapolated to the whole study area (238 m²).

Experiment on fruit expulsion—In order to assess whether fruit expulsion occurs as a response to increased precipitation, 30 adult individuals of *M. pectinifera* with recently formed fruits were transplanted to a greenhouse and were randomly assigned an experimental watering treatment (2 fruits/treatment) ranging from 0 mm to 30 mm of watering three times a week for 21 weeks. The proportion of fruits expelled by each plant was fitted against total simulated precipitation using logistic regression with a χ^2 error

function. All curve fitting procedures were done using the GLIM 4.0 statistical package (Francis et al. 1993.).

RESULTS

Rainfall data—The first year of our study (June 1997–May 1998) coincided with an unusually dry period for the region, in synchrony with the 1997 El Niño anomaly (Caso et al. 2007). The second year (June 1998–May 1999) corresponded with a relatively wet period, in synchrony with La Niña conditions. Precipitation during the first year (267 mm) was ca. 40% lower than the 36-year average for the region (424 mm), while during the second year, rainfall (817 mm) almost doubled the mean (Fig. 2).

Seed release from embedded fruits and viability—The number of seeds remaining inside the fruits decreased as the non-expelled fruits aged within the plant ($\chi^2 = 26.85$ for the two-parameter loglinear model, $d.f. = 1$, $p < 0.0001$). On average, 42.6% of the seeds are retained in each fruit during the first year. Retained seeds older than four years were rare (Fig. 3). On average, 46% of the seeds germinated regardless of their age ($\chi^2 = 0.7$, $d.f. = 1$, $p > 0.4$); i.e., seeds did not lose viability as they aged inside the maternal plant.

Fruit expulsion and seedling establishment in the field— No significant differences in fruit production were observed between years, but the fraction of fruits expelled did differ ($p < 0.0001$ for Fisher's exact test). During the dry 1997, no fruits were expelled from the plant stems, and all seeds released into the environment came from embedded fruits. In contrast, 21.5% of all fruits were expelled in 1998, in synchrony with the onset of the intense monsoon rains that fell during this year. Assuming that fruit production remains roughly the same over time and that fruit expulsion in the two dry years preceding 1997 was negligible, we estimated the total number of seeds that were likely

shed in 1997 and in 1998, with and without fruit expulsion, respectively. The high moisture of the second year was reflected in the greater amount of seedlings and the high establishment success observed in 1998, five times greater than in 1997 (Table 1).

Experiment on fruit expulsion—Under greenhouse conditions, watering significantly increased the expulsion probability of fruits ($F = 78.77$, $p < 0.0001$, $d.f. = 1$, Fig. 4). For simulated annual precipitation exceeding 1000 mm, almost all fruits were expelled from the plants.

DISCUSSION

As hypothesized by Rodríguez-Ortega et al. (2006), seed retention and the maintenance of seed viability suggest that adult plants of *M. pectinifera* are acting as a seed bank that regulates dispersal over time. While whole-fruit release is triggered by a form of predictive cuing during favorable seasons, fruit retention followed by gradual seed release may act as a bet-hedging strategy in a taxonomic group where seedling mortality is extraordinarily high (Godínez-Álvarez et al. 2003).

Compared to other mammillarias (Rodríguez-Ortega et al. 2006), *M. pectinifera* retains a very large proportion (~43%) of its seeds in non-expelled fruits during the first year after they mature. However, if the 21% fruit expulsion rate observed during the wetter 1998 period is taken into account, the fraction of seeds from recent fruits being released in a good year may increase substantially. Precipitation acts as the environmental cue triggering fruit expulsion. From the adaptive point of view, it seems to be a reliable signal since the probability of germinating and establishing was five times higher in the rainy year of 1998 than in the dry 1997. Our greenhouse experiment showed that when moisture conditions are optimal the plants may risk their full fruit production.

We conclude that *M. pectinifera* has two well-defined seed dispersal mechanisms: (1) passive dispersal of seeds retained in the stem, and (2) active expulsion of fruits formed during the previous reproductive season. The way in which these two processes operate seems to depend on the amount and timing of precipitation (Evenari et al. 1971, Noy-Meir 1973). Under normal conditions, fruit retention prevails as whole-fruit expulsion requires precipitation well above the local average. These anomalies are linked to rare variations in climatic conditions, and being able to take advantage of them gives the plants a significant increase in seedling establishment.

Cohen (1968) showed that a strategy in which only a fraction of seeds germinate and the rest remain dormant maximizes fitness in environments where the probability of successful establishment is low and randomly variable. Because soil seed banks in cacti are very reduced (Rojas-Aréchiga and Batis 2001), fruit retention may effectively take the place of delayed germination in other plants (Venable and Lawlor 1980). In years where moisture availability is high, fruit expulsion allows to adaptively increase the fraction of seeds released for immediate germination. Thus, while the gradual release of seeds seems to provide an effective risk-hedging strategy during normally harsh years, an added capacity for the active expulsion of fruits during anomalous high-moisture pulses seems to provide an important opportunity for successful establishment.

REFERENCES

- ALBERT, M.J. 2005. Assessing ant seed predation in threatened plants: a case of study. *Acta Oecologica* 28: 213–220.
- Anderson, E.R. 2001. *The Cactus Family*. Timber Press, Portland, Oregon.

- BEATLEY, J.C. 1974. Phenological events and their environmental triggers in Mojave Desert ecosystems. *Ecology* 55: 856–863.
- BOKE, N.H. 1960. Anatomy and development in *Solisia*. *American Journal of Botany* 47: 59–65.
- BOWERS, J.E., TURNER R.M., BURGESS T.L. 2004. Temporal and spatial patterns in emergence and early survival of perennial plants in the Sonoran Desert. *Plant Ecology* 172: 107–119.
- BRAVO-HOLLIS H., AND H. SÁNCHEZ-MEJORADA. 1991. Las cactáceas de México, Vol III. Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- CASO, M., C. GONZÁLEZ-ABRAHAM, AND E. EZCURRA. 2007. Divergent ecological effects of oceanographic anomalies on terrestrial ecosystems of the Mexican Pacific coast. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104(25): 10530–10535.
- CITES 2008. Appendices I, II and III to the Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora. www.cites.org/eng/app/appendices.shtml, downloaded on 21 April 2008.
- COHEN, D. 1966. Optimizing reproduction in a randomly varying environment. *Journal of Theoretical Biology* 12: 110–126.
- COHEN, D. 1968. A general model of optimal reproduction in a randomly varying environment. *Journal of Ecology* 56: 219–228.
- CRAWLEY, M.J., 1993. GLIM for ecologists. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- ELLNER, S., AND A. SCHMIDA. 1981. Why are adaptations for long-range seed dispersal rare in desert plants? *Oecologia* 51: 133–144.

EVENARI M., L. SHANAN, AND N. TADMOR. 1971. The Negev, the challenge of a desert. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA.

FRANCIS, B., M. GREEN, & C. PAYNE. (eds.). 1993. The GLIM System: Release Manual 4. Clarendon Press, Oxford., UK.

GODÍNEZ-ÁLVAREZ, H., T. VALVERDE, AND P. ORTEGA-BAES. 2003. Demographic trends in the Cactaceae. *The Botanical Review* 69:173–203.

GUTTERMAN, Y. 1994. Strategies of seed dispersal and germination in plants inhabiting deserts. *Botanical Review* 60: 373–425.

GUTTERMAN, Y. 1995. Seed dispersal, germination, and flowering strategies of desert plants. In W. Nierenberg [ed.] *Encyclopedia of environmental biology*, 293–396. Academic Press, London, U.K.

HOLMGREN, M., M. SCHEFFER, E. EZCURRA, J.R. GUTIÉRREZ AND G.M.J. MOHREN. 2001. El Niño effects on the dynamics of terrestrial ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution* 16(2):59–112.

KAMENETSKY R., AND Y. GUTTERMAN. 1994. Life cycles and delay of seed dispersal in some geophytes inhabiting the Negev Desert highlands of Israel. *Journal of Arid Environments* 27: 337–345.

LACEY. E.P. 1980. The influence of hygroscopy movement on seed dispersal in *Daucus carota* L. (Apiaceae). *Oecologia* 47: 110–114.

LAMONT, A.A., D.C. LE MAÎTRE, R.M. COWLING, AND N.J. ENLIGHT. 1991. Canopy seed storage in woody plants. *The Botanical Review* 57: 277–317.

- LAMONT, B.B., AND N.J. ENRIGHT. 2000. Adaptive advantages of aerial seed banks. *Plant Species Biology* 15: 157–166.
- MARTORELL, C., AND E. M. PETERS. 2005. The measurement of chronic disturbance and its effects on the threatened cactus *Mammillaria pectinifera*. *Biological Conservation* 124: 119–207.
- MIDGLEY, J. 2000. What are the relative costs, limits and correlates of increased degree of serotiny? *Austral Ecology* 25: 65.
- NOY-MEIR, I. 1973. Desert ecosystems: environments and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4: 25–41.
- REICHMAN, O.J. 1979. Desert granivore foraging and its impact on seed densities and distributions. *Ecology* 60: 1085–1092.
- RODRÍGUEZ-ORTEGA, C., M. FRANCO, AND M.C. MANDUJANO. 2006. Serotiny and seed germination in three threatened species of *Mammillaria* (Cactaceae). *Basic and Applied Ecology* 7: 533–544.
- ROJAS-ARÉCHIGA M. AND A. BATIS. 2001. Las semillas de cactáceas ¿Forman bancos en el suelo? *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 46:76–82
- SEMARNAT 2002. Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2001, Especies nativas de México de flora y fauna silvestres - Lista de especies en riesgo. *Diario Oficial de la Federación* (Segunda Sección). 6 de marzo de 2002: 1–62.
- STEENBERG, W.F., AND C.H. LOWE. 1983. Ecology of the sahuaro. III: Growth and demography. National Park Service Science Monograph Series 17, US Government Printing Office, Washington, D.C., USA.

