



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

# POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Instituto de Ecología

**“LIMITACIONES EN EL RECLUTAMIENTO DE  
*NEOBUXBAUMIA MACROCEPHALA*: UN  
ANÁLISIS DE LAS INTERACCIONES A TRAVÉS  
DE SU CICLO REPRODUCTIVO”**

## TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

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

P R E S E N T A

**MARGARITA MARÍA RIOS RODRÍGUEZ**

DIRECTOR DE TESIS: DR. ALFONSO VALIENTE BANUET

MÉXICO, D.F.

ENERO, 2009



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

**“LIMITACIONES EN EL RECLUTAMIENTO DE  
*NEOBUXBAUMIA MACROCEPHALA*: UN  
ANÁLISIS DE LAS INTERACCIONES A TRAVÉS  
DE SU CICLO REPRODUCTIVO”**

## TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

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

P R E S E N T A

**MARGARITA MARÍA RIOS RODRÍGUEZ**

DIRECTOR DE TESIS: DR. ALFONSO VALIENTE BANUET

MÉXICO, D.F.

ENERO, 2009

## **Agradecimientos**

Al posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM

A los apoyos de investigación recibidos de PAPIIT (IN224808-1) en el marco del proyecto “Interacciones ecológicas y reglas de ensamblaje en comunidades áridas de México”, a cargo del Dr. Alfonso Valiente.

A la RED LATINOAMERICANA DE BOTÁNICA por la beca otorgada para el periodo enero 2007 a enero de 2009 y por el apoyo económico para el desarrollo de la tesis RLB08-SP-1.

A IdeaWild por el apoyo económico para la compra de equipos que facilitaron el desarrollo de este trabajo.

A mi asesor, el Dr. Alfonso Valiente-Banuet, y los miembros de mi comité tutorial, Dr. Miguel Martínez Ramos y Dr. Mauricio Quesada Avendaño, por su asesoría y el apoyo que me brindaron durante esta etapa de mi formación académica y profesional.

A los Doctores Maria del Coro Arizmendi Arriaga, Karina Boege Paré y Alejandro Casas Fernández por haber aceptado mi tesis para su revisión, por sus comentarios, consejos y ayuda.

## **Agradecimientos**

A mis compañeros y amigos que me ayudaron durante este proceso: Juan Pablo, Elena, Javier, Adolfo, Carlos, Oscar, el Greñas, Nadia, Adri y Pedro. Gracias por su ayuda y su tiempo.

A la comunidad de San Juan Raya por su colaboración incondicional y todas las facilidades que me brindaron para realizar este trabajo.

A mis amigos y familiares que aunque estuvieron lejos nunca me dejaron sola.

A mis súper-amigas Colombianas (Camila, Maria Clara, Aída, Claudia, Sandra, Paula, Carolina, Tatiana) que me ayudaron a sobrellevar los malos días y me fortalecieron en las situaciones difíciles. Gracias por su compañía y su apoyo...

## **Dedicatoria**

A mis padres y mi familia que me han apoyado y acompañado a pesar de la distancia.

A Roman...

# Índice

Resumen .....	1
Abstract .....	3
Introducción General .....	5
¿Exclusión competitiva en acción? Un análisis de las causas del escaso reclutamiento de <i>Neobuxbaumia macrocephala</i> en un contexto multiespecífico. .	14
Introducción .....	15
Materiales y Métodos .....	19
Área de estudio.....	19
<i>Neobuxbaumia macrocephala</i> .....	19
FENOLOGIA.....	20
ETAPA PRE-DISPERSIÓN .....	21
<i>Polinización, hibridación y depredación</i> .....	21
<i>Competencia por polinización entre N. macrocephala y N. mezcalaensis</i> .....	24
ETAPA DE DISPERSIÓN .....	25
ETAPA POST-DISPERSIÓN .....	27
<i>Depredación post-dispersión</i> .....	27
<i>Germinación y establecimiento</i> .....	28
<i>Competencia por sitios de establecimiento</i> .....	30
ANÁLISIS.....	32
Resultados .....	34
FENOLOGÍA.....	34
ETAPA PRE-DISPERSIÓN .....	36
<i>Polinización, hibridación y depredación</i> .....	36
<i>Germinación</i> .....	36
<i>Competencia por polinizadores entre N. macrocephala y N. mezcalaensis</i> ...	38
ETAPA DE DISPERSIÓN .....	39
ETAPA POST-DISPERSIÓN .....	42
<i>Depredación post-dispersión</i> .....	42
<i>Germinación y establecimiento</i> .....	43
<i>Competencia por sitios de establecimiento</i> .....	45
<i>Limitación en el reclutamiento</i> .....	46
Discusión.....	46
ETAPA PRE-DISPERSIÓN .....	47
ETAPA DE DISPERSIÓN .....	54
ETAPA POST-DISPERSIÓN .....	59
<i>Limitación en el reclutamiento</i> .....	65
Figuras .....	67
Tablas .....	76
Literatura citada.....	78
Discusión general y conclusiones .....	96
Bibliografía .....	98

## Resumen

La limitación en el reclutamiento de una planta puede deberse a fallas en alguna de las etapas del ciclo reproductivo, incluyendo las etapas pre-dispersión, dispersión y post-dispersión. *Neobuxbaumia macrocephala* es un cactus columnar con tasas de reclutamiento muy baja en San Juan Raya, dentro del valle de Tehuacán, Puebla. Su especie hermana, *N. mezcalaensis* presenta densidades diez veces más altas que *N. macrocephala*, la cual presenta muy bajas tasas de reclutamiento cuando está en simpatria con su especie hermana. Las dos especies mencionadas florecen y fructifican simultáneamente y tienen similares periodos de antesis, polinizadores, dispersores y probablemente sitios de reclutamiento. La teoría predice que dos especies en tales condiciones deben competir, lo cual explicaría las diferencias en densidades y niveles de reclutamiento. En este estudio se buscó identificar y cuantificar las etapas críticas involucradas en la limitación del reclutamiento de *N. macrocephala*, y específicamente evaluar, 1) las etapas críticas durante la reproducción sexual, 2) cómo la interacción con *N. mezcalaensis* afecta el patrón final de reclutamiento, y 3) cómo el reclutamiento está influenciado por las interacciones positivas (polinización y dispersión de semillas) y negativas (competencia y depredación). Se encontró evidencia de limitación en la producción de semillas debida a limitación por polinización, hibridación y alta pérdida de semillas debida a depredación pre-dispersión (47%). También se encontró evidencia de limitación en la dispersión de semillas. Aunque la remoción de semillas fue alta (83%), la mayoría de las semillas fueron depredadas (45%) en lugar de ser dispersadas. Los murciélagos que han sido reportados como los dispersores más efectivos para

*N. tetetzo* y *N. mezcalaensis*, removieron muy pocas semillas de *N. macrocephala* siendo la remoción efectiva de semillas muy baja. La depredación de semillas post-dispersión fue muy alta, pues aproximadamente el 95% de las semillas que llegaron al suelo fueron depredadas. En comparación con *N. mezcalaensis*, muy pocas semillas de *N. macrocephala* llegaron a los microhábitats que presentan las condiciones adecuadas para el establecimiento. Los experimentos de adición de semillas demostraron que el reclutamiento también está limitado por la cantidad de semillas que llegan al suelo. Adicionalmente, se encontró que la probabilidad de germinación en campo es mucho menor (15%) con respecto a las condiciones de laboratorio (99%), lo que también sugiere limitación en el establecimiento. Todos estos procesos en conjunto determinan el bajo reclutamiento observado, con una probabilidad estimada de 0.000052 de que una semilla llegue a ser un plántula de un año. El bajo reclutamiento observado en esta población de *N. macrocephala* parece ser una consecuencia de limitaciones en las interacciones positivas y el efecto de las interacciones negativas. Estos resultados sugieren que en la etapa post-dispersión ocurren los procesos más importantes que limitan el reclutamiento de esta especie. Sin embargo, hay varias etapas críticas a lo largo del periodo reproductivo. La baja probabilidad de polinización legítima, la baja remoción de semillas por dispersores efectivos y la baja llegada de semillas a los sitios adecuados para el establecimiento sugieren competencia entre *N. macrocephala* y *N. mezcalaensis*. Sin embargo, se requieren datos adicionales para probar este patrón a una mayor escala espacial y temporal.

## **Abstract**

Limitations in recruitment of plants may be due to failures in different stages of their reproductive cycle, including pre-dispersal, dispersal and post-dispersal stages.

*Neobuxbaumia macrocephala* is a branched columnar cactus having low recruitment rates. Its sister species, *N. mezcalaensis*, occurs at a density 10 times higher than that of *N. macrocephala*, which has very low recruitment especially where the two species occur in sympatry. Both species flower and fruit simultaneously, have similar anthesis periods, and share pollinators, seed dispersers, and probably recruitment sites. Theory predicts that two species in these conditions should experience competition, which may explain the different densities and recruitment levels described for the species mentioned here. This study aimed at identifying the critical stages involved in recruitment limitation of *N. macrocephala*. Specifically, to evaluate 1) the critical stage in its sexual reproduction, 2) how the interaction with *N. mezcalaensis* affects the final recruitment pattern, and 3) how recruitment limitation is influenced by positive (pollination and seed dispersal) and negative (competition and seed predation) interactions. Over two years we monitored the complete reproductive cycle of one *N. macrocephala* population. We found evidence of seed limitation based on pollination limitation and high seed loss due to pre-dispersal seed predation (47%). Hybridization with its sister species reduced the fruit set by 24%. We also found evidence of seed dispersal limitation. Although seed removal is high (83%), most removed seeds are predated rather than dispersed (45%). Bats have been reported as the most effective seed dispersers for *N. tetetzo* y *N. mezcalaensis*. However, seeds of *N. macrocephala* are poorly removed by bats and effective seed removal is low. Post-dispersal seed predation was also high, being

predated nearly 95% of dispersed seeds that reached the ground. Compared to *N. mezcalensis*, very few seeds of *N. macrocephala* reached microhabitats having suitable conditions for establishment. Seed supplementation experiments also demonstrated the occurrence of seed limitation. In addition, we found a lower germination probability in field (15%) compared to that of laboratory conditions (99%), suggesting establishment limitation as well.

All these processes appear to act together to determine the low recruitment observed in nature, resulting in an estimated probability that an individual seed becomes a sapling of 0.0000052. The low recruitment observed in this population of *N. macrocephala* appears to be a consequence of both limitations in positive interactions and the effect of negative interactions. These results show that the post-dispersal seed stage was the most important limiting processes in *N. macrocephala* recruitment. However, there is no single critical stage involved, but several critical stages throughout the reproductive cycle. The low chance of legitimate pollination, the poor seed removal by effective dispersers, and the low seed arrival to suitable places suggest competition with its sister species. However, additional data are required to test this at a larger temporal scale and other populations.

## Introducción General

La conjunción de especies y su mantenimiento en las comunidades vegetales depende tanto del filtro ambiental impuesto por el ambiente físico como también por las interacciones ecológicas positivas y negativas (Roughgarden y Diamond 1986, Diamond 1975, Webb et al. 2002, Ackerly 2003, Sargent y Ackerly 2008). Estas interacciones ocurren de manera concomitante durante las diferentes fases del ciclo reproductivo que incluyen la formación de semillas (polinización), su diseminación por medios bióticos (dispersión de semillas) y su establecimiento (Stebbins, 1970). Tradicionalmente el estudio de estas interrelaciones interespecíficas ha sido analizado considerando conjuntos muy limitados de especies (Bruno et al. 2003, Valiente-Banuet y Verdú 2008), por lo que ha sido común aislar a la especie focal de su entorno comunitario en donde terceras especies pueden modificar el signo y el resultado de las interacciones. Debido a ello, la ocurrencia de interacciones indirectas en el contexto de la polinización, dispersión, o depredación han sido pobremente consideradas para explicar el estado demográfico de las especies (Ashman et al. 2004, Knight et al. 2005, Valiente-Banuet et al. 2006, Sargent y Ackerly 2008). Sin embargo, si se pretende entender la persistencia y la abundancia de una especie dentro de una comunidad es necesario tener un enfoque multiespecífico (Strauss e Irwin 2004, Valiente-Banuet et al. 2008), considerando que el conjunto de interacciones que una especie establece en su entorno comunitario es fundamental para entender los patrones observados (Strauss e Irwin 2004, Sargent y Ackerly 2008, Valiente-Banuet et al. 2008). Hasta la fecha, son pocos los estudios que han evaluado simultáneamente todas las etapas secuenciales del ciclo reproductivo de una

especie determinando sus consecuencias en el contexto de las especies con las que coexiste (Godínez-Álvarez et al. 2002, Godínez-Alvarez y Valiente-Banuet 2004, Traveset et al. 2003, Rey et al. 2000).

Para que una especie pueda persistir dentro de una comunidad es necesario que reclute nuevos individuos, de tal manera que por lo menos cada individuo adulto deje un reemplazo de sí mismo. La falta de reclutamiento puede causar la disminución de una especie y ello puede estar relacionado con procesos estocásticos demográficos, fallas en alguna de las etapas del ciclo reproductivo (Hurtt y Pacala 1995, Nathan y Muller-Landau 2000), o cambios ambientales sistemáticos que vuelven el hábitat inadecuado (Eriksson y Ehrlen 1992, Godínez-Álvarez y Jordano 2007).

En el caso de los cactus columnares las diferentes etapas del ciclo reproductivo involucran una serie de interacciones bióticas como polinización, depredación y dispersión de semillas y facilitación para el establecimiento de nuevos individuos (Stebbins 1970, McAuliffe 1984a, Valiente-Banuet et al. 1991a, 1991b, 1997a, 1996, 1997a, b, Fleming y Sosa 1994, Godínez-Álvarez et al. 1999, 2002, Godínez-Alvarez y Valiente-Banuet 2004), que son decisivas en el mantenimiento de las poblaciones (McAuliffe 1984a, Valiente-Banuet et al. 1991a,b, 1996, 1997a, 1997b). Una limitación en el reclutamiento puede ser el resultado tanto de fallas en las interacciones positivas como del efecto directo de las interacciones negativas como competencia y depredación (Godínez-Álvarez et al. 1999, Traveset et al. 2003). Por ejemplo, la dispersión de semillas es una etapa crítica del ciclo de vida de los cactus columnares y que tiene una fuerte influencia en la dinámica poblacional de especies como *Nebuxbaumia macrocephala* (Weber) Dawson

(Godínez-Álvarez y Valiente-Banuet 2004), *Nebuxbaumia tetetzo* (Coulter) Backeberg (Godínez-Álvarez et al. 1999, 2002) *Carnegiea gigantea* (Engelm.) Britt. & Rose (Steenbergh y Lowe 1969) y *Pachycereus pringlei* (S. Watson) Britt. & Rose (Silva-Pereyra 1996).