- VALIENTE-BANUET, A., AND E. EZCURRA. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacán Valley, México. *Journal of Ecology* 79: 961–971.
- VAN OUDTSHOORN R.K., AND M.W. VAN ROOYEN. 1999. Dispersal biology of desert plants. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- VENABLE, D.L., AND L. LAWLOR. 1980. Delayed germination and dispersal in desert annuals: Escape in space and time. *Oecologia* 46:272–282.
- VENABLE, D.L. 2007. Bet hedging in a guild of desert annuals. *Ecology* 88: 1086–1090.
- WENT, F. 1949. Ecology of desert plants. II. The effect of rain and temperature on germination and growth. *Ecology* 30: 1–13.
- ZAVALA-HURTADO, J.A., AND P.L. VALVERDE. 2003. Habitat restriction in *Mammillaria pectinifera*, a threatened endemic Mexican cactus. *Journal of Vegetation Science* 14: 891–898.

Table 1. Seed production and seedling establishment for the two study years within the 238 m² of our study plot. Establishment success (the probability of establishment of a dispersed seed) was estimated as the ratio of seedlings that germinated each year and survived the following dry season divided by the total number of seeds released on that year.

	1997–1998	1998–1999
Seeds from embedded fruits	35 508	32 259
Seeds from extruded fruits	0	7 634
Total seed production (<i>a</i>)	35 508	39 893
Seedlings (<i>b</i>)	17	95
Establishment success (<i>a/b</i>)	0.47 ‰	2.38 ‰

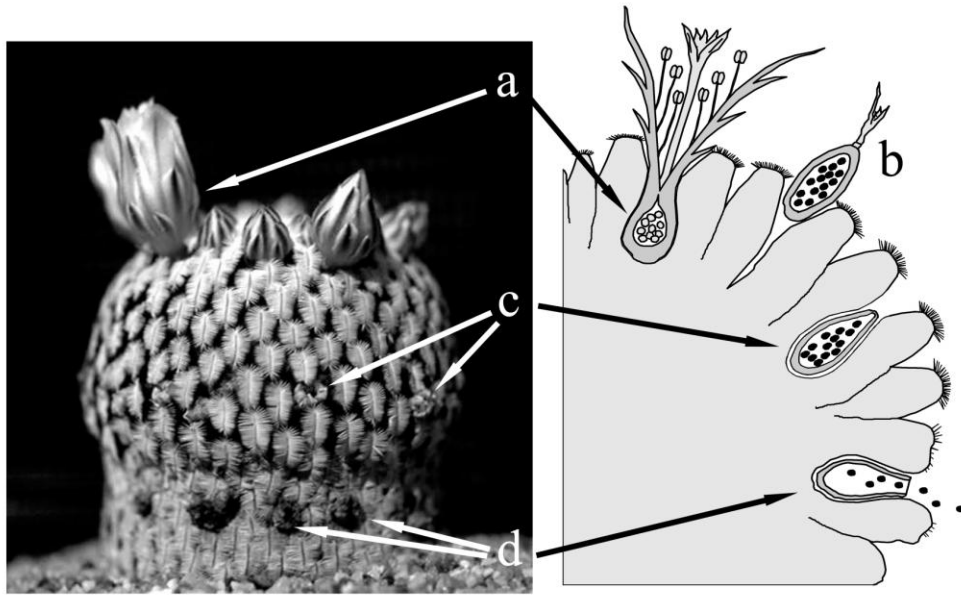


Figure 1. Photo and cross-section diagram of *Mammillaria pectinifera* showing the possible fates of floral buds. *a.* flower; *b.* expelled fruit; *c.* retained fruit; *d.* seed dispersal from retained fruits.

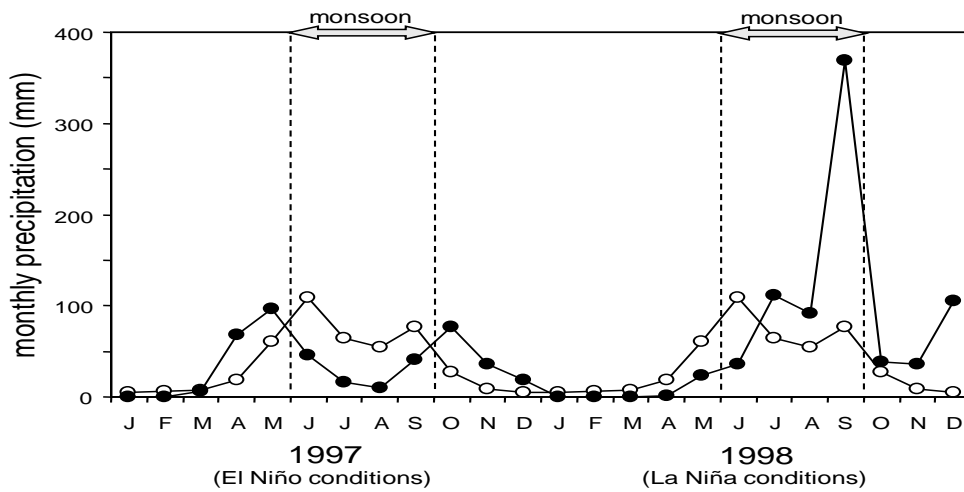


Figure 2. Precipitation in the study area during 1997–1998. Black circles show the measured monthly precipitation, and open gray symbols the 40-year average. The monsoon season (June–September) is shown for both years. Note the low monsoon precipitation in 1997, under strong El Niño conditions, followed by intense monsoonal downpours in the late summer of 1998, when La Niña conditions prevailed in the Pacific coast of Mexico.



Figure 3. Number of seeds in fruits of different age inserted between the areoles of the mother plants. Confidence intervals correspond to ± 1 SE. The broken line shows the fit of the two-parameter log-linear model ($s = 30.5 \times e^{-0.77t}$), for a constant retention rate of 46% per year ($e^{-0.77} = 0.464$; see text for significance of the fit).

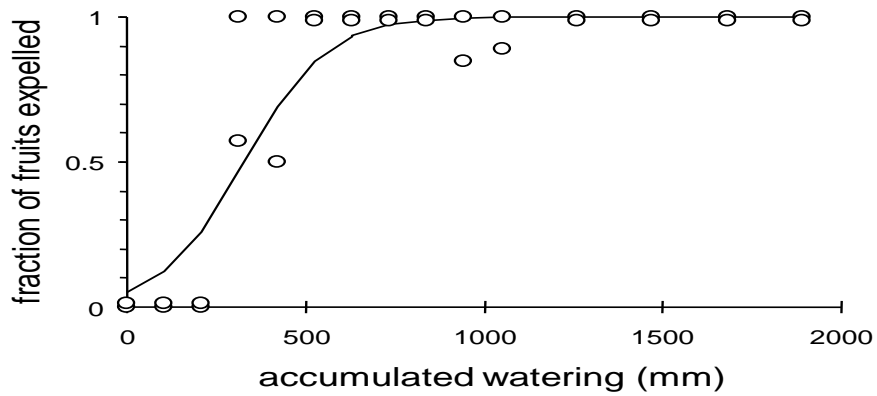


Figure 4. Fraction of fruits expelled as a function of increased watering under greenhouse conditions, and logistical regression describing the threshold phenomenon ($R^2 = 0.74$; $p < 0.0001$). A simulated precipitation greater than or equal to 600 mm over a period of time equivalent to that of the monsoon in the study site (21 weeks or ~5 months) is predicted to release practically all the fruits embedded in the plant. Because evaporative demand in the greenhouse is lower than in the field, however, this threshold is expected to be higher under field conditions.

Capítulo IV

LA IMPORTANCIA DE LAS ROCAS NODRIZA EN EL ESTABLECIMIENTO DE LAS MAMILARIAS

(Artículo publicado en *Journal of Arid Environments*)



Nurse rocks are more important than nurse plants in determining the distribution and establishment of globose cacti (*Mammillaria*) in the Tehuacán Valley, Mexico

E.M. Peters^{a,*}, C. Martorell^b, E. Ezcurra^c

^aInstituto Nacional de Ecología-SEMARNAT, Periférico Sur 5000 2° Piso, Insurgentes Cuicuilco, México, D.F. 04530, Mexico

^bDepartamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito Exterior s/n, Ciudad Universitaria, México, D.F. 04510, Mexico

^cBiodiversity Research Center of the Californias, San Diego Natural History Museum, 1788 El Prado, San Diego, CA 92101, USA

Received 12 June 2007; received in revised form 2 October 2007; accepted 11 October 2007

Available online 26 November 2007

Abstract

While it is widely acknowledged that nurse-plants facilitate the establishment of seedlings in drylands, there are several anecdotal reports on associations between cacti and rocks. We assessed the preference for rocks or shrubs from the spatial distribution of eight cactus species (*Mammillaria* spp.). We experimentally assessed if distribution results from facilitation evaluating the survival of *Mammillaria pectinifera* seedlings growing next to rocks or under nylon sunblockers that simulated shrub shading. We found that more than half of the species avoided shrubs, while 50% of them were positively associated with rocks. Longevity and growth were highest for seedlings placed next to stones, so it may be concluded that the observed association is due to differential survival and not to other processes such as non-random seed dispersal. It is broadly accepted that the association between cacti and shrubs is mainly due to shading, however it may also represent a cost for the seedling in terms of photosynthetically active radiation. Rocks may provide a fresh and moist environment without reducing sunlight. Our results are relevant for conservation and reintroduction programs. It is important to continue the research on stress amelioration in drylands and to consider other kinds of nurse objects besides plant canopies.

© 2007 Elsevier Ltd. All rights reserved.