Algunas especies que habitan en zonas áridas, particularmente las más longevas, presentan ciclos poblacionales caracterizados por picos (periodos en los que ocurren reclutamientos masivos) y depresiones (periodos en los que hay pocos o ningún reclutamiento) de reclutamiento que forman parte de la dinámica natural de sus poblaciones (Drezner y Lazarus 2008). Sin embargo, cuando esta dinámica no se refleja en las tablas de vida estáticas y se tienen estructuras poblacionales sesgadas a los estados adultos, la falta de reclutamiento puede estar relacionada con limitaciones en el ciclo reproductivo. Estas limitaciones pueden estar dadas por varios mecanismos que actúan en durante la etapa pre-dispersión, la dispersión de semillas y/o la etapa post-dispersión (Clark et al. 1998, 1999, Schupp et al 2002, Jordano & Godoy 2002). Todos estos procesos están determinados por factores ambientales pero también por el contexto biótico de las especies con que interactúan, incluyendo la presencia o no de especies cercanas que pueden potencialmente limitar el mantenimiento y la expansión de una población (Janzen 1971, Breedlove y Ehrlich 1972, Harper 1977, Herrera 1981, Luda 1982a, Louda et al. 1990, Willson 1983, Ashman et al. 2004, Ehrlén y Eriksson 2000, Schupp et al. 2002, Rey y Alcántara 2000, Sargent y Ackerly 2008)

En la etapa pre-dispersión puede haber limitaciones determinadas por las interacciones bióticas cuando hay una limitación de semillas como resultado de la depredación de semillas antes de la dispersión o limitaciones en la polinización

(Janzen 1971, Harper 1977, Waser 1978b, Louda et al. 1990, Ashman et al. 2004). La primera porque puede restringir la fecundidad de plantas individuales y poblaciones al disminuir el número de semillas que alcanzan sitios potenciales para la germinación (Harper 1977). La segunda porque puede resultar en una baja producción de semillas (Knight et al. 2005) ya sea debido a una escasa disponibilidad de polen, a una baja abundancia de polinizadores o a su poca efectividad, a transferencia de polen heteroespecífico o a una baja densidad o distribución muy espaciada de las plantas adultas (Levin y Anderson 1970, Waser 1978a, b, Morgan 1999, Agren 1996, Kunin 1997, Bosch y Waser 2001).

Sin embargo, para especies que florecen simultáneamente y comparten polinizadores, una de las causas de la limitación puede ser la competencia por servicios de polinización, que implica la reducción en la frecuencia de visitas de los polinizadores (explotación; Zimmerman 1980, Gross y Werner 1983, Waser y Price 1982, Rathcke 1983, Campbell y Motten 1985) o el movimiento interespecífico de polen o interferencia (Levin 1972, Waser 1978 a, b, Campbell y Motten 1985, Campbell 1985, Brown y Mitchell 2001, Caruso y Alfaro 2000, Randall y Hilu 1990, Bell et al. 2005).

Las limitaciones en la etapa de dispersión ocurren cuando la dispersión de semillas es insuficiente para saturar todos los microhabitats adecuados para el establecimiento (Clark et al. 1998, Ehrlén y Eriksson 2000, Schupp et al. 2002) y es probablemente el mayor efecto demográfico que la actividad de los frugívoros puede tener sobre las poblaciones de plantas (Ehrlén y Eriksson 2000, Schupp et al. 2002). Una limitación puede ocurrir como resultado directo de los bajos niveles de remoción, el tratamiento de las semillas en su paso por el tracto digestivo de

los frugívoros o de los patrones de deposición de las semillas (Fleming y Sosa 1994, Jordano y Godoy 2002). El contexto de la población y la comunidad en el que las interacciones ocurren tiene consecuencias importantes para la dispersión (Schupp et al. 2007) ya que la frugivoría como la dispersión son altamente contingentes sobre el contexto y relativos a la ubicación de otros individuos o especies que también estén fructificando (Saracco et al. 2004, 2005, Carlo 2005, Carlo et 2007, Carlo y Morales 2008). Esto puede tener una mayor importancia cuando se trata de especies emparentadas filogenéticamente las cuales suelen ser similares en muchos de sus rasgos reproductivos. Por lo tanto, cuando los frugívoros son compartidos sus preferencias por especies de plantas particulares puede acentuar asimetrías en la dispersión *per capita* de semillas en plantas (Carlo et al. 2003). Estas preferencias pueden promover limitaciones en la dispersión entre individuos o especies fructificando simultáneamente (Carlo et al. 2007).

En la etapa post-dispersión las limitaciones también pueden estar enmarcadas en el contexto de las interacciones cuando es el ambiente biótico el que determina la limitación independientemente del número de semillas que lleguen a un sitio. Entre las interacciones que intervienen en esta etapa del ciclo reproductivo están la depredación de semillas post-dispersión, la competencia, la facilitación y la acción de patógenos, entre otras (Clark et al. 1998, 1999, Loiselle et al. 1990, Turner et al. 1966, McAuliffe 1988, Godínez-Álvarez et al. 1999, 2002, Pausas et al. 2006, Jordano y Schupp en prep.). Por ejemplo, la germinación de las semillas puede ser inhibida o reducida por el efecto competitivo de semillas de otras especies o de plantas adultas (Muller 1969, Loiselle 1990). También la

disponibilidad de plantas nodrizas puede ser un limitante para el crecimiento poblacional en especies que requieren de facilitación (Turner et al. 1966, McAuliffe 1988, Godínez-Álvarez et al. 1999, Pausas et al. 2006, Drezner y Lazarus 2008). El efecto de estas interacciones en el contexto de la coexistencia con especies cercanas puede variar de un microhábitat a otro determinando diferentes condiciones para la supervivencia de las semillas y la germinación y la supervivencia de las plántulas.

De hecho, en la última década se ha usado el argumento de la cercanía filogenética de especies y la conservación de rasgos funcionales a través del tiempo evolutivo para retomar las reglas de ensamblaje a nivel de comunidad (Webb et al. 2002, Cavender-Bares et al. 2004, Slingsby y Verboom 2006). Una de estas reglas, la de exclusión competitiva, asume que las especies cercanas que mantienen un gran número de rasgos funcionales comunes no pueden coexistir; de tal forma que los parientes que mejor se apropien de los recursos o que interfieran en la apropiación de los mismos excluirán competitivamente a las otras especies, generando patrones de repulsión filogenética dentro de las comunidades (Webb et al. 2002). Este planteamiento tiene una larga tradición que inicia con Darwin (1859), quien argumentó acerca de la existencia de una íntima relación entre la cercanía taxonómica y la competencia dentro de la comunidad. En este sentido Darwin planteó que la competencia sería más intensa entre especies emparentadas ya que éstas tienden a mantener similitudes morfológicas, fisiológicas, conductuales y/o ecológicas (Ricklefs 1993). Sin embargo, y a pesar de su aceptación universal, el entendimiento de los mecanismos de exclusión

competitiva no han sido suficientemente explorados en la literatura ecológica en el contexto de la biología reproductiva de las especies.

En el Valle de Tehuacan-Cuicatlán, uno de los centros de diversidad más importantes de cactus columnares (Valiente-Banuet et al. 2002), coexisten tres especies del género *Neobuxbaumia*. *N. tetetzo* ocupa ambientes a altitudes no mayores de los 1600 m, *N. macrocephala*, como la anterior, es endémica del Valle, presenta una distribución restringida con poblaciones pequeñas (Dávila et al. 2002, Esparza-Olguín et al. 2002, Godínez-Álvarez & Valiente-Banuet 2004) y una escasa regeneración natural en presencia de su especie hermana *Neobuxbaumia mezcalaensis* (Godínez-Álvarez y Valiente-Banuet 2004), que tiene una distribución más amplia en México. Sin embargo, en poblaciones aisladas en donde no coexiste con su especie hermana muestra una mayor regeneración natural (Esparza-Olguín 1998). Las dos especies florecen y fructifican simultáneamente y comparten las mismas especies de murciélagos nectarívoros como los polinizadores más eficientes (Rojas-Martínez 1996, Valiente-Banuet et al. 1997, Godínez-Álvarez & Valiente-Banuet 2004). Sus frutos presentan dehiscencia nocturna y exponen una pulpa de color y olor similar a las flores, por lo cual también podrían estar compartiendo a los mismos dispersores. Al tratarse de especies hermanas, en este trabajo hipotetizamos que la condición demográfica de baja regeneración de *N. macrocephala* podría ser resultado de competencia en diferentes etapas del ciclo reproductivo de la especie.

Estas dos especies, además de competir, llegan a hibridarse (Alejos 2006). Y ambos procesos en conjunto suelen tener efectos asimétricos sobre la fecundidad y demografía de las especies que interactúan (Lawton y Hassell 1981) y dependen

fuertemente de la frecuencia (densidad) de los taxa involucrados (Levin et al. 1996). En las especies con poblaciones naturales pequeñas, como es el caso de *N. macrocephala*, los efectos generalmente son deletéreos, mientras que en las especies más abundantes los efectos son menos marcados (Levin et al. 1996). De hecho, la competencia entre especies congénicas más abundantes e híbridos puede llevar a la exclusión de los taxa más raros (Ellstrand y Elam 1993, Huxel 1999, Wolf et al. 2001, Buerkle et al. 2003). En un estudio previo Alejos (2006) evaluó la hibridación entre las tres especies y encontró evidencias de hibridación únicamente entre *N. macrocephala* y *N. mezcalaensis* sin indicios de aislamiento genético o estructura entre las dos especies y los híbridos. Esta misma autora sugiere que la formación de híbridos debe ser baja y sugiere a *N. mezcalaensis* como la línea materna. Además, reconoce que *N. macrocephala* podría llegar a ser excluida por introgresión.

Así mismo, un análisis demográfico de *N. macrocephala* con matrices de proyección poblacional tipo Lefkovitch encontró que un incremento en diez veces de la fecundidad resultaría en valores de  $\lambda$  superiores a la unidad, sugiriendo limitaciones en la etapa de la reproducción (Esparza-Holguín et al. 2002). De acuerdo con lo anteriormente expuesto, esta tesis se diseñó para analizar las posibles causas de la baja regeneración de *N. macrocephala* explorando si su escasa regeneración natural está relacionada con una limitación a lo largo de las etapas del proceso reproductivo (i.e. polinización, dispersión de semillas y establecimiento) mediadas por la competencia con *N. mezcalaensis*. Se evalúa además de manera experimental si hay hibridación entre las dos especies y se discute acerca del posible efecto de la misma. El estudio se enfocó en responder

tres preguntas: 1) ¿Cuál es la pérdida de potencial reproductivo en cada una de las etapas de la reproducción?, 2) ¿Cómo interactúan los procesos que operan en las diferentes etapas para afectar finalmente los patrones de reclutamiento?, y 3) ¿Que tan importantes son las interacciones mutualistas (con polinizadores, dispersores de semillas, facilitación) y antagonistas (depredadores de semillas y competidores) en la limitación del reclutamiento de *N. macrocephala*?

Los resultados se presentan bajo el formato de un artículo que se enviará a la revista *Ecological Monographs* y en el que se sintetiza información sobre las causas del escaso reclutamiento de nuevos individuos de *N. macrocephala*, con el objeto de fundamentar los mecanismos de la exclusión competitiva entre estas dos especies hermanas en el Valle de Tehuacán.

**¿Exclusión competitiva en acción? Un análisis de las causas del escaso reclutamiento de *Neobuxbaumia macrocephala* en un contexto multiespecífico.**

**Margarita M. Rios y Alfonso Valiente-Banuet**

Laboratorio de Ecología de Comunidades, Departamento de Ecología de la Biodiversidad, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México

A.P. 70-275, C.P. 04510, México D.F.

[gmargaritarios@gmail.com](mailto:gmargaritarios@gmail.com)

## Introducción

En la última década, los ecólogos han considerado la cercanía filogenética de especies y la conservación de rasgos funcionales a través del tiempo evolutivo como elementos clave para inferir las reglas de ensamblaje de las comunidades (Webb et al. 2002, Cavender-Bares et al. 2004, Slingsby y Verboom 2006). Así, al comparar el grado de parentesco filogenético entre los miembros de una comunidad con el de un conjunto regional de especies, se han podido dilucidar los procesos de organización comunitaria (Diamond 1975, Bowers y Brown 1982, Brown et al. 2002). Ya Darwin (1859), había discutido la conexión entre la relación taxonómica y la competencia, indicando que ésta sería más intensa entre especies estrechamente relacionadas, ya que tales especies tienden a mantener similitudes morfológicas, fisiológicas, conductuales y/o ecológicas (Ricklefs 1993). Desde el planteamiento de Darwin, la regla de ensamblaje dada por exclusión competitiva asume que las especies cercanas que mantienen un gran número de rasgos funcionales comunes no pueden coexistir. Las especies que mejor se apropien de los recursos o que interfieran en la apropiación de los mismos, excluirán competitivamente a sus parientes, generando patrones de repulsión filogenética dentro de las comunidades (Webb et al. 2002).

Aunque la exclusión competitiva ha sido un concepto ampliamente aceptado en la literatura ecológica, hasta la fecha son pocos los trabajos que integrando diferentes fases del ciclo de vida han documentado los mecanismos específicos del proceso. Algunos estudios han mostrado que tales mecanismos pueden operar durante la etapa previa a la dispersión de semillas, si las especies emparentadas florecen sincrónicamente y comparten polinizadores y como resultado existen

limitaciones en la producción de semillas, en su vigor o incluso en su viabilidad. Una de las causas de tal limitación puede ser la competencia por servicios de polinización, que implica la reducción en la frecuencia de visitas de los polinizadores (competencia por explotación; Zimmerman 1980, Gross y Werner 1983, Waser 1982, Ratchcke 1983, Campbell y Motten 1985, Sargent y Ackerly 2008). Otra causa puede ser el movimiento interespecífico de polen que reduce el *fruit set*, el *seed set* o que genera híbridos con baja adecuación (competencia por interferencia; Levin 1972, Waser 1978 a, b, Campbell y Motten 1985, Campbell 1985, Brown y Mitchell 2001, Caruso y Alfaro 2000, Randall y Hilu 1990, Bell et al. 2005).

Las limitaciones en la etapa de dispersión de semillas ocurren cuando ésta es insuficiente para saturar todos los microhabitats adecuados para el establecimiento (*seed limitation*; Clark et al. 1998, Ehrlén y Eriksson 2000, Schupp et al. 2002), ya que la dispersión puede ser, como en el caso de la polinización, altamente dependiente de la ubicación y de la oferta de recursos de las demás especies (Saracco et al. 2004, 2005, Carlo 2005, Carlo y Morales 2008, Carlo et al. 2007). Por lo tanto, cuando los frugívoros son compartidos sus preferencias por especies de plantas particulares pueden determinar o acentuar asimetrías en la dispersión de sus semillas *per capita* (Carlo et al. 2003).

En la etapa post-dispersión las limitaciones también pueden estar enmarcadas en el contexto de las interacciones planta-planta (entre especies de plantas) independientemente del número de semillas que lleguen a un sitio. Así, la germinación de las semillas puede ser inhibida o reducida por el efecto competitivo de semillas de otras especies o de plantas adultas (Muller 1969, Loiselle 1990).

También la disponibilidad de plantas nodriza puede ser una limitante para el crecimiento poblacional en especies que requieren de facilitación (Turner et al. 1969, McAuliffe 1988, Godínez-Álvarez et al. 1999, Pausas et al. 2006, Drezner y Lazarus 2008).

En este estudio se fundamenta el proceso de exclusión competitiva entre dos especies de cactus columnares, *Neobuxbaumia mezcalaensis* y *N. macrocephala* en el Valle de Tehuacán, uno de los centros de diversidad más importantes de cactus columnares (Valiente-Banuet 2002). *N. macrocephala* es una especie endémica a la región que presenta una distribución restringida con poblaciones pequeñas (Dávila et al. 2002, Esparza-Olguín et al. 2002, Godínez-Álvarez & Valiente-Banuet 2004) y una escasa regeneración natural en presencia de su especie hermana *Neobuxbaumia mezcalaensis* (Godínez-Álvarez & Valiente-Banuet 2004). Sin embargo, en poblaciones aisladas en donde no coexiste con su especie hermana muestra una mayor regeneración natural, al menos en las últimas décadas (Esparza-Olguín 1998). Las dos especies florecen y fructifican simultáneamente y comparten especies de murciélagos nectarívoros como los polinizadores más eficientes (Rojas-Martínez 1996, Godínez-Álvarez & Valiente-Banuet 2004). Sus frutos presentan dehiscencia nocturna y exponen una pulpa de color y olor similar a las flores, por lo cual también podrían estar compartiendo las mismas especies de dispersores de semillas. Debido a la diferencia en densidad de ambas especies (200 ind/ha para *N. macrocephala* y 1600 ind/ha para *N. mezcalaensis*; Godínez-Alvarez y Valiente-Banuet 2004), la oferta floral y de frutos tanto para polinizadores como dispersores de semillas difiere significativamente. Consecuentemente, se hipotetizó que el proceso competitivo podría estar

ocurriendo y que la baja regeneración de *N. macrocephala* en las áreas en coexiste con *N. mezcalaensis* podría ser el resultado de la competencia a través de diferentes etapas del ciclo reproductivo de la especie. La competencia por polinización podría redundar en una baja producción de semillas, la ocurrencia de cruza no legítimas, o en hibridación con su especie hermana. La competencia por dispersores podría determinar una baja remoción de semillas por los dispersores más efectivos y una escasa lluvia de semillas. Las dos especies requieren de la facilitación de especies perennes para su establecimiento, que puede llegar a ser un recurso limitante en los sistemas áridos. Por esta razón, también podría haber competencia durante la etapa de establecimiento.

El estudio se enfocó en responder tres preguntas centrales: 1) ¿Cuál es la pérdida de potencial reproductivo en cada una de las etapas de la reproducción?, 2) ¿Cuál es el efecto integral de los procesos que operan en las diferentes etapas sobre el patrón de reclutamiento? 3) ¿Qué tan importantes son las interacciones mutualistas (con polinizadores, dispersores de semillas, facilitación) y antagonistas (depredadores de semillas y competidores) en la limitación del reclutamiento de *N. macrocephala*?

## **Materiales y Métodos**

### **Área de estudio**

El estudio se llevó a cabo en el Valle de Zapotitlán Salinas, en el estado de Puebla, México (18°20' N, 97°28' W) (Valiente-Banuet et al. 1997a). El clima de la región es semi-árido, con una temperatura promedio anual de 21°C (García 1973, Valiente-Banuet et al. 1997) y una precipitación anual de aproximadamente 380 mm con lluvias de verano (85%). Los suelos son calcáreos, poco profundos y rocosos. La vegetación está dominada principalmente por cactus columnares, cactus globosos y arbustos áridos tropicales (Rzedowski 1978, Dávila et al. 2002). El estudio se llevó a cabo entre marzo del 2007 y agosto del 2008.

### ***Neobuxbaumia macrocephala***

Es un cactus columnar ramificado endémico de la parte oeste del valle del Tehuacán en México (Dávila et al. 2002, Godínez-Álvarez & Valiente-Banuet 2004) y restringido entre los 1700 y 1800 m de altitud (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada 1991). Sus poblaciones están distribuidas principalmente en parches con bajas densidades (200 ind/ha, Valiente-Banuet et al. 1997). Las estructuras reproductivas se encuentran únicamente en la punta de las ramas. Produce flores de un solo día entre la temporada seca y el inicio de la temporada de lluvias (Rojas-Martínez 1996). La maduración de los frutos ocurre entre abril y agosto (Rojas-Martínez 1996). Los principales polinizadores son los *murciélagos* *Choeronycteris mexicana*, *Leptonycteris curasoae* y *Leptonycteris nivalis*. Estas mismas especies consumen la pulpa y las semillas de los frutos, actuando probablemente como dispersores de semillas (Valiente-Banuet et al. 1997). El

establecimiento de plántulas ocurre únicamente bajo el dosel de especies de árboles y arbustos como *Pseudosmodium multifolium* Rose, *Lippia graveolens* Knuth, *Gochnathia hypoleuca* (DC.) A. Gray y *Aeschynomene compacta* Rose (Esparza-Holguín et al. 2002, Godínez-Álvarez y Valiente-Banuet 2004).

Su especie hermana, *N. mezcalaensis*, presenta un reclutamiento mucho mayor (Castillo y Valiente-Banuet en prep.). Las flores de ambas especies son muy similares en cuanto a su forma y tamaño (longitud total  $52.44 \pm 4.80$  en *N. macrocephala* vs.  $54.35 \pm 3.93$  en *N. mezcalaensis*, diámetro:  $14.98 \pm 1.05$  vs.  $20.51 \pm 1.74$ , amplitud de la banda de anteras:  $17.16 \pm 4.12$  Vs.  $17.32 \pm 6.08$ ), sin embargo, la posición de las estructuras reproductivas si difiere ya que en *N. mezcalaensis* se encuentran a través de toda la columna. Sus frutos tienen dehiscencia nocturna y son removidos principalmente por murciélagos, que son los dispersores más efectivos (Castillo y Valiente-Banuet en prep.). El reclutamiento de esta especie ocurre principalmente en microhábitats dominados por *Mimosa lacerata* Rose, *P. multifolium* y *L. graveolens* (Castillo y Valiente-Banuet en prep.).

## **FENOLOGIA**

Para establecer la amplitud del periodo de floración y de fructificación de las dos especies, así como su traslape se hizo un seguimiento fenológico de los individuos de *N. macrocephala* y *N. mezcalaensis* a lo largo de seis transectos de 50 x 4 m durante la temporada de reproducción de dos años consecutivos (2007-2008). A cada individuo se le contó el número de flores y frutos producidos y el número de flores y frutos abiertos por noche en diferentes momentos de la temporada de reproducción. Durante el primer año se llevaron a cabo cinco visitas

de diferente duración, durante las cuales se hicieron experimentos de polinización (ver abajo) y el seguimiento fenológico en los transectos. En el segundo año se continuó el seguimiento fenológico en los transectos y adicionalmente se marcaron 95 individuos focales de *N. macrocephala*, a los cuales se les cuantificó el número total de flores producidas y el número de flores abiertas por noche en siete fechas del periodo de floración. La constancia de la floración durante los cuatro meses fue evaluada considerando el número de flores abiertas por noche por transecto y en número de individuos focales floreciendo.

## **ETAPA PRE-DISPERSIÓN**

### ***Polinización, hibridación y depredación***

Se evaluó la limitación por polinización y la hibridación con *N. mezcalaensis* a través de experimentos de polinización. Se llevaron a cabo cuatro tratamientos de polinización: natural o control (N), manual conespecífica (MC), manual heteroespecífica (MH) y manual heteroespecífica-conespecífica (MH-C). Los tres tratamientos de polinización manual fueron distribuidos al azar en 120 flores (40 de cada tipo) de 53 individuos diferentes. Para los experimentos se usaron flores recién abiertas previamente embolsadas y las polinizaciones manuales se hicieron frotando directamente las anteras de flores de diferentes individuos sobre los estigmas. En el tratamiento MC se adicionó polen de *N. macrocephala*, en el MH se adicionó polen de *N. mezcalaensis* y en el tratamiento MH-C se adicionó primero el polen de *N. mezcalaensis* y posteriormente el de *N. macrocephala*. El control consistió flores que fueron expuestas a la polinización libre, tanto de polinizadores diurnos como de nocturnos. Las flores de todos los tratamientos

fueron embolsadas y los frutos resultantes se colectaron a las cuatro o cinco semanas.

La variable de respuesta para los experimentos fue el *fruit set* (tasa de fructificación) con una distribución binomial (produjo-no produjo fruto). La magnitud de la limitación por polen fue evaluada comparando el *fruit set* de flores control con el de flores polinizadas manualmente (Bierzzychudeck 1971, Ashman et al. 2004, Knight et al. 2005). El *seed set* (número de semillas/número de óvulos) no pudo ser usado como medida del éxito de polinización debido a la alta incidencia de los depredadores de semillas pre-dispersión, que no permitieron hacer una cuantificación exacta del número de semillas por fruto. Se calculó el *seed set* a partir del promedio del número de semillas de 20 frutos polinizados naturalmente y sin depredación (1 fruto de 20 diferentes individuos) y el promedio de número de óvulos en 15 flores de diferentes individuos. Adicionalmente, se evaluaron diferencias en la fecundidad individual a partir del *fruit set* de tres flores sometidas a polinización en diferentes momentos de la floración en el mismo individuo, para 30 individuos diferentes.

Las semillas de frutos obtenidas a partir de tres de los tratamientos de polinización (N, MC, MH) se usaron para evaluar la viabilidad y el vigor de las semillas a través de experimentos de germinación y la supervivencia temprana de plántulas. Las semillas fueron esterilizadas con hipoclorito de sodio al 5% durante cinco minutos (Godínez-Álvarez y Valiente-Banuet 1998) y posteriormente fueron sembradas sobre una mezcla de sustrato volcánico y turba (3:1). El experimento tuvo un factor fijo (tratamiento de polinización) y un factor aleatorio (individuo). Se establecieron cuatro réplicas de cinco frutos diferentes (individuos) para los tres

tratamientos de polinización, cada una con 12 semillas. La germinación y el crecimiento de las plántulas fueron en condiciones de cámara de germinación bajo condiciones de laboratorio (LAB-LINE® Biotronette a 25°C y 7 h oscuridad). Durante el primer mes los experimentos fueron regados con agua destilada cada dos semanas y en los meses posteriores se regó una vez al mes con agua corriente. Para cada réplica se calculó el porcentaje de germinación (número de semillas germinadas/número de semillas sembradas), la velocidad de germinación (número de días promedio que tardaron en germinar las 12 semillas) y el porcentaje de supervivencia a los seis meses después de la siembra.

También se evaluó la depredación de semillas previa a la dispersión en los frutos obtenidos por polinización natural. Se midió su efecto sobre la fecundidad de *N. macrocephala* cuantificando la pérdida de semillas al comparar el número de semillas de 20 frutos con y sin depredación pre-dispersión. Además, se estimó la frecuencia del ataque de estos depredadores en 50 frutos de diferentes individuos (15) y se evaluó la variación en la incidencia de estos depredadores a nivel individual a partir de tres frutos por planta. También se estimó el número promedio de semillas por fruto, teniendo en cuenta la incidencia de la depredación y su efecto.

### ***Competencia por polinización entre N. macrocephala y N. mezcalaensis***

Para evaluar la competencia por transferencia de polen (interferencia) entre las dos especies, se usaron dos tipos de análisis. Mediante uno de ellos se evaluó la probabilidad de llegada de polen conoespecífico y heteroespecífico usando el modelo sugerido por Levin y Anderson (1970). Este modelo asume que los polinizadores visitan flores de cada especie en proporción a su frecuencia relativa.

Para este caso particular, se asumió que los polinizadores presentan un patrón de forrajeo aleatorio (la probabilidad de seleccionar una u otra especie es la misma), ya que no se cuantificaron las frecuencias de visita a las flores de las dos especies. Mediante el otro análisis se determinó la magnitud de la limitación por polen debido a la transferencia de polen intraespecífico a partir de los resultados de los experimentos de polinización. Las diferencias en el *fruit set* entre los diferentes tratamientos se utilizó como una cuantificación de la pérdida de potencial reproductivo debida a la llegada de polen heteroespecífico.

Adicionalmente, se evaluaron diferencias en la concentración y el volumen de néctar para evaluar las diferencias en la recompensa ofrecida a los polinizadores por las dos especies de cactus. Las medidas fueron tomadas en 20 flores frescas de 20 individuos diferentes que se embolsaron previamente para garantizar que no habían sido visitadas por polinizadores. El volumen se midió con jeringas de 10 ml y las concentraciones de azúcares en el néctar con un refractómetro (Atago N1, Brix 0~32%).

Para evaluar la competencia por explotación en estas dos especies se evaluó el efecto de la floración sobre el *fruit set* de *N. macrocephala*. Se estableció el *fruit set* de flores polinizadas naturalmente en ocho puntos diferentes del periodo de floración (tres el primer año y cinco el segundo año). Paralelamente, para cada punto se cuantificó la proporción de flores abiertas de *N. macrocephala/N. mezcalaensis*, calculando el promedio de dos a tres conteos consecutivos sobre los seis transectos. En todos los casos se sumó 1 a la disponibilidad de flores de las dos especies para tener siempre valores superiores a 0 en el denominador. Se usaron estas dos variables para evaluar la hipótesis nula de que las flores de *N.*

*macrocephala* son visitadas (polinizadas) en proporción a su abundancia relativa (Campbell y Motten 1985). El *fruit set* para cada punto se calculó a partir de 16 a 32 flores, dependiendo de su disponibilidad. Los ocho puntos de muestreo fueron separados al menos por 15 días para garantizar la independencia de la respuesta de los polinizadores al cambio en la oferta de flores. Las flores fueron embolsadas después de ser polinizadas y los frutos resultantes fueron colectados al madurar.

### **ETAPA DE DISPERSIÓN**

Se hicieron 48 horas de observaciones focales diurnas (0630 a 1000 h), 24 horas de observación nocturna (2300 a 0200 h) y 3 horas de filmación nocturna, durante las cuales se registraron la frecuencia de visitas de remoción, la duración de las visitas y las especies de frugívoros. Para las observaciones focales se seleccionaron parches de 2 a 3 individuos de *N. macrocephala* con similar número de frutos abiertos (generalmente 2 a 3). Las aves fueron determinadas hasta especie, pero las especies de murciélagos no pudieron ser diferenciados.