Keywords: Facilitation; Restoration; Stress amelioration; Threatened species

1. Introduction

In stressful environments, positive-sign interactions such as mutualisms and commensalisms among plants are very relevant (Aguiar and Sala 1994, 1999; Callaway, 1995; Menge, 2000; Menge and Sutherland, 1987). In many cases, the presence of neighboring plants reduces environmental stress. This seems to be especially

*Corresponding author. Tel.: +5255 5424 6429; fax: +5255 5424 5398.

E-mail addresses: edpeters@ine.gob.mx (E.M. Peters), martorell@ecologia.unam.mx (C. Martorell), eezcurra@sdnhm.org (E. Ezcurra).

important throughout germination and establishment of new plants since seedlings have few mechanisms to cope with unfavorable conditions in the environment (Godínez-Álvarez et al., 2003; Harper, 1977; Solbrig, 1980). If seedlings can only get established when individuals from a different species ameliorate environmental stress, then facilitation is said to occur (Connell and Slatyer, 1977). In arid areas, unpredictable rainfall, high predation rates, and dry soils reaching high temperatures (Callaway and Walker, 1997; Franco and Nobel, 1989; Nobel, 1980; Valiente-Banuet and Ezcurra, 1991) hinder seedling establishment. Many plantlets can only survive under the microenvironmental conditions that exist under the canopy of nurse-plants, such as shrubs, grass tussocks, succulent plants, and trees (Armas and Pugnaire, 2005; Barchuk and Díaz, 2005; Carrillo-García et al., 1999; Cavieres et al., 2002; Flores and Jurado, 2003).

In deserts, nurse-plant associations occur in many groups of species. They are very common among cacti (Carrillo-García et al., 1999; Drezner, 2006; Drezner and Garrity, 2003; Flores and Jurado, 2003; Flores-Martínez et al., 1994; McAuliffe, 1984; Shreve, 1931; Valiente-Banuet et al., 1991; Yeaton, 1978; Zúñiga et al., 2005). It has been demonstrated that the association between cacti and shrubs results from the increased survival of the former due to stress amelioration (Drezner, 2006; Drezner and Garrity, 2003; McAuliffe, 1984; Suzán et al., 1994; Valiente-Banuet and Ezcurra, 1991; Zúñiga et al., 2005). Nurse-plants create less stressing conditions of reduced temperature, evaporation, evapotranspiration, incident radiation, and freeze damage (Nobel, 1988; Parker, 1989; Shreve, 1931; Valiente-Banuet and Ezcurra, 1991), while increasing the availability of nutrients, and organic matter; they may also change soil texture, and offer protection against grazing and trampling (Flores and Jurado, 2003; Flores-Martínez et al., 1994; García and Obeso, 2003; Pyke and Archer, 1991).

While the association with shrubs has been widely documented among cacti, other types of stress amelioration have been scarcely studied. The nurse association may be biotic, as with nurse-plants, or abiotic, as with rocks. A microenvironment similar to that found under shrubs can be generated beneath rocks. After a rain event, water on the ground can be available for as long as 19 more days when close to rocks than on the bare soil (Nobel et al., 1992). At a distance of 0.5 cm from a rock, temperature on the ground surface can be as much as 7 °C lower than at a distance of 50 cm (Nobel, 1988; Nobel et al., 1992; Patiño and Martorell, unpublished data). In addition, depending on their shape and on the incidence of solar radiation, rocks may cast dense shade. It has also been suggested that rocks may act as good moisture-collectors (Reyes-Olivas et al., 2002). Cacti and other desert plants vigorously develop their root systems close to rocks (Nobel et al., 1992; Nobel and Zutta, 2005).

Just as in biotic-nurse associations, there are some reports of cacti growing preferentially near rocks. Up to 85% of *Carnegiea gigantea* plants smaller than 1 m tall can be associated with plants or rocks (Parker, 1987). Thirty-two percent of the *Stenocereus thurberi* individuals in the same size class are associated with rocks (Parker, 1989). The cactus *Cereus calcirupicola* preferentially grows associated with limestone fragments (Rizzini, 1986). *Astrophytum asterias* is usually distributed under the partial shade cast by other plants or rocks (US Fish and Wildlife Service, 2003). The roots of *Echinocereus engelmannii*, *Ferocactus acanthodes*, and *Opuntia acanthocarpa* are longer and thicker under stones (Nobel et al., 1992).

Despite evidence about the widespread occurrence of abiotic-nurse associations, it may be inferred from most of the literature that nurse-plant interactions are far more common. Flores and Jurado (2003) report that at least 429 plant species in arid and semiarid areas are associated with nurse-plants. However, very scarce quantitative data are available on the frequency at which associations with rocks occur. This may be the result of nurse rocks receiving less attention from scientists: While there are 158 papers on biotic-nurse associations (Flores and Jurado, 2003), nurse rocks are the main subject of just a small number of papers. Recognizing that sometimes recruitment in drylands takes place without the intervention of nurse-plants, and measuring the frequency with which it occurs, may largely enhance our understanding of subjects that have been suggested to be determined by botanical nursing, such as community structure, population dynamics, dryland conservation, and restoration.

Compared to columnar cacti, globose species appear to depend less on shrubs. Some species, such as *Ariocarpus fissuratus*, *Epithelantha bokei*, *Turbincarpus pseudopectinatus*, and several *Mammillaria*, have been reported to grow preferentially in the absence of nurse-plants (Godínez-Álvarez et al., 2003). Some of these cacti thrive on stony soils (Valverde et al., 2004; Zavala-Hurtado and Valverde, 2003), which makes them suitable candidates for studying the association with rocks as an alternative to the classical nurse-plant phenomenon.

The fact that a cactus species is distributed close to rocks does not prove that the latter are abiotic nurses. Such spatial relation may be due to seed dispersal or catchment in the vicinity of rocks, and not necessarily to stress amelioration which is a distinctive feature of nurse associations (Godínez-Álvarez et al., 2003; Smit et al., 2006; Withgott, 2000). If distribution next to rocks is due to a stress amelioration process during early growth, then seedlings would be expected to have a greater probability of survival when close to rocks than in other microenvironments.

In this paper we assess the frequency at which biotic- and abiotic-nurse associations occur within a group of threatened species in the genus *Mammillaria* (Cactaceae). We also study whether the association with rocks is a result of enhanced survival by means of stress amelioration. Likewise, we assess if, as in the case of nurse-plants, the shade provided by a rock may explain the association between cacti and rocks. We decided to work with threatened species since knowing their early-growth requirements may be determining for a reintroduction program to succeed.

2. Methods

2.1. Study site and species

The Tehuacán–Cuicatlán Biosphere Reserve, between 17°39'N and 18°52'N, is the southernmost arid area in North America. It lies in the southeast of the State of Puebla and the north of Oaxaca. There are 22 species in the genus *Mammillaria* in the Tehuacán Valley. We worked with eight of these species which are protected by Mexican legislation (Arias et al., 1997). The Tehuacán Valley is a very heterogeneous area, with altitudes ranging from 560 to 2480 m. From data recorded in a total of 52 weather stations within the valley for 10 years or more (IMTA, 2000), mean temperature was 19.4 °C (range 10.8–26.2 °C), and mean annual precipitation was 899 mm (range 368–1572 mm). The studied species grow on a complex vegetation mosaic of xeric scrub, grassland, tropical dry forest, and pine or oak forests.

2.2. Spatial distribution

The study was conducted in 10 localities for each species, with the exceptions of *Mammillaria lanata*, of which only two localities are known, and *Mammillaria supertexta*, of which only one locality where the plant grows out of cliffs is known. In each site, 50-m-long transects were randomly placed. For *Mammillaria pectinifera*, *M. solisoides*, *M. kraehenbuehlii*, *M. napina*, and *M. hernandezii*, the transects were 1 m wide and for *M. dioxanthocentron*, *M. lanata*, and *M. supertexta* 4 m wide. The number of transects varied depending on the area and population density. The number of plants associated with a biotic nurse (under a shrub or tree), with an abiotic nurse (at less than 2 cm from a 20 cm diameter rock fixed to the ground), or with no nurse at all, was recorded for each transect.

In order to assess the availability of microenvironments per locality, 60 points along three 50-m-long transects were randomly selected. We assessed if a hypothetical plant growing in each point would show biotic, abiotic, or no association based on the above-mentioned criteria. In order to assess if each *Mammillaria* species prefers a specific type of environment a *G*-test was applied. Expected frequencies were estimated as

$$E_i = \sum_j p_{ij} N_j,$$

where E_i is the number of expected plants in the i -type microenvironment, p_{ij} is the fraction of randomly placed points found in the i -type microenvironment in the j th site, and N_j the total of plants registered in site j . Observed frequencies were obtained as the number of plants found in each category summed across all the localities. If it was observed that the plants did not conform to a random distribution, then two separate *G*-tests were applied, distinguishing only two categories in each, shrub vs. non-shrub, and rock vs. non-rock, so as to assess if the original test was significant due to the preference of the cactus for one or for both types of nurse object.

2.3. Survival analysis

This portion of the study was only carried out with *Mammillaria pectinifera*. A factorial experiment was set up in the field with two levels of herbivore exclusion (with wire mesh and insecticide and with no exclusion), three levels of microenvironmental conditions (bare ground, bare ground with artificial shade, and next to a rock of at least 30 cm diameter. These large rocks were used since they cast large shades where a large number of seedlings could be placed), and two age levels (3-day-old and 6-month-old seedlings). Each treatment was replicated three times so as to have a total of 36 experimental units. In the experimental units for the 3-day-old seedlings, 45 individuals were planted, and 35 seedlings were used in the 6-month-old seedling treatments. The seeds were germinated under greenhouse conditions in soil from the locality, and the seedlings were hardened two months prior to transplant by gradually reducing watering. The seedlings were followed-up throughout a year, at the end of which the surviving plants were measured with a caliper. Survival was analyzed through a linear model assuming a Weibull error distribution, which allows the risk of death to change over time depending on age. The model allowed for censored data and was fitted in GLIM 4.0 (Crawley, 1993). Plant sizes after 2 years were compared through an ANOVA.