Para estimar la cantidad de semillas removidas por aves y por murciélagos se seleccionaran 100 frutos próximos a abrir y se cubrieron con bolsas de tul. Cincuenta frutos fueron dejados para el consumo de aves (se descubrieron a las 0630 h y permanecieron así hasta las 18 30 h cuando fueron colectados), los otros cincuenta frutos fueron expuestos para el consumo de murciélagos (se descubrieron a las 18 30 h y permanecieron así hasta las 06 30 h). Para cada fruto se determinó el porcentaje de remoción, para lo cual se establecieron cinco categorías: 0-24%, 25-49%, 50-74%, 75-99%, 100%. Se calculó el promedio del porcentaje de semillas removidas por cada grupo con base en el punto medio de cada categoría. Adicionalmente 30 frutos fueron expuestos a la remoción nocturna

y diurna para determinar el porcentaje de semillas que remueven en conjunto los dos tipos de dispersores. La proporción de semillas removidas por aves y por murciélagos se ponderó por la proporción de semillas removidas en total por los dos grupos. La proporción de semillas depredadas por aves se estimó multiplicando la proporción de semillas removidas (aves) por la proporción del tiempo de visita de especies depredadoras de semillas (*Carpodacus mexicanus*, *Zenaida asiatica*).

Para estimar la lluvia de semillas y determinar el patrón de dispersión de *N. macrocephala* (*sensu* Nathan y Muller-Landau 2000) en el 2007 se instalaron 180 colectores de semillas de 20 x 20 cm de malla fina. Se establecieron 15 réplicas en 12 microhábitats diferentes definidos con base en la planta con la cobertura dominante así: *N. macrocephala* (Nma), *N. mezcalaensis* (Nme), *Lippia graveolens* (Lg), *Calliandra eriophylla* (Ce), *Echinopteryx eglandulosa* (Ee), *Yucca periculosa* (Yp), *Pseudosmodingium multifolium* (Pm), *Mimosa lacerata* (MI), *Acacia constricta* (Ac), *Gochnatia hypoleuca* (Gh), *Cnidosculus tehuacanensis* (Ct) y espacio abierto (Ea). Las semillas diseminadas por aves fueron separadas de aquellas diseminadas por murciélagos reemplazando los colectores a las 0630 h y a las 1830 h. En cada jornada, el contenido de cada colector fue guardado por separado en bolsas de papel. Las trampas de semillas fueron revisadas durante ocho días y ocho noches consecutivas durante el pico de fructificación en el 2007. Además, se tuvieron en cuenta los datos de lluvia de semillas de dos años anteriores en los que también se establecieron 15 colectores por microhábitat (Nme, Lg, Ce, Ee, Yp, Pm, Ac, MI y Gh). De esta forma, se tuvieron datos de la lluvia de semillas en cada

microhábitat/día en los tres años. En el 2005 se muestrearon ocho días y tres días en el 2006.

En el segundo año (2008) se instalaron trampas de semillas desde el inicio hasta el final de la fructificación en siete microhábitats (ocho réplicas por microhábitat) con base en la planta con la cobertura dominante así: Pm, Lg, Ee, Nma, Nme, Ce y Ea. Sin embargo, estos datos no fueron incluidos en el análisis debido a que la remoción de semillas en las trampas fue muy alta.

## ***ETAPA POST-DISPERSIÓN***

### ***Depredación post-dispersión.***

Se llevaron a cabo experimentos de depredación para evaluar el destino de las semillas después de que son dispersadas y llegan al suelo. En seis microhábitats diferentes (Nma, Nme, Pm, Lg, Ce y Ea) se hicieron experimentos para cuantificar la depredación post-dispersión. En cada microhábitat se enterraron siete cajas de Petri con tierra. En la superficie de cada caja se pusieron 20 semillas y se cuantificó la depredación con base en las semillas removidas al primer, al segundo día y al día 15 después de que se montó el experimento. Las cajas con arena permitieron que la superficie de forrajeo fuera el mismo suelo a la vez que se pudieron controlar las semillas que se entierran debido a la lluvia y el viento.

### ***Germinación y establecimiento***

Se caracterizaron los microhábitats donde se encuentran con mayor frecuencia plántulas y juveniles de *N. macrocephala* a través de una búsqueda intensiva. Esto se hizo durante la temporada de lluvias (Junio-Julio del 2008) para establecer con certeza las plantas encontradas en cada parche, debido a que en esta temporada las plantas tienen hojas y se pueden determinar las especies. Además,

en la zona donde se encontró reclutamiento se hicieron tres transectos de 30 m en los cuales se midió la cobertura de los parches disponibles para regeneración y los parches se caracterizaron con base en la planta con la cobertura dominante. La estimación de la cobertura se hizo a través de la metodología de puntos de contacto (Villalón et al. 1991).

Para evaluar la germinación de las semillas de *N. macrocephala* en diferentes condiciones se establecieron experimentos de germinación con un diseño factorial con el microhábitat (siete niveles) y el establecimiento previo de juveniles de *N. mezcalaensis* (dos niveles) como factores. Los siete microhábitat fueron Pm, Ee, Lg, Yp, Ce, Nma y Ea (control). El otro factor consistió en la presencia-ausencia de juveniles de *N. mezcalaensis* en el parche. En total se hicieron seis réplicas por cada combinación de los niveles de los dos factores, excepto para los tratamientos Nma y Ea con establecimiento previo de *N. mezcalaensis* debido a que esta combinación no se encontró en condiciones naturales. Sobre el suelo se fijaron cilindros de PVC de 20 cm de diámetro y 12 cm de altura con malla metálica en el extremo superior para aislar a los vertebrados depredadores y con una capa de Tanglefoot® para excluir a las hormigas. Las siembras se hicieron directamente en el suelo manteniendo la materia orgánica que había en el área de siembra. Las semillas se sembraron bajo la sombra de plantas nodrizas a una distancia entre 10 y 15 cm del tallo y para el tratamiento de establecimiento previo de *N. mezcalaensis* las siembras se hicieron en parches con juveniles de 5 a 10 cm que estuvieran a un radio inferior a 10 cm. La respuesta germinativa de las semillas fue evaluada en términos de proporción de germinación o capacidad germinativa (proporción de semillas capaces de germinar hasta dos meses después de la

siembra). Se consideró una semilla germinada cuando la radícula emergió. La supervivencia fue evaluada cada dos meses hasta completar un año. El individuo no fue considerado como un factor adicional en ninguno de los experimentos porque previamente en el laboratorio no se encontraron diferencias significativas en la germinación entre semillas de diferentes individuos (ver etapa pre-dispersión). Las semillas usadas para los experimentos se obtuvieron de polinizaciones naturales y se seleccionaron al azar de una mezcla de semillas de nueve individuos diferentes. Para evaluar la germinación en condiciones naturales (sin adición de semillas), en cada microhábitat se instalaron seis exclusiones.

Adicionalmente se establecieron experimentos de germinación en laboratorio con un diseño con el tipo de suelo como único factor con seis niveles (Ce, Ee, Pm, Nmz, Lg y control). El sustrato usado para los experimentos consistió en suelo de menos de 10 cm de profundidad colectado bajo cinco individuos diferentes de cada especie. La muestra colectada de los cinco individuos fue mezclada y homogeneizada antes de la siembra. Como control se usó una mezcla de alícuotas de las diferentes especies esterilizada en una autoclave (Consolidated SSR-3APB) en dos secciones de 30 minutos. Las semillas fueron esterilizadas con hipoclorito de sodio al 5% durante cinco minutos (Godínez-Álvarez y Valiente-Banuet 1998) y posteriormente fueron sembradas sobre una capa de 45 g de suelo en cajas de Petri. Se sembraron ocho réplicas por cada nivel y cada réplica consistió en seis semillas obtenidas de polinizaciones naturales. Las cajas se mantuvieron cerradas y húmedas hasta cuatro días después de la siembra y posteriormente se mantuvieron abiertas y se regaron (20 ml de agua corriente) cada 4 días durante 3 meses. Los experimentos se revisaron todos los días

durante los 10 días siguientes a la siembra. La respuesta germinativa de las semillas fue evaluada en términos de proporción y velocidad de germinación. Tres meses después las plántulas se midieron y se pesaron para evaluar su desempeño en los diferentes tipos de suelo.

### ***Competencia por sitios de establecimiento***

Para evaluar la intensidad del traslape en los microhábitats donde sobreviven las plántulas y juveniles de las dos especies se compararon los resultados de frecuencia de asociación de *N. macrocephala* con diferentes nodrizas con los de *N. mezcalaensis* (Castillo y Valiente-Banuet en prep.). Además, se estimó la densidad de juveniles de hasta 10 cm de altura de las dos especies en 12 transectos de 30 x 4 m. Los resultados de germinación en los diferentes microhábitats considerados se compararon con la germinación de *N. mezcalaensis* en esos mismos microhábitats, obtenidos en un estudio previo de Castillo y Valiente-Banuet (en prep.).

El efecto del establecimiento previo de juveniles de *N. mezcalaensis* sobre la germinación y establecimiento de *N. macrocephala* fue evaluado mediante el diseño factorial explicado en la sección anterior. El efecto de la llegada simultánea de semillas de las dos especies sobre la germinación de *N. macrocephala* fue evaluada a través de experimentos de laboratorio con un diseño con la proporción de semillas de las dos especies como factor único con cuatro niveles ( $N_{ma}/N_{me}$ : 1:0, 1:1, 1:2, 2:1). En cada caja de Petri se plantaron 12 semillas de los diferentes tratamientos sobre agar bacteriológico y se monitorearon durante dos semanas, cuando se tomaron las mediciones. Se tuvieron 16 réplicas de cada tratamiento y las semillas se seleccionaron al azar de una mezcla de semillas de frutos de

cuatro individuos diferentes, provenientes de flores polinizadas naturalmente. Los experimentos se llevaron a cabo en cámara de germinación (LAB-LINE® Biotronette a 25 °C y 7 h de oscuridad). La germinación fue evaluada en términos de proporción y velocidad de germinación. La germinación se evaluó cada día durante los diez días siguientes a la siembra. Se consideró el tamaño de la parte aérea y de la raíz y la biomasa como medidas del desempeño de la plántula en los diferentes tratamientos. La longitud de la plántula y de la raíz fueron medidas con un calibrador (Traceable® de precisión 0.01) y el peso seco se obtuvo a través de una balanza analítica (Ohaus® de 0.0001 precisión).

## **ANÁLISIS**

Se evaluaron las diferencias entre el número de flores abiertas/noche por transecto y entre el número de individuos floreciendo en diferentes momentos del periodo de floración a través de un análisis de varianza de Friedman. Se usaron modelos lineales generalizados (MLG) con distribución binomial y función logit para evaluar diferencias individuales en la tasa de producción de frutos, diferencias en la tasa de fructificación (*fruit set*) entre los cuatro tratamientos de polinización (individuo como factor aleatorio) y diferencias en la probabilidad de germinación de semillas y la supervivencia de plántulas-juveniles provenientes de los tres tratamientos de polinización. Las diferencias en el *fruit set* entre diferentes momentos de la floración fueron evaluadas con un MLG con distribución quasibinomial y función logit ya que los datos presentaban sobre-dispersión. La variación en la velocidad de germinación de las semillas de los diferentes tratamientos fue evaluada con un análisis de varianza de una vía (tratamiento de polinización con tres niveles) y se usó la prueba de rango múltiple de Tukey. Se

determinó si los depredadores de semillas pre-dispersión disminuyen significativamente el potencial reproductivo de la planta con una prueba U de Mann-Whitney que evaluó las diferencias en el número de semillas de frutos con y sin depredación.

Para analizar el efecto de la floración simultánea de *N. macrocephala* y *N. mezcalaensis* sobre el éxito de la polinización de *N. macrocephala* se hizo una correlación de Spearman entre la proporción de flores abiertas por noche de *N. macrocephala*/*N. mezcalaensis* (promedio de los seis transectos) y el *fruit set* de *N. macrocephala* para ese momento específico de la floración. Las diferencias en el *fruit set* entre flores polinizadas en los ocho tiempos de muestreo fueron evaluadas con un MLG con distribución quasibinomial y función logit, con el individuo como factor aleatorio. Se hizo un Anova para evaluar diferencias en las características del néctar de las flores de *N. macrocephala* y *N. mezcalaensis*. Para los modelos lineales generalizados se usó el software R versión 2.4.0. Para los análisis no paramétricos, el Anova y el Manova se usó el software Statistica 6.0.

Las diferencias en la remoción de semillas y en la lluvia de semillas generada por aves y murciélagos se evaluaron a través de una prueba U de Mann-Whitney, ya que los datos eran pareados pero no cumplían los requisitos para una prueba de t. El patrón de dispersión de semillas se evaluó a través de una prueba de Kruskal-Wallis debido a que no se cumplía con los supuestos para hacer un análisis de varianza de un solo factor. Las diferencias en depredación post-dispersión entre microhábitat se evaluaron con un MLG con distribución quasibinomial y función logit. Las diferencias de capacidad germinativa en

diferentes microhábitats y con presencia-ausencia de *N. mezcalaensis* fueron evaluadas con un MLG con dos factores, con un modelo con distribución quasibinomial y función logit. La interacción no pudo ser evaluada debido a que las réplicas fueron insuficientes. Las diferencias en el tiempo de supervivencia de las plántulas en los diferentes microhábitats fueron evaluadas con un Anova de una vía (microhábitat como factor). Las diferencias de germinación en diferentes tipos de suelo fueron analizadas con un MLG con distribución binomial y función logit, mientras que la velocidad de germinación fue evaluada mediante una prueba de Kruskal-Wallis. Las diferencias en supervivencia en los diferentes tipos de suelo fueron analizadas con un MLG con distribución quasibinomial y función logit. Los valores de desempeño de las plántulas (altura de la parte aérea y biomasa) fueron evaluados mediante un Anova de una vía con el tipo de suelo como factor. Se hicieron pruebas *t* pareadas para determinar las diferencias entre pares de tratamientos. Las diferencias en capacidad germinativa de semillas de *N. macrocephala* en diferentes proporciones con *N. mezcalaensis* fueron evaluadas con un MLG con distribución quasibinomial y función logit. Las diferencias en velocidad de germinación fueron evaluadas con un Anova de una vía. Las diferencias en el tamaño promedio y biomasa de las plántulas (transformación 1/x) y tamaño promedio de la raíz fueron analizadas con Anova de una vía.

## Resultados

### **FENOLOGÍA**

La floración de *N. macrocephala* inicia desde mediados de marzo y se prolonga hasta finales de julio con un pico al inicio de mayo, determinado por un mayor número de individuos floreciendo (ANOVA  $\chi^2 = 73.6$ ,  $p < 0.01$ ; Fig. 1a). El número de flores por unidad de área por noche fue 89.9 (DE = 81.6), el cuál no presentó variaciones entre meses (ANOVA  $\chi^2 = 7.32$ ,  $p = 0.29$ ; Fig. 1b). El periodo de floración se traslapó con el de *N. mezcalaensis*, sin embargo, la floración de la segunda especie es más corta, de tal forma que no hay traslape al inicio y al final de la floración de *N. macrocephala*, pero si durante el pico de floración (Fig. 1b).

En los dos años muestreados todos los individuos adultos de *N. macrocephala* produjeron flores, sin embargo, no todos los individuos florecieron durante toda la temporada. La duración de la floración de un individuo varió entre uno y cinco meses, siendo más frecuente la floración de uno (50%) o dos meses (23%) y menos frecuente de cuatro (7.5%) o cinco meses (2%). Algunos florecieron al inicio, otros en la mitad y otros en el final, de tal forma que siempre hubo individuos con flores. La fructificación inició a las 4 semanas después de la aparición de las primeras flores y se extendió hasta los primeros días de agosto. La fructificación de las dos especies también se traslapó hacia la mitad del periodo de fructificación de *N. macrocephala*, pero la de ésta última especie es más extendida que la de *N. mezcalaensis*. Los individuos de *N. macrocephala*, además, difirieron en la probabilidad de producir frutos en condiciones de

polinización natural (Devianza = 34.37,  $p < 0.01$ ), que fue la medida usada para evaluar fecundidad.

La densidad de adultos reproductivos de *N. macrocephala* (83 individuos/ha, DE = 40.8) fue un orden de magnitud menor que la de *N. mezcalaensis* (842 individuos /ha, DE = 598.7). Un individuo adulto de *N. macrocephala* en promedio produjo 45 flores (n = 90, DE = 41.7) durante la temporada de reproducción, mientras que un individuo de *N. mezcalaensis* produjo alrededor de 84.8 flores (n = 83, DE = 106.4). De esta forma, la producción promedio de flores por unidad de área de *N. mezcalaensis* fue aproximadamente 20 veces mayor (65941 flores/ha, DE = 58624) que la de *N. macrocephala* (3325 flores/ ha, DE = 1955.4). La producción de frutos por unidad de área de *N. mezcalaensis* fue 16 veces mayor (36.78 frutos/ind., DE = 52.9; 30968.76 frutos/ha), que la de de *N. macrocephala* (23.31 frutos/ind., DE = 26.7; 1934.73 frutos/ha). Además, se encontraron individuos al parecer híbridos que también florecieron y fructificaron en la misma temporada que *N. macrocephala*. Estos individuos presentaban características morfológicas intermedias entre las dos especies; por ejemplo, estructuralmente son similares a *N. macrocephala* pero con flores similares a las de *N. mezcalaensis* o con flores alrededor de todas las ramas, como ocurre en *N. mezcalaensis*. La densidad de estos posibles híbridos fue de 76 ind/ha.

## **ETAPA PRE-DISPERSIÓN**

### ***Polinización, hibridación y depredación***

La probabilidad de que una flor de *N. macrocephala* produzca un fruto (*fruit set*) en condiciones naturales fue de 0.51, mientras que el *seed set* fue de 0.91 (DE = 0.28). El *fruit set* presentó variaciones significativas entre los diferentes

tratamientos de polinización ( $\chi^2 = 8.2$ ,  $p = 0.01$ , Fig. 2). La adición manual de polen conoespecífico (MC) tuvo un *fruit set* de 67%, es decir, un 16% mayor que el de la polinización natural (N), mientras que la polinización con polen heteroespecífico (hibridación: MH) disminuyó en un 24% la producción de frutos con respecto a la polinización natural y en un 39% con respecto a la legítima (Fig. 2). El *fruit set* a partir de polinización con mezcla de polen (MH-C), fue 12% menor que la natural y 11% mayor que MH (Fig. 2).

### **Germinación**

El porcentaje de germinación de las semillas provenientes de los diferentes tratamientos de polinización fue similar (Devianza = 37.07,  $p = 0.71$ ; Fig. 2), con un promedio de 98.5% en condiciones de laboratorio. La germinación fue muy rápida en todos los tratamientos, sin embargo, se encontraron diferencias significativas ( $F = 7.23$ ,  $p < 0.01$ ; Fig. 2). Las semillas legítimas tuvieron el menor tiempo de germinación mientras que las híbridas tardaron más (MC) ( $MS = 0.01$ ,  $df = 18$ ,  $p < 0.01$ ; Fig. 2). La supervivencia fue alta (entre el 95 y el 99%) para todos los tratamientos (Fig. 2) pero también se encontraron diferencias significativas ( $Dev = 56.72$ ,  $p = 0.02$ ). La mayor supervivencia la presentaron las plántulas provenientes de semillas legítimas mientras que las de semillas híbridas presentaron la menor supervivencia (Fig. 2).

El 81.6% de los frutos examinados fueron atacados por depredadores de semillas cuando aún estaban en la planta ( $n = 49$ ). Este depredador es la larva de una polilla de la familia Pyralidae. El ataque de los depredadores produjo una reducción significativa del número de semillas disponibles para dispersión ( $\chi^2 = 6.6$ ,  $p = 0.01$ ). Un fruto no atacado por la larva tuvo en promedio 630 semillas ( $DE =$

191.77), mientras que un fruto atacado tuvo en promedio 347.9 semillas (DE = 275.6), de tal forma que hay una disminución en un 45% del número de semillas por fruto. En total la proporción de semillas que sobreviven al filtro de la depredación pre-dispersión es 0.53 [proporción de frutos sin depredación + (proporción de frutos con depredación \* proporción de semillas que sobreviven a la depredación) =  $0.08 + (0.82 * 0.55)$ ].

Teniendo en cuenta el *fruit set*, el *seed set* y la probabilidad de supervivencia a la depredación pre-dispersión, la probabilidad de que un óvulo sobreviva hasta ser una semilla disponible para la dispersión es aproximadamente 0.24 =  $[0.51 * 0.91 * 0.53]$ , mientras que la pérdida de potencial reproductivo es de 76%. Adicionalmente, es importante anotar que este cálculo no toma en cuenta otros factores que también disminuyen el potencial reproductivo de la planta como la depredación de flores. Las hormigas de la especie *Atta mexicana* consumen las flores, incluso antes de la antesis y pueden llegar a consumir desde las estructuras reproductivas hasta la flor completa.

### **Competencia por polinizadores entre *N. macrocephala* y *N. mezcalaensis***

En *N. macrocephala* la probabilidad de llegada de polen conoespecífico y heteroespecífico son similares, de tal forma que alrededor del 50% del polen que llega a las flores de *N. macrocephala* proviene de flores de *N. mezcalaensis*, pudiendo producir semillas híbridas. En contraste, la probabilidad de hibridación de *N. mezcalaensis* es 22 veces menor que la probabilidad de polinización conoespecífica. Aproximadamente la mitad del polen de *N. macrocephala* removido por los polinizadores se pierde porque es depositado en las flores de *N. mezcalaensis* (Tabla 1).

Los experimentos de adición manual de polen heteroespecífico (MH y MH-C) demostraron que las flores de *N. macrocephala* sí pueden ser polinizadas con polen de *N. mezcalaensis*. Tanto la llegada de cargas de polen heteroespecífico puras, como en mezcla con polen conespecífico tuvieron un *fruit set* menor que el conespecífico puro, lo cual indica que la transferencia de polen de *N. mezcalaensis* sí disminuye el éxito reproductivo de *N. macrocephala*.

Las características del néctar de las flores de las dos especies fueron diferentes (volumen  $F = 0.22$ ,  $p = 0.04$ , concentración  $F = 0.39$ ,  $p < 0.01$ ). Las flores de *N. mezcalaensis* produjeron un volumen de néctar aproximadamente dos veces mayor y mucho más variable, pero con una concentración ligeramente menor (volumen =  $4.5 \text{ ml} \pm 3.27$ , concentración =  $19.64 \pm 2.10^\circ\text{Brix}$ ) que las de *N. macrocephala* (volumen =  $2.31 \text{ ml} \pm 1.0$  concentración =  $21.71 \pm 1.62^\circ\text{Brix}$ )

A partir del análisis utilizado no se encontraron evidencias de competencia por explotación por polinizadores, ya que la floración simultánea de *N. macrocephala* con *N. mezcalaensis* no tuvo un efecto sobre el *fruit set* de *N. macrocephala* (Fig. 3). El *fruit set* fluctuó entre el 38 y el 83% pero no presentó variaciones significativas a través del periodo de floración (Dev = 2.9,  $F = 0.38$ ,  $p = 0.91$ ). El *fruit set* no se correlacionó con la proporción de flores disponibles de las dos especies (Spearman  $r = 0.18$ ,  $p = 0.67$ ), es decir, las flores de *N. macrocephala* tienen la misma probabilidad de ser polinizadas cuando florece sola o cuando hay abundantes flores de *N. mezcalaensis*. Sin embargo, al final de la floración de *N. macrocephala*, cuando ya no hay flores de *N. mezcalaensis* se reportó el *fruit set* más alto (83%).

## **ETAPA DE DISPERSIÓN**

La semillas de *N. macrocephala* fueron removidas por 11 especies de aves y murciélagos (Tabla 2). En años anteriores otras dos especies de aves fueron reportadas. Los visitantes más frecuentes de los frutos de *N. macrocephala* fueron las aves, con una tasa de visita de 0.9 visitas/hora (DE = 0.4) comparado con 0.4 visitas/hora (DE = 0.5) para los murciélagos. Las visitas de las aves fueron en promedio más largas (media = 84.4 seg, DE = 87.5 seg) que las de los murciélagos (< 1 segundo). Las aves que consumieron con mayor frecuencia estos frutos fueron *Carpodacus mexicanus* y *Melanerpes hypopolius* (Tabla 2). El 52.5% de las vistas diurnas, así como el 66.2% del tiempo de visitas, estuvieron a cargo de aves granívoras (*Carpodacus mexicanus* y *Zenaida asiatica*), de tal forma que alrededor del 66% de las semillas que fueron removidas durante día fueron depredadas en lugar de ser dispersadas. No se encontraron evidencias de dispersión de semillas por mamíferos grandes en 10 muestras fecales analizadas.

De las semillas sobrevivientes a la depredación pre-dispersión, en promedio el 87% (DE = 25.9) fueron removidas después de que los frutos abrieron (Fig. 4). Aunque los frutos abren en la noche, en los frutos que estuvieron disponibles sólo para aves la remoción de semillas (promedio = 84.8%, DE = 27.7) fue mucho mayor (U = 412, Z ajustado = -6.04,  $p < 0.01$ ) que en los disponibles sólo para murciélagos (promedio = 24.4%, DE = 29.9). Al tener en cuenta únicamente las semillas removidas por dispersores legítimos, la proporción de semillas dispersadas por aves y por murciélagos fue similar. El 15% de los frutos fueron abiertos por frugívoros antes de producirse la dehiscencia. La única especie observada efectuando esta actividad fue *Carpodacus mexicanus*; sin embargo, es

probable que *Melanerpes hypopolius* también perfore los frutos, como ya se ha reportado para otras especies del mismo género. La pérdida de potencial reproductivo en la etapa de la remoción fue del 58% ya que sólo el 42% de las semillas fueron dispersadas (Fig. 6).

En 2007 la lluvia de semillas promedio de *N. macrocephala* fue de aproximadamente 1111 semillas/ha por día (DE = 4940) mientras que en los dos años previos fue de 656 (DE = 3405) y 619 (DE = 2184) semillas/ha por día, respectivamente. La lluvia de semillas de *N. macrocephala* fue generada tanto por aves como por murciélagos, sin embargo, las aves tuvieron un mayor aporte (devianza = 146.1,  $p = 0.04$ ), dispersando el 69% de las semillas que llegaron al suelo. Este patrón fue consistente en los dos años anteriores cuando las aves fueron responsables del 92 y 71% de la lluvia semillas. Las semillas en general no fueron depositadas agregadamente, al contrario, la mayoría fueron depositadas individualmente.

La lluvia de semillas estuvo distribuida irregularmente entre los microhábitats (H (11, N= 180) =35.71,  $p < 0.01$ ; Fig. 5). Durante el 2007 la mayor deposición de semillas ocurrió en dos microhábitats: la planta madre (54%) y el espacio abierto (19%), y un poco menos en Lg (8%). Sólo 15% de las semillas fueron depositadas en los microhábitat donde hay mayor establecimiento (ver etapa post-dispersión). El patrón de dispersión por aves y por murciélagos fue similar en cuanto a los microhábitats donde depositaron la mayor cantidad de semillas, pero las aves depositaron semillas en una mayor variedad de microhábitats (Fig. 5). En el espacio abierto (EA) las aves depositaron 11.4% de las semillas que dispersaron y los murciélagos 35%. Mientras que en la planta madre las aves depositaron el

57% y los murciélagos el 45%. Los datos de los tres años no pudieron compararse directamente debido a que el esfuerzo de muestreo fue diferente y a que la planta madre sólo fue incluida en el muestreo del último año. Sin embargo, al comparar las probabilidades parciales de deposición de semillas para los diez microhábitats que hay información de los tres años, se encontró que el patrón espacial de dispersión de semillas es variable entre años (Fig. 7b). En 2005 y 2006 hubo una mayor llegada de semillas a microhábitats como Ml y Lg, mientras que en 2007 fue mayor en el espacio abierto.

Suponiendo que la lluvia de semillas se mantuvo más o menos constante durante los 3 meses de fructificación, se estima que al suelo debieron llegar en total 99990 semillas/ha durante todo el periodo de fructificación. Sin embargo, el estimado de semillas de *N. macrocephala* disponibles para la dispersión fue de aproximadamente 914328 semillas/ha (= 83 ind/ha x 25.2 ± 31.3 frutos/ind x 480 semillas/fruto). Entonces, en la etapa de dispersión la pérdida de potencial reproductivo fue realmente del 89%, mucho mayor que la estimada durante la de remoción.

## ***ETAPA POST-DISPERSIÓN***

### ***Depredación post-dispersión***

La depredación de semillas post-dispersión fue muy alta y presentó ligeras variaciones entre microhábitats ( $F = 2.35$ ,  $p = 0.06$ ). Bajo la planta madre y en el espacio abierto todas las semillas fueron depredadas, mientras que en los otros cuatro microhábitats quedaron entre el 2.5 y el 20% de las semillas (Fig. 6). La mayor depredación ocurrió el primer día, cuando el 65% (DE = 43.7) de las semillas fueron depredadas. Al segundo día un 12% más fue depredado y a los 15

días sobrevivieron sólo el 5% de las semillas (Fig. 6). Aunque no se llevaron a cabo diferentes tipos de exclusiones para identificar los grupos de organismos causantes de la depredación, las observaciones en campo indican que los principales depredadores son la hormiga *Pogonomyrmex barbatus*, y las aves *Zenaida asiatica* y *Columbina passerina*.

### **Germinación y establecimiento**

En condiciones naturales, sin adición de semillas y sin exclusión de depredadores, no hubo germinación en el primer año. En el segundo año se observaron unas pocas plántulas que emergieron bajo la planta madre y en otros microhábitats como Pm, Lg y Ce, pero éstas no fueron cuantificadas. Incluso con la adición de semillas la germinación en campo fue muy baja (promedio = 17%, DE = 18) con respecto a la germinación en condiciones controladas (98%). En total germinaron 266 semillas de las 1700 que se sembraron (15.6%). La capacidad germinativa de las semillas de *N. macrocephala* fue diferente entre microhábitats ( $F = 2.77$ ,  $p = 0.01$ , Devianza = 399.75), con la mayor germinación en Pm y Lg y la menor bajo Ee (Fig. 9). La mayor mortalidad ocurrió durante el segundo (promedio = 43.7%, DE = 41.5) y el cuarto mes (promedio = 19.34%, DE = 27.95) y fue disminuyendo hasta el mes 12. El promedio de vida de una plántula establecida fue de 2.5 meses (DE = 1.6) y no presentó diferencias entre microhábitats ( $F = 1.49$ ,  $p = 0.22$ ). Después de un año de la siembra sólo sobrevivieron dos (0.75%) de las plántulas establecidas, una bajo Yp y la otra bajo Ce. La supervivencia promedio para todos los microhábitats fue de 1.31% (DE = 7.35). Teniendo en cuenta las probabilidades de depredación, germinación y supervivencia, la probabilidad de

que una semilla dispersada se establezca y alcance un año de edad es de 0.00011 ( $0.05 * 0.17 * 0.013$ ).