3. Results

A non-random distribution of cacti in the environment was found for all the species. The association with nurse-plants happened to be scarce within the group; in fact, five of the eight species were found under nurse-plants less frequently than expected by chance alone. Only *M. kraehenbuehlii* was associated with shrubs. The association with rocks was much more common, occurring in half of the cases, while two species avoided it. As for *M. hernandezii* no 20 cm rocks were found, such category was not included in the analysis. It was found that *M. solisioides* and *M. lanata* preferred spots completely devoid of both types of nurse-objects (Table 1).

The shape of the Weibull distribution is defined by a parameter commonly represented by the Greek letter α . If α assumes a value of 1, then the death rate is constant over the full life cycle, if it is larger, then the death rate increases with age, and if it is smaller than one then the young individuals have a larger probability of dying than older individuals (Crawley, 1993). We found that for *M. pectinifera*, the shape-parameter α of the Weibull distribution was 0.87 and it was significantly different from 1 ($\chi^2 = 44.00$, $P < 0.0001$), showing that mortality rate decreases with age (Fig. 1). The age, the nurse-type (shade, rock, or none), the presence of exclusions, as well as the interactions among them had a significant impact on the life expectancy of seedlings in the field. The model explained 51.77% of variation in longevity, being the seedling age at the moment of sowing, followed by the nurse-type what explained most of variation (Table 2). All of the 3-day-old plants died. In most cases, life expectancy was greater within the exclusions and near rocks (Fig. 2), with the exception of

Table 1
Microenvironmental associations of eight *Mammillaria* species

Species	Soil rockiness range (%)	Random distribution		Association with					
		G	P	Shrubs	G	P	Rocks	G	P
<i>M. dioxanthocentron</i>	3–68	114.52	<0.0001	0	0.94	0.3318	+	92.22	<0.0001
<i>M. hernandezii</i>	0	83.80	<0.0001	–	83.80	<0.0001			
<i>M. kraehenbuehlii</i>	8–73	336.49	<0.0001	+	20.70	<0.0001	+	147.73	<0.0001
<i>M. lanata</i>	22–38	171.37	<0.0001	–	83.97	<0.0001	–	82.81	<0.0001
<i>M. napina</i>	0–42	36.91	<0.0001	–	24.18	<0.0001	0	3.17	0.0749
<i>M. pectinifera</i>	14–49	12.70	0.0018	0	0.07	0.7919	+	10.85	0.0010
<i>M. solisioides</i>	0–30	265.91	<0.0001	–	202.22	<0.0001	–	35.30	<0.0001
<i>M. supertexta</i>	0–69	22.92	<0.0001	–	5.23	0.0222	+	20.25	<0.0001

Rockiness is the percent of the soil covered by stones ≥ 20 cm. The cover for the localities with less and more stones is reported. The first G-statistic tests for a non-random distribution of each species among rocks, nurse-plants, and bare soil. The next two tests examine whether there is a positive (+), negative (–), or no association (0) of each species with specific types of nurse objects. No rocks were observed in the area where *M. hernandezii* grows, so the corresponding test could not be performed.

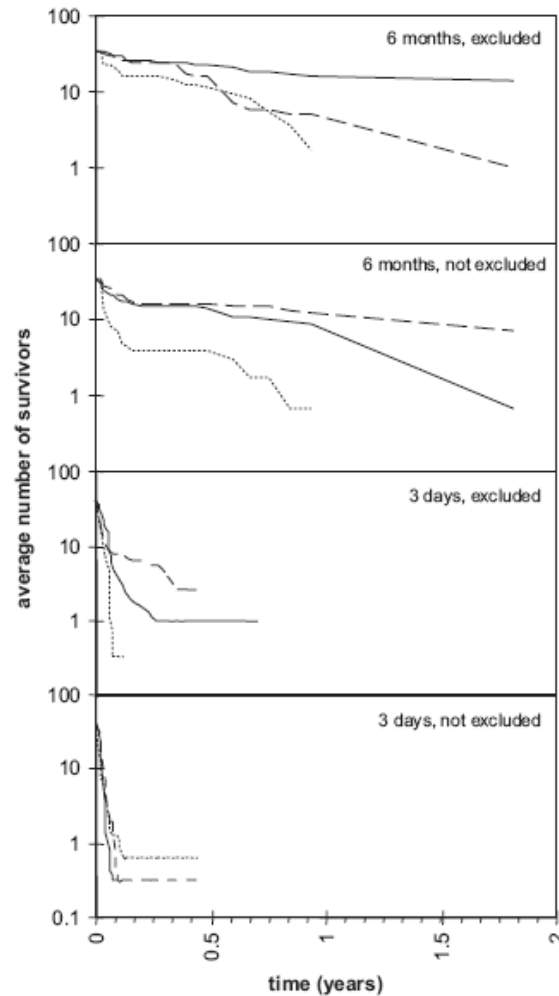


Fig. 1. Number of surviving seedlings of different ages over time in different experimental conditions. Nurse objects are rocks (continuous line), artificial shade (dashed line), or none (dotted line).

Table 2
Deviance analysis of life expectancy of *Mamillaria pectinifera* seedlings under different treatments

Source	χ^2	d.f.	P	R ² (%)
A	1307.12	1	<0.0001	39.80
E	80.08	1	<0.0001	2.44
N	134.02	2	<0.0001	4.08
A × E	42.76	2	<0.0001	1.30
A × N	13.69	2	0.0011	0.42
N × E	0.24	2	0.8863	
A × E × N	56.55	2	<0.0001	1.72

A: age (3 days or 6 months); E: enclosure (with or without); N: nurse type (rock, shade, or none).

the newly germinated seedlings, for which there were no significant differences in terms of survival among the rock and shade treatments ($\chi^2 = 2.96$, $P = 0.2276$). In the absence of herbivory, the seedlings placed next to rocks had a life expectancy greater than one year.

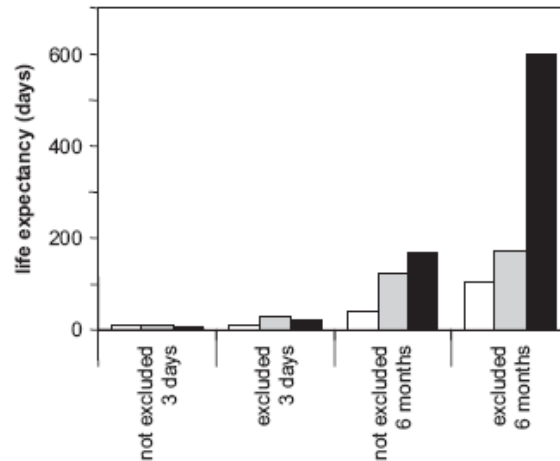


Fig. 2. Life expectancy of seedlings of different age exposed and excluded from herbivores and associated to rocks (black), artificial shade (gray), or none (white).

Due to scarce survival at the end of the year of study, the data were not enough to analyze neither the 3-day-old seedlings nor those without any kind of nurse. Therefore, a two-way ANOVA with the following factors was performed: nurse-type (rock and shade) and exclosure. No significant effects of the interaction nor of the exclosure were found, though the plants were slightly but significantly taller (5.84 ± 0.14 mm, mean \pm S.E.) near rocks than under the shade (5.30 ± 0.18 mm; $F = 5.162$, $P = 0.026$).

4. Discussion

One of the most outstanding results of this study was that abiotic-nurse associations were much more frequent than the classical, biotic ones. *M. kraehenbuehlii* was the only species found in association with shrubs, although apparently rocks could provide more favorable conditions for it, since the associations with the latter are more frequent than with nurse-plants. Moreover, 62.5% of the species preferred shrub-free areas. This result calls for a continued study of facilitation processes in drylands, and requires reconsideration of the relative importance of nurse-plant associations. Botanical nursing is a well-studied phenomenon, and it is certainly very common, but the comprehension of facilitation requires that other stress-ameliorating objects are considered. In some areas and taxa, plants are not even the most important nurse objects.

The results we obtained are similar to those reported in the literature for other species in the genus *Mammillaria* in terms that it is relatively common for them not to be associated with nurses, such as *M. lasiacantha*, *M. mazatlanensis*, *M. magnimamma*, and *M. pectinifera* (Godínez-Álvarez et al., 2003; Reyes-Olivas et al., 2002). Nevertheless, and contrasting to what we found, in a high number of works, positive associations of *Mammillaria* with shrubs have been also reported, such as in the cases of *M. carneia*, *M. casoi*, *M. colina*, *M. dioica*, *M. gaumeri*, and *M. haageana* (Mandujano et al., 2002; Reyes-Olivas et al., 2002; Valiente-Banuet et al., 1991). Some studies account for other genera of globose cacti for which associations with shrubs have not been detected, such as *A. fissuratus*, *E. bokei*, *T. pseudopectinatus*, and *Ferocactus herrerae*. There are even species which are known to avoid the shade cast by other plants, like *Echinocereus sciurus* (Godínez-Álvarez et al., 2003; Reyes-Olivas et al., 2002). Reyes-Olivas et al. (2002) report the evasion of nurse-plants by at least three species of non-globose cacti in a study that found that most of them grew at less than 1 cm off large rocks. Although our results are restricted to a geographical area and to a genus, the absence of the nurse-plant associations seems to be much more common than what is usually presumed.

On the other hand, rocks were found to act as nurse objects in the majority of the species that we studied. Rocks are very conspicuous elements in the areas where most of the species grow (Table 1), providing large amounts of suitable habitat to cacti. Some species are very rarely found growing far from stones. In this study we may have underestimated the importance of nurse rocks, since pebbles having a diameter much smaller

that 20 cm may have a large effect on cactus seedlings. Fifty-eight percent of the seedlings of *M. hernandezii* in 2006 were found in areas covered with pebbles (personal observation). Apparently small rocks have the same effect on the seedlings of *Coryphantha werdermannii* (Portilla-Alonso, 2007). Most *M. pectinifera* plants were observed in association with rocks smaller than 20 cm.

However, as for *M. dixanthocentron*, where the analysis suggests an association with rocks, we must be careful because this may result from plants growing on top of rocks (the distance between the cactus and the stone was smaller than the threshold value of 2 cm established by us to consider the occurrence of an association). Said species grows in areas with relatively high water inputs, such as temperate and tropical dry forests. In those places, *M. dixanthocentron* is usually found as epiphyte or saxicole, suggesting a preference for arid microenvironments rather than a process of stress amelioration related to rocks.

The studied species are representative of a very wide environmental and altitudinal gradient, with some of them growing in semiarid, temperate or tropical areas. Thus, it seems that the high frequency of associations with rocks cannot be easily attributed to a specific set of climatic conditions occurring in the Tehuacán Valley. Some species such as *M. hernandezii*, *M. kraehenbuehlii*, and *M. napina* are frequently exposed to frost, which could promote rock nursing because nighttime temperature near stones is milder (Körner, 2003). Nevertheless, only one of these three species was found to be associated with rocks.

To a great extent, the association with nurse-plants is due to the reduction of direct solar radiation and the decline in temperature beneath them (Valiente-Banuet and Ezcurra, 1991), with the consequential decrease in the loss of soil humidity (Flores and Jurado, 2003, and references therein). However, for some cacti, this may have a cost because the shade reduces the amount of Photosynthetically Active Radiation (PAR), which is already a limiting factor for succulents since they have a very low surface/volume ratio (Nobel, 1988). Apparently this is especially relevant for small cacti since, unlike columnar species, they cannot grow and avoid the shade of shrubs. On the contrary, rocks produce less obstruction to solar radiation while providing a fresh and moist environment such as that existing under shrubs (Nobel et al., 1992). The greater survival and growth of the *M. pectinifera* seedlings growing next to rocks, in comparison with those placed under artificial shade, suggest that abiotic nurses may provide these cacti with something else than a reduction in solar radiation.

Four of the species studied (*M. hernandezii*, *M. napina*, *M. pectinifera*, and *M. solisioides*) present a semi-geophytic habit with a very large proportion of the stem covered by the soil, substantially reducing its photosynthetic surface. We have observed that when growing under the shade of a shrub, the stems of these cacti do not get buried but etiolated, a typical behavior of plants which lack solar radiation. All these species preferably grow in exposed areas or associated with rocks but never with shrubs (Table 1). This matches with the above mentioned in terms that the PAR reduction may be a reason for avoiding biotic nurses.

Shade may also account for the observed differences in the behavior of the *M. pectinifera* seedlings based on age. When they have recently germinated, there is no difference between the types of nurse in relation to survival. At this stage, seedlings are devoid of spines so the shade may be important. Apparently, it can equally be provided by a plant or by a rock. In contrast, at the age of 6 months, the plant is already covered by areoles, which perhaps increases its tolerance to radiation (Nobel, 1988). This may account for the greater survival observed in individuals of that age which were next to a rock in comparison with those under the shade.

M. pectinifera was recurrently found in association with rocks. This matches with the results of the reintroduction experiment, where survival and growth were higher when next to stones. The experimental approach enables us to conclude that, just as it occurs in the classical nurse association (Valiente-Banuet and Ezcurra, 1991), it is the differences in survival during the early stages of the life cycle that accounts for the associations observed between cacti and rocks.

Getting to know the environmental requirements of cacti proves to be of particular relevance for the preservation of threatened species. Many globose cacti are threatened as a result of indiscriminate collections, in addition to changes in land use, deforestation, animal husbandry, extensive agriculture, and urban growth (Martorell and Peters, 2005; Oldfield, 1997). Their potential association with rocks may be determinant for a reintroduction program to succeed. Apparently, it is among globose cacti where abiotic-nurse associations are more frequent, suggesting that if a reintroduction of individuals in the field is targeted, using shrubs or artificial shading as nurses may result not very useful or even counterproductive. On the contrary, using rocks

seems to be much more effective. The enclosure and the use of grown plants increased the survival, which must be taken into account for a reintroduction program.

There is enough evidence to regard rocks as one of the most important “nurse objects” (sensu Parker, 1987) which are capable of ameliorating stress in deserts. The major causes of the association between cacti and rocks are the same (stress amelioration and the resulting decrease in mortality in comparison with exposed areas) as those which account for the association with shrubs. The fact that abiotic nurses may be more common than biotic ones, and that the latter may even be exceptional among some taxonomic groups such as the one we studied, must not be neglected. Focusing on the association with shrubs has resulted in a bias in the study of nurse objects, as well as in the overlooking of other elements such as rocks, crevices, and cliffs (Martorell and Patiño, 2006), in spite of the numerous anecdotal allusions about them made in the literature when discussing facilitation. A full understanding of cactus ecology calls for a more balanced approach to their microenvironmental requirements during early growth.

Acknowledgments

The help of Idalí Añorve, Leopoldo Benítez, Rosario Camarena, Liliana Campos, Ángeles Cancino, Everardo Castillo, Ricardo Colín, Cristina García, Gabriel García, Edmundo González, Armando Gutiérrez, Liliana Gutiérrez, Edgar Hernández, Iván Hernández, Patricia Hernández, Lorenza Legarreta, Jerónimo López, Mónica Mandujano, Andrea Martínez, Gilberto Martínez, Érika Morales, Martha Palomino, Pavka Patiño, Casandra Reyes, Eduardo Ríos, Alfredo Rodríguez, Nadia Ruiz, Bernardo Sachman, Enrique Salas, Hamlet Santa Anna, and Mario Vallejo was essential in order to conclude the extensive field work required for this research, and is much appreciated. We are grateful to Jerónimo Reyes, Cristián Brachet, and Ulises Guzmán for sharing their knowledge on *Mammillaria* taxonomy and locations. This paper is part of the Ph.D. research of the first author at the Posgrado de Ciencias Biológicas, UNAM. The Instituto de Ecología-UNAM provided logistic support. This research was funded by CONABIO project R-166, and CONACyT provided PhD scholarships for the first two authors.

References

- Aguiar, M.R., Sala, O.E., 1994. Competition, facilitation, seed distribution and the origin of patches in a Patagonian steppe. *Oikos* 70, 26–34.
- Aguiar, M.R., Sala, O.E., 1999. Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 14, 273–277.
- Arias, S., Gama, S., Guzmán-Cruz, L.U., 1997. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. 14: Cactaceae. Instituto de Biología, UNAM, México.
- Armas, C., Pugnaire, F.I., 2005. Plant interactions govern population dynamics in a semiarid plant community. *Journal of Ecology* 93, 978–989.
- Barchuk, A.H., Díaz, M.P., 2005. Effect of shrubs and seasonal variability of rainfall on the establishment of *Aspidosperma quebracho-blanco* in two edaphically contrasting environments. *Austral Ecology* 30, 695–705.
- Callaway, R.M., 1995. Positive interactions among plants. *Botanical Reviews* 61, 306–349.
- Callaway, R.M., Walker, L.R., 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78, 1958–1965.
- Carrillo-García, A., León de la Luz, J.L., Bashan, Y., Bethlenfalvay, G.J., 1999. Nurse plants, mycorrhizae, and plant establishment in a disturbed area of the Sonoran Desert. *Restoration Ecology* 7, 321–335.
- Cavieres, L., Arroyo, M.T.K., Penaloza, A., Molina-Montenegro, M., Torres, C., 2002. Nurse effect of *Bolax gummifera* cushion plants in the alpine vegetation of the Chilean Patagonian Andes. *Journal of Vegetation Science* 13, 547–554.
- Connell, J.H., Slatyer, R.O., 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* 111, 1119–1144.
- Crawley, M.J., 1993. *GLIM for Ecologists*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Drezner, T.D., 2006. Plant facilitation in extreme environments: the non-random distribution of saguaro cacti (*Carnegiea gigantea*) under their nurse associates and the relationship to nurse architecture. *Journal of Arid Environments* 65, 46–61.
- Drezner, T.D., Garrity, C.M., 2003. Saguaro distribution under nurse plants in Arizona's Sonoran Desert: directional and microclimate influences. *Professional Geographer* 55, 505–512.
- Flores, J., Jurado, E., 2003. Are nurse–protégé interactions more common among plants from arid environments? *Journal of Vegetation Science* 14, 911–916.