El tipo de suelo no tuvo ningún efecto sobre la germinación. La capacidad germinativa de las semillas de *N. macrocephala* fue similar en los suelos obtenidos bajo diferentes arbustos que en el suelo abierto (LRT = 4.8, Devianza = 32.89,  $p = 0.44$ ). Tampoco se encontró ningún efecto sobre la velocidad de germinación ( $\chi^2 = 2.42$ ,  $p = 0.78$ ). La supervivencia presentó ligeras diferencias entre los diferentes tipos de suelo (Dev 122.9,  $F = 2.23$ ,  $p = 0.07$ ), con la mayor supervivencia en Lg y Pm y la menor en Ee y en el control. El desempeño de las plántulas también presentó diferencias en cuanto al tamaño de la parte aérea ( $F = 2.32$ ,  $gl = 5$ ,  $p = 0.06$ ) y ligeras diferencias en la biomasa ( $F = 2.03$ ,  $gl = 5$ ,  $p = 0.09$ ). Los hábitats donde hubo mejor desempeño en cuanto a la ganancia de biomasa fueron Lg ( $t = 2.02$ ,  $p < 0.01$ ), Ce ( $t = 0.02$ ,  $p = 0.03$ ) y Pm (0.07), que presentaron diferencias significativas con respecto al control.

La búsqueda exhaustiva dejó como resultado 111 plántulas-juveniles de *N. macrocephala* entre los 3 y 100 cm de altura. Los microhábitats en los que se encontraron con mayor frecuencia plántulas fueron los parches dominados por Ce (28%), Lg (25%), Ee (10%) y *Aeschynomene compacta* (9%). En otros catorce microhábitats también se encontraron plántulas pero con una menor frecuencia (Fig. 7). Los microhábitats en los que se encontraron plántulas con mayor frecuencia fueron parches monoespecíficos (31%), o de dos (20%), tres (21.5%) y cuatro (20%) especies. La planta acompañante más común en todos los parches fue el pasto *Bouteloua gracilis*, que estuvo presente en 72% de los parches multiespecíficos. Los microhábitats con cobertura vegetal más abundantes en el

área de regeneración de *N. macrocephala* fueron los dominados por Lg (13.2%), *Opuntia decumbens* (12.4%), Ce (10%) y *B. gracilis* (4%). Así mismo, los parches más abundantes fueron aquellos en los que dominan Lg (22.6%), *B. gracilis* (20%), Ce (14%) y *A. compacta* (7.5%).

### **Competencia por sitios de establecimiento**

Se estimó una densidad de plántulas de *N. macrocephala* de 305 individuos/ha (DE = 958) para juveniles de hasta 5 cm y de 69 individuos/ha (DE = 166) para juveniles entre los 5.5 y 10 cm. En contraste, *N. mezcalaensis* presenta densidades de 3569 individuos/ha (DE = 3908) para plántulas de menos de 5 cm y de 2013 individuos/ha (DE = 2109) para plántulas entre 5.5 y 10 cm. Las plántulas de *N. macrocephala*, como los adultos, crecen en parches de tal forma que se pueden recorrer decenas de metros sin encontrar ninguna y luego encontrar un parche con densidades de hasta 1125 individuos/ha (DE = 1619, plántulas hasta 10 cm). Sin embargo, incluso en estas áreas de regeneración la densidad de plántulas de *N. mezcalaensis* es mayor (1417 individuos/ha, DE = 5175).

El establecimiento previo de plántulas de *N. mezcalaensis* no tuvo ningún efecto sobre la capacidad de germinación de *N. macrocephala* ( $F = 0.03$ , Devianza = 328.8,  $p = 0.86$ ). La germinación promedio en presencia de *N. mezcalaensis* fue del 17.14% (DE = 11.36) y en ausencia de esta especie fue de 18.39% (DE = 8.73). En condiciones controladas tampoco se encontró ningún efecto, ya que ni la capacidad germinativa ( $F = 0.97$ , Devianza = 95.6,  $p = 0.41$ ), ni la velocidad de germinación ( $F = 1.62$ ,  $p = 0.19$ ) de *N. macrocephala* presentaron variaciones en presencia de semillas de *N. mezcalaensis*. Sin embargo, se encontraron

diferencias en el desempeño de las plántulas creciendo a diferentes proporciones con *N. mezcalaensis* ( $F = 8.05$ ,  $p < 0.01$ ). Estas diferencias sólo fueron significativas en el crecimiento de la parte aérea pero no en términos de biomasa ( $F = 0.78$ ,  $p = 0.51$ ) o en el tamaño de la raíz ( $F = 1.1$ ,  $p = 0.35$ ). En plántulas de *N. macrocephala* creciendo solas la parte aérea alcanzó un tamaño de 8.62 mm (DE = 2.78) en dos semanas, mientras que las que crecieron con *N. mezcalaensis* alcanzaron en promedio una altura de 6.09 mm (DE = 1.01). Los otros tratamientos (1:1, 1:2, 2:1) en los que había plántulas de *N. mezcalaensis* no presentaron diferencias entre sí.

### ***Limitación en el reclutamiento***

La pérdida de potencial reproductivo es muy alta en las tres etapas, sin embargo, la etapa que presenta las menores probabilidades de transición es la etapa post-dispersión debido a las bajas germinación y supervivencia durante el primer año. En total la probabilidad de que un óvulo en una flor alcance a ser una plántula de al menos un año es de 0.0000024 y la probabilidad de que una semilla alcance el mismo estadio es de 0.0000052 (Fig. 9).

### **Discusión**

Darwin (1859) propuso en el origen de las especies, y desde entonces se ha aceptado que existe una conexión entre el grado de parentesco filogenético y la competencia. En este trabajo hipotetizamos que la baja regeneración natural de *N. macrocephala* podría ser el resultado de la competencia con *N. mezcalaensis* que ocurre en diferentes etapas del ciclo reproductivo, involucrando otras interacciones bióticas. Las evidencias aquí presentadas señalan que el escaso reclutamiento

observado en *N. macrocephala* es debido a limitaciones que ocurren en las tres etapas de la reproducción. Estas limitaciones son debidas a fallas en las interacciones mutualistas, el resultado directo de las interacciones antagonistas con depredadores y de la competencia con su especie hermana. Estos mecanismos están determinando la posible exclusión de esta población de *N. macrocephala*.

### **ETAPA PRE-DISPERSIÓN**

La producción de semillas de *N. macrocephala* está limitada por la polinización y la depredación de semillas previo a la dispersión. Se considera que la reproducción de una especie está limitada por la polinización cuando la polinización manual resulta en un *fruit set* mayor que el de la polinización natural (Levin y Anderson 1970, Bierzychudek 1981, Ashman et al. 2004, Fenner y Thompson 2005). Las plantas con bajas densidades y grandes distancias entre individuos o parches, como *N. macrocephala*, generalmente producen menos semillas de las que podrían producir potencialmente porque la actividad de los polinizadores no es suficiente para asegurar una alta producción de semillas (Calvo y Horvitz 1990, Kunin 1997). En la población de *N. macrocephala* estudiada no solo hay limitación por la actividad de los polinizadores, sino también por la interferencia de polen de *N. mezcalaensis*. Aunque este polen sí puede fertilizar óvulos y producir semillas híbridas, su interferencia disminuye sustancialmente el *fruit set* (Fig. 2). Para *Stenocereus thurberi* también se reportó una disminución del 20 y 41% en el *fruit set* como resultado de la polinización con polen de *Pachycereus pringlei* y *Carnegiea gigantea* respectivamente (Flemming 2002).

Los polinizadores parecen ser bastante eficientes en cuanto a la cantidad de polen que depositan en una flor, ya que el *seed set* fue alto. Sin embargo, tal cantidad podría estar sobre-estimada ya que no se desconoce el umbral de óvulos fecundados que se necesita para que un fruto no sea abortado. La medida usada como indicador de la fecundidad de los individuos de *N. macrocephala* sugiere que hay alta variación posiblemente debida a la variación individual en la intensidad de las barreras contra la hibridación (Nagy 1997). El valor de *seed set* alto es consistente con lo que se ha reportado para otros cactus columnares, que oscila entre 0.70 y 0.94 (Nassar et al. 1997). Los valores de *fruit set* reportados para otros cactus columnares varían entre 0.45 y 1.0 (Petit 1995, Dar et al. 2006, Flemming 2002), estando la población de *N. macrocephala* estudiada hacia el límite inferior del intervalo. Así mismo, *N. macrocephala* presenta un *fruit set* bajo con respecto a otra especie hermana, *N. tetetzo* (0.98; Valiente-Banuet et al. 1996).

La fertilidad de una especie alógama está influenciada por las visitas de alimentación de los polinizadores y la proporción de visitas que hayan sido precedidas por una visita a la misma especie (Levin y Anderson 1970, Burd 1994). El forrajeo indiscriminado entre dos especies hace que haya transferencia de polen de una especie a otra y se reduzca la cantidad de polen que alcanza flores conoespecíficas (Levin y Anderson 1970, Waser 1978b, Campbell 1985). Las estimaciones usando el modelo de Levin y Anderson (1970), sugieren que en condiciones naturales la pérdida de polen y la polinización con polen heteroespecífico es alta. Sin embargo, la mayor oferta de néctar (4.5 ml vs. 2.17) por las flores de *N. mezcalaensis* puede influir que los polinizadores visiten con

mayor frecuencia las flores de esta especie y no al azar como se asumió en el modelo. Cuando los recursos no son limitados, se espera que los murciélagos visiten con mayor frecuencia a la especie más atractiva (Real y Rathcke 1991).

Estudios previos también han reportado el efecto negativo de la transferencia de polen interespecífico entre especies emparentadas (Waser 1978a, b, Campbell 1986, Bell et al. 2005) y la consecuente disminución en la producción de semillas (Randall y Hilu 1990, Rieseberg et al. 1995, Fishmann y Wyatt 1999, Brown y Mitchell 2001), o la hibridación (Ferguson et al. 1999, Klips 1999, Chapman et al. 2005, Burgess y Husband 2006). De hecho, la competencia por polen puede tener efectos asimétricos sobre las especies competidoras (Randall y Hilu 1990, Campbell et al. 2002a, Brock 2004), habiendo una disminución en el éxito reproductivo de la especie en minoría (Bell et al. 2005), como parece ser el caso de *N. macrocephala*. El efecto negativo sobre la fecundidad de *N. macrocephala* es debido a la pérdida de polen conoespecífico, la fertilización de óvulos por polen heteroespecífico y probablemente la interferencia estigmática. La transferencia de polen de *N. mezcalaensis* a flores de *N. macrocephala* tiene efectos competitivos más fuertes que el caso contrario debido a que la disponibilidad de polen, las superficies estigmáticas y el movimiento de los polinizadores de *N. macrocephala* son limitados con respecto al número de fertilizaciones posibles en las poblaciones mezcladas (Tabla 2). Como resultado de esta intensa competencia por transferencia de polen *N. macrocephala* podría llegar a ser excluida competitivamente.

La floración más extendida de *N. macrocephala*, con respecto a la de *N. mezcalaensis* representa algunas ventajas. En primer lugar, empieza a producir

semillas antes de que las semillas de *N. mezcalaensis* saturen los microhábitats disponibles. En segundo lugar, reparte su esfuerzo reproductivo en el tiempo manteniendo una oferta constante para los polinizadores y durante la etapa en que no hay traslape de la floración hay una mayor probabilidad de producir semillas legítimas.

*N. macrocephala* y *N. mezcalaensis* pueden hibridarse, como ocurre con muchos cactus (Gibson and Nobel 1986, Trujillo-Argueta y Gonzalez-Espinosa 1991, Costa y Wallace 1996, McIntosh 2002, Alejos Velásquez 2006). La posibilidad de hibridación puede ser una razón por que no se encontraron evidencias claras de competencia por explotación. Al inicio de la floración, cuando sólo hay flores de *N. macrocephala*, el bajo *fruit set* con respecto a la polinización conoespecífica puede ser explicado por las bajas densidades de flores, que al ser un recurso escaso no atraen suficientes polinizadores y muchas de las flores no son polinizadas (Brown y Kodric-Brown 1979). En contraste, cuando las dos especies están fructificando en conjunto pueden atraer más polinizadores (Real 1983), pero ello también aumenta la transferencia de polen entre especies (Lamont et al. 1993, Ellstrand y Elam 1993, Aizen & Feinsinger 1994, Agren 1996). Entonces, el bajo *fruit set* no sólo es explicado por la falta de visitas de los polinizadores sino también por la llegada de polen heteroespecífico. Al final de la floración de *N. macrocephala*, cuando ya no hay flores de *N. mezcalaensis* se produjo un *fruit set* más alto. Esto puede ser debido a que hay mayor llegada de polen conoespecífico, no hay llegada de polen heteroespecífico y a que a pesar de que el recurso floral es escaso y disperso, los murciélagos son atraídos por la

presencia de frutos de las dos especies, que también hacen parte de su recurso alimentario.

La morfología floral similar de las dos especies favorece la transferencia de polen. Sin embargo, la característica que las hace más propensas a la hibridación es la amplia banda de anteras en ambas especies que favorecen que un polinizador que visita flores de cualquiera de las dos especies se impregne de polen en una superficie amplia del cuerpo favoreciendo la transferencia y pérdida de polen. Alejos (2006) considera que la frecuencia de hibridación en esta población es baja. Sin embargo, nuestras estimaciones indican que la proporción de individuos adultos híbridos/legítimos es aproximadamente 1/1 e incluso podría ser mayor ya que las estimaciones hechas únicamente con base en criterios morfológicos que generalmente subestiman la frecuencia real de híbridos (Rieseberg et al. 1999). El mismo autor sugiere que *N. mezcalaensis* debe ser la línea materna de los híbridos en esta población, pero nuestros experimentos demuestran que *N. macrocephala* también puede serlo.