- Flores-Martínez, A., Ezcurra, E., Sánchez-Colón, S., 1994. Effect of *Neobuxbaumia tetetzo* on growth and fecundity of its nurse plant *Mimosa luisana*. *Journal of Ecology* 82, 325–330.
- Franco, A.C., Nobel, P.S., 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology* 77, 870–886.
- García, D., Obeso, J.R., 2003. Facilitation by herbivore-mediated nurse plants in a threatened tree, *Taxus baccata*: local effects and landscape level consistency. *Ecography* 26, 739–750.
- Godínez-Álvarez, H., Valverde, T., Ortega-Baés, P., 2003. Demographic trends in the Cactaceae. *The Botanical Review* 69, 173–203.
- Harper, J.L., 1977. *Population Biology of Plants*. Academic, London.
- IMTA, 2000. Eric II in Compact Disc. Instituto Mexicano de Tecnología del Agua, México, D.F.
- Körner, C., 2003. *Alpine Plant Ecology*, second ed. Springer, Berlin.
- Mandujano, M.C., Flores-Martínez, A., Golubov, J., Ezcurra, E., 2002. Spatial distribution of three globose cacti in relation to different nurse-plant canopies and bare areas. *Southwestern Naturalist* 47, 162–168.
- Martorell, C., Patiño, P., 2006. Globose cacti (*Mammillaria*) living on cliffs avoid high temperatures in a hot dryland of Southern Mexico. *Journal of Arid Environments* 67, 541–552.
- Martorell, C., Peters, E.M., 2005. The measurement of chronic disturbance and its effects on the threatened cactus *Mammillaria pectinifera*. *Biological Conservation* 124, 119–207.
- McAuliffe, J.R., 1984. Sahuaro-nurse tree associations in the Sonoran Desert: competitive effects of sahuaros. *Oecologia* 64, 319–321.
- Menge, B.A., 2000. Testing the importance of positive and negative effects on community structure. *Trends in Ecology and Evolution* 15, 46–47.
- Menge, B.A., Sutherland, J.P., 1987. Community regulation: variation in disturbance, competition, and predation in relation to environmental stress and recruitment. *American Naturalist* 130, 730–757.
- Nobel, P.S., 1980. Morphology, nurse plants, and minimum apical temperatures for young *Carnegiea gigantea*. *Botanical Gazette* 141, 188–191.
- Nobel, P.S., 1988. *Environmental Biology of Agaves and Cacti*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Nobel, P.S., Zutta, B.R., 2005. Morphology, ecophysiology, and seedling establishment for *Fouquieria splendens* in the northwestern Sonoran Desert. *Journal of Arid Environments* 62, 251–265.
- Nobel, P.S., Miller, P., Gram, E., 1992. Influence of rocks on soil temperature, soil water potential and rooting patterns for desert succulents. *Oecologia* 92, 90–96.
- Oldfield, S., 1997. Status Survey and Conservation Action Plan: Cactus and Succulent Plants. IUCN, Gland, Switzerland.
- Parker, K.C., 1987. Site-related demographic patterns of organ pipe cactus populations in Southern Arizona. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 114, 149–155.
- Parker, K.C., 1989. Nurse plant relationships of columnar cacti in Arizona. *Physical Geography* 10, 322–335.
- Portilla-Alonso, R.M., 2007. Estudio demográfico de tres poblaciones de *Coryphantha werdermannii* en condiciones contrastantes de disturbio. B.Sc. Thesis, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Pyke, D.A., Archer, S., 1991. Plant-plant interactions affecting plant establishment and persistence on revegetated rangeland. *Journal of Range Management* 44, 550–557.
- Reyes-Olivas, A., García-Moya, E., Lopez-Mata, L., 2002. Cacti-shrub interactions in the coastal desert of northern Sinaloa, Mexico. *Journal of Arid Environments* 52, 431–445.
- Rizzini, C.T., 1986. On the tree-like cactus species from the limestone outcrops of Minas Gerais. *Revista Brasileira de Biología* 46, 781–784.
- Shreve, F., 1931. Physical conditions in sun and shade. *Ecology* 12, 96–104.
- Smit, C., Gusberti, M., Müller-Schärer, H., 2006. Safe for saplings, safe for seedlings? *Forest Ecology and Management* 237, 471–477.
- Solbrig, O.T., 1980. Demography and natural selection. In: Solbrig, O.T. (Ed.), *Demography and Evolution in Plant Populations*. Blackwell Scientific Publications, Berkeley, pp. 1–20.
- Suzán, H., Nabhan, G.P., Patten, D.T., 1994. Nurse plant and floral biology of a rare night-blooming cactus, *Peniocereus striatus* (Brandege) F. Buxbaum. *Conservation Biology* 8, 461–470.
- U.S. Fish and Wildlife Service, 2003. Recovery Plan for Star Cactus (*Astrophytum asterias*). U.S.F.W.S., Albuquerque, New Mexico.
- Valiente-Banuet, A., Ezcurra, E., 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacan Valley, México. *Journal of Ecology* 79, 961–971.
- Valiente-Banuet, A., Bolongaro-Crevena, A., Briones, O., Ezcurra, E., Rosas, M., Núñez, H., Barnard, G., Vázquez, E., 1991. Spatial relationships between cacti and nurse shrubs in a semi-arid environment in central Mexico. *Journal of Vegetation Science* 2, 15–20.
- Valverde, T., Quijas, S., Lopez-Villavicencio, M., Castillo, S., 2004. Population dynamics of *Mammillaria magnimamma* Haworth (Cactaceae) in a lava-field in central Mexico. *Plant Ecology* 170, 167–184.
- Withgott, J., 2000. Botanical nursing: from deserts to shorelines, nurse effects are receiving renewed attention. *BioScience* 50, 479–484.
- Yeaton, R.I., 1978. A cyclical relationship between *Larrea tridentata* and *Opuntia leptocaulis* in the northern Chihuahuan Desert. *Journal of Ecology* 66, 651–656.
- Zavala-Hurtado, J.A., Valverde, P.L., 2003. Habitat restriction in *Mammillaria pectinifera*, a threatened endemic Mexican cactus. *Journal of Vegetation Science* 14, 891–898.
- Zúñiga, B., Malda, G., Suzán, H., 2005. Interacciones Planta-Nodriza en *Lophophora diffusa* (Cactaceae) en un Desierto Subtropical de México. *Biotropica* 37, 351–356.

DISCUSIÓN GENERAL

En México *Mammillaria* es el segundo género de cactáceas más diverso después de *Opuntia*. Sin embargo, el tamaño pequeño y distribución restringida, de la mayoría de sus especies, hacen difícil tener una buena evaluación del número, tamaño y estado de conservación de sus poblaciones.

Además, en el caso particular de *Mammillaria pectinifera*, la especie central de este proyecto de investigación, su búsqueda se complica por tener un hábito geofítico (alrededor del 75% de su biomasa está enterrada) y estar cubierta de espinas pectinadas que tienen el mismo color del sustrato pedregoso calcáreo donde sus poblaciones se encuentran confinadas. Lo anterior se traduce en una fuerte dificultad para ubicar a la especie, dado que en la práctica hay que estar pisando el terreno donde ésta se encuentra para poder notar su presencia.

Con este trabajo se aumentó de 6 a 22 el número de poblaciones conocidas y la suma de las áreas de distribución de las poblaciones aumentó sensiblemente, de 84 ha para las 6 poblaciones conocidas, a un estimado de 246 ha para las 22 poblaciones reportadas en esta tesis. Además, conforme al análisis GARP realizado alrededor de 175,000 hectáreas presentan condiciones potenciales para la distribución de la especie, como se observa en el mapa de distribución potencial en el Capítulo I de este trabajo.

Respecto al número de individuos de *M. pectinifera*, de 158 individuos reportados en 1994 para dos poblaciones, se tienen arriba de 83,000 individuos estimados para las 10 poblaciones estudiadas a detalle, de un total de 22 que podrían superar a las 200,000 plantas, tres órdenes de magnitud más del número estimado en 1994.

Estos resultados demuestran la importancia de realizar labor de exploración intensiva, reconocer cuidadosamente los requerimientos biofísicos de las especies y el valor de generar mapas de distribución potencial con el apoyo de información de calidad recabada en el campo y el conocimiento experto.

Al respecto es importante señalar que en la actualidad la exploración científica es poco promovida y financiada. Pareciera que existe la percepción de que ya todo ésta descubierto, diagnosticado y georreferenciado. En este trabajo se demuestra que ésta es una percepción incorrecta, que es necesario impulsar más el trabajo de campo para tener una mejor idea del estado de conservación de ésta y muchas otras especies y con ello poder dirigir los esfuerzos de conservación donde esté demostrado con datos que es prioritario.

Por otro lado, el mapa de distribución potencial señala que la especie podría ampliar su extensión de presencia significativamente hacia el sur y poniente de su área conocida de distribución, el detectarla más al sur comprobaría algunas referencias como en el trabajo de Bravo y Sánchez-Mejorada (1991) donde mencionan la presencia de esta especie en el estado de Oaxaca y con ello la especie dejaría de ser exclusiva del Estado de Puebla. De hecho una de las poblaciones, la conocida como Frontera, conforme la cartografía de INEGI se encuentra ubicada en Oaxaca, aunque en el campo se asegura que está en Puebla, de tal forma que no se puede confirmar aún la presencia de la especie en Oaxaca.

Cabe mencionar que aún falta esfuerzo sistemático de verificación del área potencial, hasta el momento sólo se realizó un ejercicio piloto de verificación no sistemático, el cual fue muy exitoso ya que con 16 horas de esfuerzo y un grupo de 40 personas divididas en 4 equipos se descubrieron 5 nuevas localidades. Sin embargo, se pudo verificar en un área pequeña, que el mapa de distribución potencial discrimina bien las áreas donde puede estar o no la especie.

Los resultados obtenidos, a partir de la exploración y la distribución potencial señalan que esta especie, en términos numéricos se encuentra menos amenazada de lo que se tenía pensado. Además, los resultados invitan a la reflexión sobre el grado real de amenaza de muchas especies, que puedan estar evaluadas con la información parcial, por falta principalmente de exploración.

Para tener un conocimiento más claro del estado de conservación de esta especie poblaciones se optó por avanzar en el conocimiento de esta especie a través de un enfoque demográfico, para ello en primer lugar se estudió con cuidado la historia natural de la especie para poder determinar que fases del ciclo de vida de la planta convenía darle un seguimiento fino y estudiar con detalle su contribución a la tasa finita de crecimiento poblacional λ .