La hibridación puede afectar la dinámica poblacional y a largo plazo la persistencia de una especie ya que se producen semillas híbridas a expensas de semillas conoespecíficas, reduciendo el potencial de reemplazarse a ella misma (Rieseberg 1995, Levin et al 1996, Rhymer y Simberloff 1996, Wolf et. al 2001). La baja habilidad competitiva, la rareza (baja densidad poblacional o área de distribución restringida) y las barreras reproductivas débiles son características que hacen a una especie especialmente vulnerable a la extinción por hibridación (Levin et al. 1996, Ellstrand y Elam 1993, Wolf et al 2001). Incluso, se ha demostrado que la hibridación aumenta el riesgo de extinción hasta por encima del riesgo debido a la

competencia (Huxel 1999, Wolf et al. 2001). Wolf et al. (2001) consideran que la hibridación es la amenaza genética que actúa más rápidamente sobre las especies en peligro de extinción, ya que pueden llegar a la extinción en menos de cinco generaciones. Las condiciones que favorecen la extinción son que las barreras reproductivas sean asimétricas, que no haya diferenciación de hábitat y que la fertilidad sea diferencial. Una vez dadas algunas de estas condiciones, la otra especie o los híbridos pueden extirpar o desplazar a la especie en desventaja (Wolf et al. 2001). *N. macrocephala* presenta la mayoría de estas características por lo que es una especie altamente vulnerable a la hibridación.

Tanto el polen (Alejos 2006) como las semillas de los híbridos son viables. En estas condiciones la hibridación tiene otras implicaciones ecológicas como la competencia potencial con los nuevos híbridos ya que ellos empiezan a interactuar con las mismas especies con las que interactúan los parentales, como polinizadores, dispersores de semillas, nodrizas, sitios para germinación y establecimiento, entre otros (Fritz et al 1999, Levin et. al 1996, Campbell et al. 2002, a, b, Burgess y Husband 2006). Las semillas y plántulas provenientes de polinizaciones legítimas presentaron mayor vigor que los híbridos tanto en velocidad de germinación como en probabilidad de supervivencia, sugiriendo una afectación de la adecuación asociada a la hibridación. Las diferencias son sutiles, sin embargo, pueden representar una ventaja importante en condiciones naturales (Fig. 2). Por ejemplo, las semillas que tarden más en germinar estarían más expuestas a la depredación al permanecer más tiempo en el suelo. A pesar de que las semillas del híbrido tengan poco éxito con respecto a las legítimas el riesgo de extinción por hibridación es alto (Wolf et al. 2001).

La pérdida de semillas debida a la depredación de semillas pre-dispersión fue alta. En otras especies de plantas, se reportan desde ninguna hasta el 100% de pérdida de semillas debido a la depredación pre-dispersión, pero lo usualmente reportado es del 10 al 90% (Janzen 1971, Janzen 1975, De Steven 1981, Louda 1983, Forsythy Watson 1985, Menges et al. 1986, Who et al. 1990, Steffan-Dewenter et al. 2001, Hulme 1998, 2002). Los efectos de la depredación serán discutidos ampliamente en la etapa post-dispersión.

*N. macrocephala*, como otras especies que habitan en los desiertos presentan limitación por microhábitat (Steenbergh y Lowe 1977, Godínez-Alvarez et al. 2003). Debido a tal limitación, a mayor número de semillas que sobrevivan hasta llegar al suelo, mayor será la probabilidad de que las semillas alcancen sitios seguros (Green y Palmbald 1975). En un estudio previo Castillo y Valiente-Banuet (en prep.) reportaron que *N. mezcalaensis* no presenta depredación de semillas pre-dispersión. De tal forma, el ataque de los depredadores de semillas tiene un impacto diferencial sobre las poblaciones de las dos especies, con una disminución considerable de la fecundidad de *N. macrocephala* pero no de *N. mezcalaensis*. Dado que las dos especies compiten potencialmente por sitios para establecimiento, la especie que tenga la mayor cantidad de semillas disponibles para la dispersión (*N. mezcalaensis*) tendrá una mayor ventaja ya que hay una mayor probabilidad de que éstas ocupen los sitios adecuados para germinación y establecimiento. Dos estudios previos reportan la depredación pre-dispersión diferencial entre especies hermanas como intermediaria en la competencia entre ellas, resultando en la disminución de la población que presenta mayor incidencia (Green y Palmbald 1975, Young et al. 2007).

## **ETAPA DE DISPERSIÓN**

Estudios previos indican que para las otras dos especies de *Neobuxbaumia* que habitan en el Valle del Tehuacan-Cuicatlán, *N. mezcalaensis* y *N. tetetzo*, los murciélagos son los dispersores más efectivos ya que presentan la mayor tasa de visitas, remueven la mayor proporción de semillas (>50%) y las depositan en sitios adecuados para el establecimiento (Godínez-Alvarez et al. 2002, Castillo y Valiente-Banuet en prep.). De hecho, una simulación realizada con modelos de poblaciones estructuradas de tipo Leftkovitch indica que la desaparición de los murciélagos nectarívoros llevaría a *N. tetetzo* a la extinción (Godínez et al. 2002). En contraste, en *N. macrocephala* que también presenta características de un sistema especializado de dispersión por murciélagos, éstos tienen un rol secundario en la remoción y dispersión de las semillas. A diferencia, las aves son las que principalmente explotan este recurso aunque no son dispersores eficientes.

La tasa de visitas de murciélagos fue muy baja con respecto a la reportada para sus especies hermanas. Para *N. tetetzo* en jaulas experimentales se reportan tasas de visitas 50 veces más alta (Godínez-Alvarez y Valiente-Banuet 2000) y para *N. mezcalaensis* en el mismo año en que se realizó este estudio, la tasa de visitas fue diez veces mayor (Castillo y Valiente-Banuet en prep.). Para otros cactus columnares también se reporta remoción por murciélagos de hasta un 87% (Flemming y Sosa 1994). Aunque las aves tuvieron una mayor frecuencia de visitas, la mayoría corresponden a dispersores no legítimos o poco eficientes (Tabla 2), debido a los sitios donde depositan las semillas y al tratamiento en su

paso por el tracto digestivo. De hecho, la mayor proporción de las semillas que removieron fueron depredadas y la mayor proporción de semillas dispersadas fueron depositadas en sitios no adecuados para el establecimiento.

Las diferencias en la tasa de visita y en la remoción de semillas entre las dos especies de cactus pueden estar relacionadas con las diferencias en la densidad y el despliegue. *N. macrocephala* es diez veces menos abundante que *N.*

*mezcalaensis* y por unidad de área produce 16 veces menos frutos. Según Herrera (1981), la intensidad de la competencia por dispersores entre especies de plantas es proporcional al tamaño poblacional de las especies competidoras. Bajo este supuesto, se esperaría que *N. macrocephala* sufra con mayor intensidad los efectos de la competencia por dispersores efectivos, lo que puede determinar las bajas tasas de visita y las bajas tasas de remoción por murciélagos. Carlo et al.

(2003) han demostrado que la competencia puede ser aún más intensa si los frugívoros presentan atracción diferencial por alguna de las plantas que fructifican simultáneamente, lo cual puede reducir el éxito de la dispersión de las especies menos preferidas. Al parecer los murciélagos prefieren los frutos de *N.*

*mezcalaensis* porque aunque detectaran los frutos de *N. macrocephala* (una visita) no continuaron removiendo los frutos, como sí ocurrió en *N. mezcalaensis*.

Las razones de esta posible preferencia no pueden establecerse con la información disponible. Una posible explicación sería la ubicación de los frutos en la planta ya que en las dos especies difieren en esta característica y por lo tanto en la forma en la que los murciélagos acceden a ellos. Sin embargo, en *N. tetetzo* la ubicación de los frutos es similar a la de *N. macrocephala* y sí presenta una alta tasa de visitas y remoción por murciélagos (Godínez-Alvarez y Valiente-Banuet

2000), por lo que esta explicación no tiene un buen soporte. Otra posibilidad es que los frutos de *N. mezcalaensis* sean más atractivos para los dispersores debido a sus características químicas.

En *N. macrocephala*, como en otros cactus columnares, la dispersión de semillas es un proceso clave debido a que su establecimiento sólo ocurre en sitios seguros bajo el dosel de plantas nodrizas perennes. Sin embargo, muy pocas semillas fueron depositadas en los microhábitats adecuados para el establecimiento, indicando que los dispersores fueron poco eficientes (Fleming y Sosa 1994). La mayoría de las semillas fueron depositadas en espacios abiertos y en la planta madre donde ocurre la mayor depredación y donde teóricamente la probabilidad de establecimiento es muy baja. Aunque el patrón de lluvia de semillas varió entre años, es consistente la información de que la mayoría de las semillas fueron depositadas en sitios no adecuados para su establecimiento. La variación en el patrón de lluvia de semillas entre años puede deberse a variaciones temporales en la intensidad de fructificación o a esfuerzos de muestreo insuficientes o inadecuados, debido a que los colectores no fueron ubicados bajo los mismos parches todos los años. La gran pérdida de semillas durante esta etapa, debida a la baja remoción (0.42) y a la baja eficiencia en la dispersión (0.15 semillas son depositadas en sitios donde potencialmente hay establecimiento), aunado al hecho de que una gran proporción de las semillas son híbridas (0.44), son todos elementos que permiten visualizar la gran pérdida del potencial reproductivo de *N. macrocephala*, lo que a su vez permite entender la situación actual de esta población.

Sólo el 11% de las semillas disponibles para dispersión de *N. macrocephala* llegaron al suelo, determinando una pérdida de potencial reproductivo del 89% en la etapa de dispersión. Las estimaciones de la proporción de semillas dispersadas (0.42) y de semillas que alcanzaron el suelo (0.11) no coinciden, es decir, que no todas las semillas removidas por los dispersores llegaron al suelo. Tal pérdida de semillas entre estas dos fases puede ser debida a diferentes causas. Una de ellas puede ser que la depredación de semillas durante la remoción sea más alta de lo estimado o que queden atrapadas entre la vegetación, como se ha reportado para otras especies (Bullock y Moy 2004). Otra posibilidad es que la mayor parte de las semillas sea depositada en sitios que no fueron considerados en este trabajo (otros microhábitats). Sin embargo, esta opción parece poco probable porque en estudios previos con otros cactus columnares se ha encontrado que las semillas son depositadas principalmente bajo los arbustos dominantes (Godínez-Alvarez et al. 1999, 2002), que en este caso sí fueron considerados.

En *N. mezcalaensis* la pérdida de semillas durante la dispersión también es alta, sin embargo, la lluvia de semillas fue 100 veces mayor en el mismo año (Castillo y Valiente-Banuet en prep.) y 32 y 73 veces mayor en los dos años anteriores. De tal forma que *N. mezcalaensis* tiene una mayor probabilidad que *N. macrocephala* de saturar los microhábitats disponibles para su establecimiento. Nathan y Muller-Landau (2000) consideran que la dispersión de semillas puede contribuir a la coexistencia de especies pero también a la exclusión competitiva cuando las semillas no llegan a los sitios. A través de este mecanismo *N. mezcalaensis* podría estar excluyendo a *N. macrocephala*.

Las diferentes formas de evaluar la limitación en el reclutamiento debida a la dispersión muestran resultados diferentes. Rey y Alcántara (2000) consideran que los dispersores pueden limitar el reclutamiento si la probabilidad de que una semilla sea dispersada (PD) es menor que la probabilidad de que una semilla dispersada llegue a ser una planta establecida (PE). Puesto que la probabilidad de que una semilla de *N. macrocephala* alcance el suelo (PD) es 0.09 y la probabilidad de que una semilla dispersada llegue a ser una plántula con un año de establecimiento (PE) es 0.0013, parece no haber evidencia de que exista limitación por los dispersores. Sin embargo, los experimentos de adición de semillas sí indican que hay limitación en la dispersión debido a la baja cantidad de semillas que alcanzan el suelo. En condiciones naturales la germinación y el establecimiento de nuevas plántulas fueron nulos o muy bajos para ser detectado en las unidades experimentales, mientras que la adición de semillas incrementó el reclutamiento. Estas observaciones corroboran lo reportado por Esparza-Olguín et al. (2002), quienes mencionan no haber encontrado semillas o plántulas en el suelo durante la temporada de reproducción de otra población de *N. macrocephala* en 1997. Estos experimentos fallaron en probar los niveles de semillas necesarios para la saturación del hábitat (Eriksson y Ehrlén 1992), razón por la cual no se pudo establecer el grado de esta limitación. La limitación en el reclutamiento debido a la dispersión parece ser un fenómeno común entre plantas dispersadas por animales (Eriksson y Ehrlén 1992).

*N. macrocephala* presenta limitaciones en la dispersión y una alta pérdida de potencial reproductivo en esta etapa (89%) y adicionalmente hay un mayor número de semillas de *N. mezcalaensis* llegando a los sitios potenciales para el

reclutamiento lo cual le confiere características de mejor competidor y puede ser una de las razones de su mayor éxito en la comunidad.

### ***ETAPA POST-DISPERSIÓN***

El impacto de la depredación de semillas post-dispersión fue alto y ligeramente variable entre microhábitats, lo que modifica el patrón espacial de deposición de semillas por frugívoros, como ha sido reportado previamente para otras especies (Andersen 1989, Harmon and Stamp 1992). Una de las formas como los frugívoros afectan el éxito reproductivo de las plantas es ayudando a las semillas a escapar de los depredadores al alejarlas de la planta madre (Janzen 1971). En el caso de *N. macrocephala*, la depredación de semillas fue mayor bajo conospecíficos y en el espacio abierto (del 100%), que fueron los microhábitats a donde llegaron la mayoría de las semillas dispersadas por los frugívoros (72%). La depredación también fue muy alta en los otros microhábitats, sin embargo, las semillas depositadas en ellos tienen ligeramente una mayor probabilidad de sobrevivir hasta la germinación. *N. mezcalaensis*, como otros cactus columnares dispersados por animales también presenta una alta probabilidad de depredación (Steenbergh y Lowe 1969, Godínez-Alvarez et al. 1999, Castillo y Valiente-Banuet en prep.). En este sentido, *N. mezcalaensis* no tendría ninguna ventaja aparente sobre *N. macrocephala*, pero al haber una mayor cantidad de semillas alcanzando el suelo es posible que un mayor número de semillas sobrevivan a este filtro. Por otro lado, la remoción de semillas por hormigas no necesariamente implica que las semillas sean depredadas. Milesi y Lopez De Casanave (2004) reportan que para otras plantas del desierto se ha encontrado que las hormigas pueden ser dispersoras al llevar las semillas a sitios de alta calidad cerca de sus nidos o a lo

largo de sus rutas de forrajeo. Por lo tanto, los valores aquí reportados pueden ser una sobrestimación de la depredación real.

La depredación (post- dispersión, pre-dispersión, la que ocurre durante la dispersión) puede o no tener efectos sobre el reclutamiento de las plantas. Sin embargo, hay características particulares que algunos autores consideran que hace a las plantas especialmente susceptibles a los efectos de la depredación (Hulme y Kollmann 2002). Entre estas características está el tener la dispersión zoocórica como único modo de dispersión, la ausencia de reproducción vegetativa y la ausencia de banco de semillas. *N. macrocephala* cuenta con todas estas características, por lo que la depredación sí puede tener repercusiones importantes en el reclutamiento.