La retención de semillas y la liberación de éstas es uno de los procesos más fascinantes de esta especie. *M. pectinifera* presenta una marcada serotinia dado que retiene sus frutos hasta por 8 años en el interior de su tallo a la vez que puede liberarlos en su totalidad en la temporada en que fueron formados, si existe disponibilidad de agua arriba del promedio en el momento en que los frutos están maduros (Evenari, Shanan y Tadmor 1971; Noy-Meir 1973).

Sobre la base de esta observación surgió la idea de probar si existían diferencias en la germinación de las semillas conforme éstas varían en edad y además de estudiar destino de las semillas para dilucidar su contribución a la adecuación de esta especie.

En el ciclo de vida o cadena de Markov (Fig. 1, Capítulo II) se describe cuidadosamente los dos mecanismos de dispersión de semillas; aquellas dispersadas el

mismo año en que fueron formadas y aquellas que forman parte del banco de semillas y son dispersadas poco a poco a través del tiempo.

Estos dos mecanismos pudieron ser documentados con todo detalle por el trabajo de campo, de laboratorio y experimental pero además por la fortuna de haber coincidido el estudio con un año Niño y otro Niña. Esta situación permitió describir, documentar e investigar el valor adaptativo de este mecanismo complejo de dispersión y establecimiento de las semillas de esta especie bajo condiciones extremas de sequía y abundancia de agua.

Dentro de los resultados en términos de la tasa de crecimiento λ , se encontró que la población está decreciendo, sin embargo estos resultados no deben ser concluyentes ya que se trabajó solo con una población. Además, en el segundo año al quitar el efecto de la mortalidad causada por un ataque de escarabajos la λ recalculada resulta estar ligeramente arriba del equilibrio. Una aproximación metapoblacional sería lo más adecuado para entender el destino de esta especie en términos poblacionales. En este sentido Martorell y Peters (2005) en su trabajo muestran como 10 de las poblaciones de *M. pectinifera* están sujetas a distintas intensidades y presiones antrópicas y cómo éstas responden en términos de densidad poblacional, siendo la presencia de un disturbio medio lo que aparentemente favorece más a la densidad poblacional.

La estrategia de expulsar algunos frutos y retener otros parece conferirle a la especie, a lo largo del tiempo, la posibilidad de interactuar de manera exitosa en un ambiente cambiante y disminuir el riesgo de extinción. Desde el punto de vista de la conservación el incremento en la estocasticidad es considerado un factor que incrementa la probabilidad de que una población se extinga (Gilpin y Soulé 1986).

A la dispersión de semillas de manera continua en el tiempo pareciera ser el proceso más común de dispersión en esta especie. Lo anterior debido a que la expulsión completa de los frutos requiere de precipitaciones arriba del promedio, situación que sólo ocurre en años excepcionales. *M. pectinifera* por lo tanto pareciera que combina las dos estrategias para la dispersión de semillas: la dispersión protegida o retardada, que requiere una de una señal ambiental para dispararse, en este caso la presencia abundante de agua y la dispersión continua que administra el riesgo de establecimiento a lo largo del tiempo. Esta combinación, desde la perspectiva demográfica, pareciera estar disminuyendo la estocasticidad y haciendo al sistema más estable por lo tanto reduciendo el riesgo de extinción de esta especie (Gilpin y Soulé 1986).

Por otro lado, los procesos de facilitación explorados para *Mammillaria pectinifera* y siete especies del mismo género sorpresivamente mostraron que el nodricismo clásico —aquél donde una planta genera condiciones microambientales favorables debajo de su copa y otras plantas toman ventaja de éstas para establecerse—, no es quizás la fuerza estructuradora única o principal el valle de Tehuacán (Peters et al. 2008).

El nodricismo abiótico resultó en este estudio el más frecuente por lo que las rocas, así como otros elementos físicos del paisaje deben ser considerados como facilitadores del establecimiento de estas plantas y muchas otras, que deberán comprobarse ya que la literatura menciona solo de manera anecdótica estas asociaciones. El presente trabajo está limitado por el número de especies y área de estudio sin embargo, los resultados son contundentes e invitan a seguir ampliando la investigación a otras taxa y zonas áridas de México.

Las rocas pueden estar generando un efecto favorable no solo en términos de las altas temperaturas sino también para las bajas temperaturas. Las rocas tienen un efecto amortiguador de la temperatura lo que las hace frescas de día y tibias de noche (Körner 2003). También es conocido que las rocas pueden mantener cerca de tres semanas más la humedad debajo de ellas si se compara con la evaporación de un suelo desnudo (Nobel 1992). Otra razón para preferir a las rocas es debido a que los arbustos reducen la cantidad de luz que llega a las plantas que crecen debajo de éstos y en algunos casos la Radiación Fotosintéticamente Activa puede ser insuficiente, sobre todo en aquellas especies cubiertas por espinas u otros derivados epidérmicos que obstruyen a la luz (Nobel 1988). En el caso de este estudio hay que agregar que *M. pectinifera* y otra tres especies tienen hábitos semigeofíticos lo que causa que un 75% o más de su biomasa esté enterrada, que junto con su cubierta total de espinas y su relación superficie volumen requiera de grandes cantidades de radiación solar para realizar fotosíntesis. Las rocas no obstruyen o obstruyen menos la luz que una planta nodriza, cuando la cactácea ha alcanzado su tamaño adulto, sin embargo cuando es plántula, la roca le puede proveer de sombra, un microambiente térmico y mayor humedad en el suelo.

Mammillaria pectinifera fue encontrada de manera recurrente asociada a rocas. Esto coincide con los resultados del experimento de reintroducción, donde la supervivencia y el crecimiento fueron superiores cuando estaba asociada a rocas. La aproximación experimental nos permite concluir, que así como ocurre en la asociación clásica con nodrizas (Valiente-Banuet y Ezcurra 1991), que son las diferencias de supervivencia en las etapas tempranas del ciclo de vida de estas plantas lo que determina esta asociación.

En términos de conservación es determinante que los programas de reintroducción consideren la asociación con las rocas de esta especie. El uso de sombra artificial o arbustos como objetos nodriza podría incluso ser contraproducente.

En conclusión pareciera que hay suficiente evidencia para considerar a las rocas como uno de los más importantes “objetos nodriza” (*sensu* Parker 1987) capaces de aminorar el estrés en los desiertos.

Un entendimiento a profundidad de la ecología y conservación de los cactus requiere de una aproximación más balanceada de sus requerimientos microambientales en las etapas tempranas del establecimiento y crecimiento. Un conocimiento amplio de su distribución y estado de conservación, y una aproximación demográfica para entender el desempeño de las poblaciones y entender mejor cuales son las etapas más sensibles del ciclo de vida de estas plantas.

Con los resultados obtenidos a lo largo de los capítulos de este trabajo surge la pregunta ¿es *Mammillaria pectinifera* una cactácea en alto grado de amenaza?

- (1) NO desde la perspectiva del número de poblaciones e individuos.
- (2) SI y NO desde el enfoque demográfico, donde los resultados indican que bajo ciertas circunstancias la población estudiada se encuentra en el equilibrio poblacional y bajo otras circunstancias en franco decreciendo.
- (3) NO desde los mecanismos de dispersión de semillas, donde la planta administra el riesgo de establecimiento debido a las fluctuaciones del ambiente, a través de una dispersión pasiva y continua a través del tiempo y además a través de una dispersión activa que se dispara en presencia de abundante precipitación pluvial.

- (4) NO por requerimientos microambientales, al tratarse de una especie que “prefiere” las rocas nodriza y por ello si ocurre degradación de la cubierta vegetal, en principio, no afecta directamente su establecimiento.
- (5) NO en términos de su relativa facilidad en su propagación y reintroducción al medio silvestre.
- (6) SI en términos de disturbio crónico, que en la región es intenso y tiene una tendencia a la alta por el crecimiento urbano, la ganadería extensiva y el cambio de uso del suelo en general.

REFERENCIAS GENERALES

- Abramsky, Z. 1983. Experiments on seed predation by rodents and ants in the Israeli desert. *Oecologia* 57: 328–332.
- Aguiar, M.R y O.E. Sala 1999. Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 14, 273-277.
- Aguiar, M.R. y O.E. Sala 1994. Competition, facilitation, seed distribution and the origin of patches in a Patagonian steppe. *Oikos* 70, 26-34.
- Albert, M.J. 2005. Assessing ant seed predation in threatened plants: a case of study. *Acta Oecologica* 28: 213–220.
- Anderson, E.F., Arias, M.S. y N.P. Taylor 1994. Threatened cacti of Mexico. Succulent plant research vol. II. Royal Botanical Gardens, Kew.
- Arias S., S. Gama, y L.U. Guzmán 1997. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Fascículo 14. Cactaceae A.L. Juss. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Armas, C. y F.I. Pugnaire 2005. Plant interactions govern population dynamics in a semiarid plant community. *Journal of Ecology* 93: 978-989.
- Beatley, J.C. 1974. Phenological events and their environmental triggers in Mojave Desert ecosystems. *Ecology* 55: 856–863.
- Bravo H. y H. Sánchez-Mejorada, 1991. *Las cactáceas de México*. Vol. III. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Bravo, H. 1978. *Las cactáceas de México*. 2a. ed. Vol I. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Brown, J.H., Grover, J.J., Davidson, D.W. y G.A. Lieberman 1975. A preliminary study of seed predation in desert and montane habitats. *Ecology* 56: 987–992.

- Callaway, R. M. 1995. Positive interactions among plants. *Botanical Reviews* 61: 306-349.
- Callaway, R.M. y L.R. Walker 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78: 1958 - 1965.
- Carrillo-Garcia, A., León de la Luz, J.L., Bashan, Y. y G.J. Bethlenfalvay 1999. Nurse plants, mycorrhizae, and plant establishment in a disturbed area of the Sonoran Desert. *Restoration Ecology* 7: 321-335.
- Cavieres, L., Arroyo, M.T.K., Penaloza, A., Molina-Montenegro, M. y C. Torres 2002. Nurse effect of *Bolax gummifera* cushion plants in the alpine vegetation of the Chilean Patagonian Andes. *Journal of Vegetation Science* 13: 547-554.
- CITES 2008. Apéndices I, II y III de la convención internacional sobre el comercio de especies de flora y fauna amenazadas. Disponible en www.cites.org/esp/app/appendices.shtml, descargado el 21 de abril de 2008.
- Cohen, D. 1966. Optimizing reproduction in a randomly varying environment. *Journal of Theoretical Biology* 12: 110–126.
- Connell, J.H. y R.O. Slatyer 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* 111: 1119-1144.
- Dávila, A., Arizmendi, M. del C., Valiente-Banuet, A., Villaseñor, J.L., Casas, A. y R. Lira 2002. Biological diversity in the Tehuacan-Cuicatlán Valley, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 11: 421-442.
- Drezner T.D. 2006. Plant facilitation in extreme environments: The non-random distribution of saguaro cacti (*Carnegiea gigantea*) under their nurse associates and the relationship to nurse architecture. *Journal of Arid Environments* 65: 46-61.
- Ellner, S. y A. Schmidha 1981. Why are adaptations for long-range seed dispersal rare in desert plants? *Oecologia* 51: 133–144.
- Evenari M., Shanan L. y N. Tadmor, 1971. The Negev, the challenge of a desert. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA.

- Flores, J. y E. Jurado 2003. Are nurse-protégé interactions more common among plants from arid environments? *Journal of Vegetation Science* 14: 911-916.
- Flores-Martínez, A., Ezcurra, E. y S. Sánchez-Colón 1994. Effect of *Neobuxbaumia tetetzo* on growth and fecundity of its nurse plant *Mimosa luisana*. *Journal of Ecology* 82: 325-330.
- Franco, A.C. y P.S. Nobel 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology* 77: 870-886.
- Gilpin M.E. y M.E. Soulé, 1986. Minimum viable populations: processes of species extinction. *Conservation biology: the science of scarcity and diversity* (ed M.E. Soulé) pp 19–34. Sinauer, Massachusetts.
- Godínez-Álvarez, H., Valverde, T. y P. Ortega-Baes 2003. Demographic trends in the Cactaceae. *The Botanical Review* 69: 173–203.
- Gutterman, Y. 1994. Strategies of seed dispersal and germination in plants inhabiting deserts. *Botanical Review* 60: 373–425.
- Gutterman, Y. 1995. Seed dispersal, germination, and flowering strategies of desert plants. En: W. Nierenberg (ed.). *Encyclopedia of environmental biology*, 293–396. Academic Press, London, U.K.
- Guzman, U., Arias S. y D. Dávila 2003. Catálogo de cactáceas mexicanas. Conabio-UNAM.
- Harper, J. L. 1977. *Population biology of plants*, Academic. London.
- IUCN 2007. *The 2007 IUCN Red List of Threatened Species*. The World Conservation Union (IUCN), Species Survival Commission. IUCN, Gland, Switzerland. Disponible en <www.iucnredlist.org>, descargado el 21 de abril de 2008.
- Janzen, D.H. 1969. Seed-eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. *Evolution* 23: 1–27.
- Janzen, D.H. 1976. Why bamboos wait so long to flower. *Annual Review of Ecology and Systematics* 7: 347–391.
- Körner C., 2003. *Alpine plant ecology*, 2^{nda} edición, Springer-Verlag, Berlin.

- Lacey, E.P. 1982. Timing of seed dispersal in *Daucus carota* L. (Apiaceae). *Oikos* 39: 83–91.
- Martorell C. y E.M. Peters, 2005. The measurement of chronic disturbance and its effects on the threatened cactus *Mammillaria pectinifera*. *Biological Conservation*. 124: 119–207.
- McAuliffe J.R. 1984. Sahuaro-nurse tree associations in the Sonoran Desert: Competitive effects of sahuaros. *Oecologia* 64: 319-321.
- Menge, B.A. 2000. Testing the importance of positive and negative effects on community structure. *Trends in Ecology and Evolution* 15, 46-47.
- Menge, B.A. y J.P. Sutherland 1987. Community regulation: variation in disturbance, competition, and predation in relation to environmental stress and recruitment. *American Naturalist* 130, 730–757.
- Morton, S.R. 1985. Granivory in arid regions: comparison of Australia with North and South America. *Ecology* 66: 1859–1866.
- Nobel P.S., 1988. *Environmental biology of agaves and cacti*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Nobel P.S., Miller, P. y E. Gram, 1992. Influence of rocks on soil temperature, soil water potential and rooting patterns for desert succulents. *Oecologia* 92: 90-96.
- Noy-Meir I., 1973. Desert ecosystems: environments and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 4: 25–41.
- Parker K.C., 1987. Site-Related Demographic Patterns of Organ Pipe Cactus Populations in Southern Arizona. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 114: 149-155.
- Parker, K.C. 1989. Nurse plant relationships of columnar cacti in Arizona. *Physical Geography* 10: 322-335.
- Peters E.M., Martorell C. y E. Ezcurra, 2008. Nurse rocks are more important than nurse plants in determining the distribution and establishment of globose cacti (*Mammillaria*) in the Tehuacán Valley, Mexico. *Journal of Arid Environments*. 72: 593-601.

- Pyke, D.A. 1990. Comparative demography of co-occurring introduced and native tussock grasses: Persistence and potential expansion. *Oecologia* 82: 537–543.
- Reichman, O.J. 1979. Desert granivore foraging and its impact on seed densities and distributions. *Ecology* 60: 1085–1092.
- Rizzini, C.T. 1986. On the tree-like cactus species from the limestone outcrops of Minas Gerais. *Revista Brasileira de Biología* 46: 781-784.
- Rodríguez-Ortega, C.E. y E. Ezcurra 2001. Distribución espacial en el hábitat de *Mammillaria pectinifera* y *M. carnea* en el Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, México. *Cactáceas y suculentas mexicanas* 46, 63–67.
- Rodríguez-Ortega, C.E. y M. Franco 2001. La retención de semillas en el género *Mammillaria* (Cactaceae). *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 46, 32–38.
- Rodríguez-Ortega, C.E., M. Franco, y M.C. Mandujano 2006. Serotiny and seed germination in three threatened species of *Mammillaria* (Cactaceae). *Basic and Applied Ecology* 7: 533–544.
- Rzedowski, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Act. Bot. Mex.* 14: 3-21.
- Schemske, D.W., Husband, B.C., Ruckelshaus, M.H., Goodwillie, C., Parker I.M. y J. G. Bishop 1994. Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology* 75: 584-606.
- SEMARNAT 2002. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2001, Especies nativas de México de flora y fauna silvestres - Lista de especies en riesgo. *Diario Oficial de la Federación* (Segunda Sección). 6 de marzo de 2002: 1–62.
- Shreve F. 1931. Physical conditions in sun and shade. *Ecology* 12: 96-104.
- Smit, C., Gusberti, M. y H. Müller-Schärer 2006. Safe for saplings, safe for seedlings? *Forest Ecology and Management* 237: 471-477.
- Solbrig, O.T. 1980. Demography and natural selection. En: Solbrig, O.T. (ed.). *Demography and evolution in plant populations*. Blackwell Scientific Publications. Gran Bretaña. 222pp.

- Steenberg, W.F. y C.H. Lowe 1983. Ecology of the sahuaro III: Growth and demography. *Natl. Park Service Sci. Monograph Series 17*, U.S. Gov. Printing Office , Washington, D.C.
- Suzán, H., Nabhan, G.P. y D.T. Patten 1994. Nurse plant and floral biology of a rare night-blooming cereus, *Peniocereus striatus* (Brandege) F. Buxbaum. *Conservation Biology* 8: 461-470.
- U.S. Fish and Wildlife Service 2003. Recovery Plan for Star Cactus (*Astrophytum asterias*). U.S.F.W.S., Albuquerque, New Mexico.
- Valiente-Banuet, A. y E. Ezcurra, 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacan Valley, México. *Journal of Ecology* 79, 961-971.
- Valverde, P.L. y J.A. Zavala-Hurtado 2006. Assessing the ecological status of *Mammillaria pectinifera* Weber (Cactaceae), a rare and threatened species endemic of the Tehuacán-Cuicatlán region in central Mexico. *Journal of Arid Environments* 64: 193-208.
- Valverde, T., Quijas, S., Lopez-Villavicencio, M. y S. Castillo 2004. Population dynamics of *Mammillaria magnimamma* Haworth. (Cactaceae) in a lava-field in central Mexico. *Plant Ecology* 170: 167-184.
- Venable, D.L. y L. Lawlor 1980. Delayed germination and dispersal in desert annuals: Escape in space and time. *Oecologia* 46:272–282.
- Villaseñor, J.L., P. Dávila y F. Chiang 1990. Fitogeografía del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Bol. Soc. Bot. Mex.* 50: 135-149
- Went, F. 1949. Ecology of desert plants. II. The effect of rain and temperature on germination and growth. *Ecology* 30: 1–13.
- Withgott, J. 2000. Botanical nursing: from deserts to shorelines, nurse effects are receiving renewed attention. *BioScience* 50: 479-484.
- Yeaton, R.I., 1978. A ciclical relationship between *Larrea tridentata* and *Opuntia leptocaulis* in the northern Chihuahuan Desert. *Journal of Ecology* 66: 651-656.

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

Zúñiga, B., Malda, G. y H. Suzán 2005. Interacciones Planta-Nodriza en *Lophophora diffusa* (Cactaceae) en un Desierto Subtropical de México. *Biotropica* 37: 351- 356.