La capacidad germinativa similar en espacio abierto y bajo el dosel de otras plantas, así como los experimentos *ex situ*, indican que *N. macrocephala* no necesita de facilitación para la germinación. Esto puede ser debido al corto tiempo necesario para la germinación y a que las condiciones que requiere para germinar no son muy exigentes según lo reportado por Medina (2004). Sin embargo, el efecto facilitador sí es necesario para el establecimiento y la supervivencia subsecuente. Tanto los experimentos llevados a cabo en campo, como los de laboratorio demuestran que las plántulas tienen diferente desempeño en los diferentes microhábitats. Este desempeño diferencial no sólo es debido a las condiciones abióticas que ofrecen los diferentes microhábitats, sino que también intervienen algunos mecanismos biológicos como los que ocurren entre diferentes especies de plantas.

Teniendo en cuenta los distintos factores que afectan el destino de las semillas después de que son depositadas por los frugívoros, los microhábitats donde hay mayores probabilidades de reclutamiento son *C. eriophylla*, *L. graveolens* y *P. multifolium*. En estos microhábitats se encontraron plántulas de *N. macrocephala* en mayor densidad y aunque también son de los sitios de establecimiento más abundantes en las áreas de reclutamiento sí parecen presentar algunas ventajas sobre otros. Por ejemplo, proveen una ligera protección contra los depredadores de semillas, proveen las condiciones necesarias para la germinación y las plántulas presentan un mejor desempeño al crecer en estos suelos. En estos mismos microhábitats, además de otros, es donde también ocurre el mayor reclutamiento de *N. mezcalaensis* (Castillo y Valiente-Banuet en prep.). Teniendo en cuenta que los microhábitats para regeneración son un recurso limitado en los desiertos, *N. macrocephala* y *N. mezcalaensis* deben competir por sitios para reclutamiento. Nuevamente, la ventaja la tendrá la especie que sature los microhábitats disponibles más rápidamente y que presente mayor supervivencia. En caso estudiado *N. mezcalaensis* es la especie competitivamente superior.

Los patrones espaciales de reclutamiento obtenidos a partir de las plántulas establecidas no coincidieron con el patrón de dispersión de semillas producido por los frugívoros. Por el contrario, se encontró una fuerte discordancia entre la lluvia de semillas y los microhábitats donde hubo mayor germinación y donde se encontró un mayor número de plántulas establecidas. Los datos reportados hasta ahora en la literatura muestran poca evidencia de concordancia espacial entre la dispersión de semillas y los procesos subsecuentes, como es de esperarse debido a la usual interdependencia de factores que afectan cada etapa del ciclo de vida

(Jordano y Herrera 1995, Schupp 1995, Rey y Alcántara 2000, Traveset et al. 2003). Por ejemplo, no se encontró ninguna plántula establecida bajo plantas conespecíficas, a pesar de que la lluvia de semillas es relativamente alta en este microhábitat. Dos explicaciones que no son mutuamente excluyentes pueden ayudar a entender este patrón. La primera es que éstos son los sitios que presentan los mayores niveles de depredación. La segunda explicación es que por lo general una especie no es nodriza de individuos de su misma especie o de especies emparentadas, como reportan Valiente-Banuet y Verdú (2008). Mayer and Poljakoff-Mayber (1975) y Solomon (1983) también reportan inhibidores del establecimiento en el suelo cercano a conespecíficos. *N. macrocephala* necesita de especies nodrizas para establecerse (Esparza-Holguín et al. 2002) y por lo tanto el reclutamiento en el espacio abierto es improbable.

Sólo una pequeña fracción de las semillas que germinaron sobrevivieron hasta el primer año, indicando que este es otro de los factores responsables del escaso reclutamiento en *N. macrocephala*. Ya se ha reportado previamente que para algunas especies de cactus, y en general otras plantas perenes y longevas que habitan en el desierto, la proporción de semillas que germinan y se establecen es muy baja y que la germinación y el establecimiento de plántulas son las fases más críticas del ciclo de vida de estas plantas (Shreve 1917, Steenbergh and Lowe 1977, Jordan y Nobel 1979, Godínez-Alvarez et al. 1999). Así mismo, se ha reportado que los eventos de reclutamiento ocurren en pulsos, asociados con condiciones favorables para la germinación y el reclutamiento (Steenbergh y Lowe 1977, Godínez-Alvarez et al. 2004). Sin embargo, las observaciones recopiladas en esta población indican que aunque sí han ocurrido eventos de reclutamiento, su

frecuencia en las últimas décadas ha sido muy baja y que probablemente no alcanzan los niveles necesarios para el mantenimiento de la población.

Una de las posibles causas de la baja supervivencia de las plántulas y el escaso reclutamiento de *N. macrocephala* ya fue expuesta previamente por Esparza-Olguin et al. (2002). Estos autores consideran que la principal causa es el incremento en la temperatura y la disminución en la precipitación como resultado del cambio climático que se ha acentuado en las últimas décadas. Téllez-Valdéz y Dávila-Aranda (2003) encontraron que un incremento de 2° y una disminución en un 15% de la precipitación podrían causar la extinción de tres especies y una reducción de entre el 50 y el 90% del área de distribución de otras especies. Comparada con otras especies de cactus columnares, *N. macrocephala* tiene los mayores requerimientos de humedad (Medina 2004) por lo que puede ser una especie particularmente vulnerable al cambio climático global.

En un estudio anterior Medina (2004) encontró diferencias en el desempeño de las plántulas entre *N. macrocephala* y *N. mezcalaensis*, ya que la segunda presentó mayor capacidad germinativa, velocidad de germinación y producción de biomasa, lo cual la hace competitivamente superior y que potencialmente pueda colonizar diferentes ambientes. De hecho, las diferencias en densidades de plántulas como una medida del reclutamiento indican que los eventos de reclutamiento de *N. macrocephala* ocurren mucho menos frecuentemente que en *N. mezcalaensis*. Resultados similares son reportados al compararse con *N. tetetzo* (Esparza-Olguín et al. 2002).

En resumen, los efectos de la competencia por polen, la hibridación y la depredación de semillas pre-dispersión son más fuertes sobre *N. macrocephala*

que sobre *N. mezcalaensis*. Adicionalmente *N. mezcalaensis* presenta una mayor producción de semillas, una dispersión más efectiva y un mejor desempeño de las semillas durante la germinación y el establecimiento. Debido a estos factores *N. mezcalaensis* es competitivamente superior sobre *N. macrocephala* y es posible que esta segunda especie esté inmersa en un proceso de exclusión a través de tales mecanismos.

### ***Limitación en el reclutamiento***

Para varias especies de suculentas que habitan en zonas áridas, el reclutamiento de plántulas derivadas de la reproducción sexual es muy infrecuente (McAuliffe 1984a, Valiente y Ezcurra 1991, Cody 1993, Mandujano et al. 1996, 1998). Sin embargo, esto no implica necesariamente que las especies estén en riesgo de desaparecer, sino que en algunos casos hace parte de la dinámica natural de la especie (Alcorn y May 1962, Steenberg & Lowe 1983, Pierson & Turner 1998, Godínez-Álvarez et al. 1999, Drezner & Lazans 2008). Los picos de reclutamiento ocurren como consecuencia de las condiciones climáticas favorables específicas, como veranos e inviernos menos severos o ampliaciones en el periodo de lluvias, los cuales favorecen la supervivencia de plántulas durante el periodo crucial del establecimiento. En contraste, en los periodos con condiciones menos favorables sólo se establecerán unos pocos o ningún individuo, generando periodos de declinación (Drezner y Lazans 2008). Este tipo de dinámica está más relacionada con factores abióticos que con la biología reproductiva de la planta o con el contexto de las interacciones bióticas.

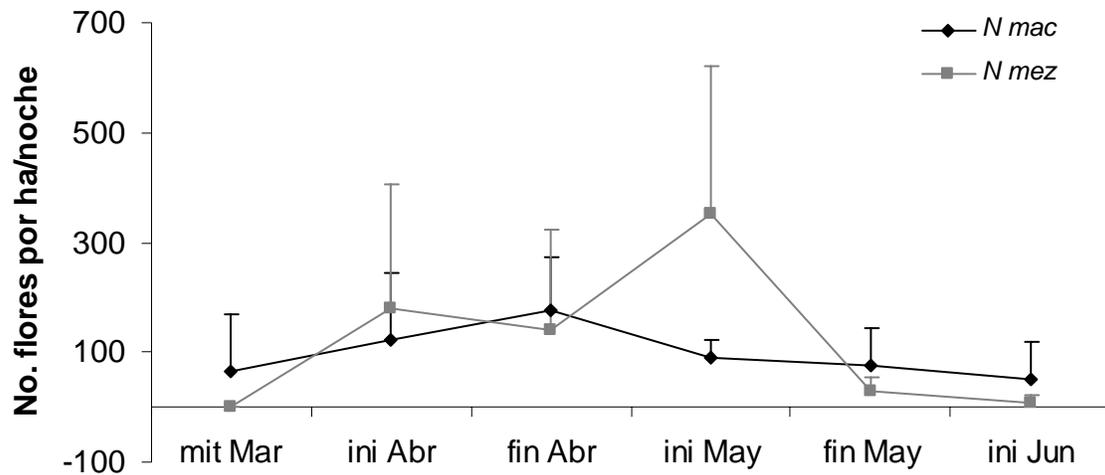
El caso de *N. macrocephala* podría ser similar. Sin embargo, la limitación en el reclutamiento está determinada no sólo por los factores abióticos, sino también por

las limitaciones que ocurren a través de todas las etapas del ciclo reproductivo. En cada etapa hay una pérdida del potencial reproductivo mayor al 77%, aunque la etapa post-dispersión es la que presenta la mayor limitación. El porcentaje total de reclutamiento (PTR) estimado para la población de *N. macrocephala* estudiada en el año de muestreo (0.000241%) fue mucho menor del reportado para otras especies que han sido estudiadas previamente a través de todo el ciclo reproductivo. Para *Rhamnus ludovici-salvatoris*, una especie endémica de las Islas Baleares y con una tendencia demográfica a la disminución, se estimó un PTR de 0.05% y 0.03% en dos hábitats diferentes (Traveset et al. 2003). Para *Olea europaea* se estimó un porcentaje total de transición de 0.55% hasta los dos años de establecimiento, sin incluir la polinización en la etapa pre-dispersión (Rey y Alcántara 2000). En *N. mezcalaensis* se estimó un porcentaje total de transición de 1.14% hasta aproximadamente los 7 años de establecimiento (Castillo y Valiente-Banuet en prep.), sin incluir la etapa pre-dispersión. Estas comparaciones permiten dimensionar la limitación en el reclutamiento de esta especie.

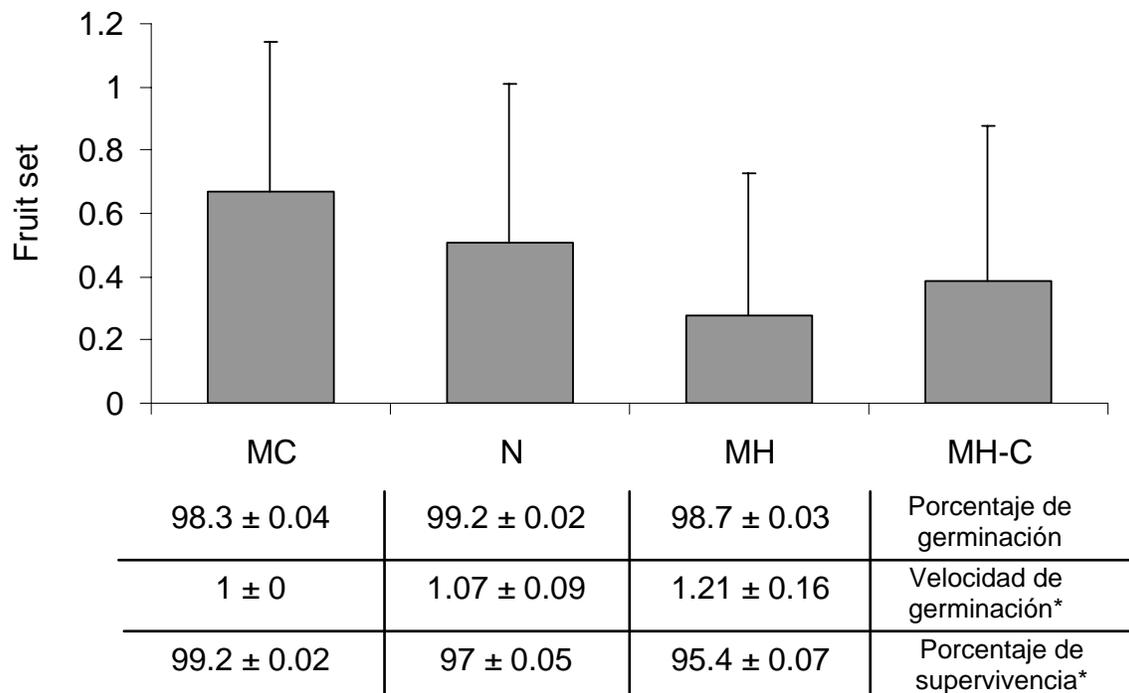
La interpretación de los resultados aquí obtenidos tiene limitaciones debido a que corresponden a una sola población en una escala temporal corta y la fenología, las interacciones con polinizadores y dispersores de semillas y las condiciones ambientales necesarias para la germinación y el establecimiento varían notablemente en un contexto temporal, incluso de un año a otro (Molau et al. 1989, Fröborg y Eriksson 2003, Price et al. 2005). Para tener resultados más precisos es necesario hacer un seguimiento temporal más amplio, evaluar otras poblaciones en diferentes condiciones ambientales y en un contexto comunitario diferente (Bosch y Waser 1999). Los mecanismos aquí evaluados corresponden a

evidencias preliminares que señalan las causas del escaso reclutamiento y la posible extinción de esta población de *N. macrocephala*.

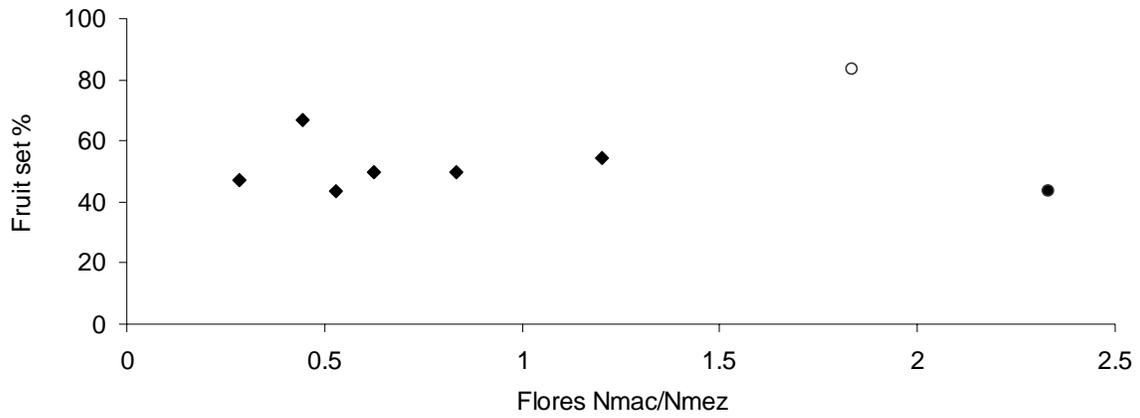
## Figuras



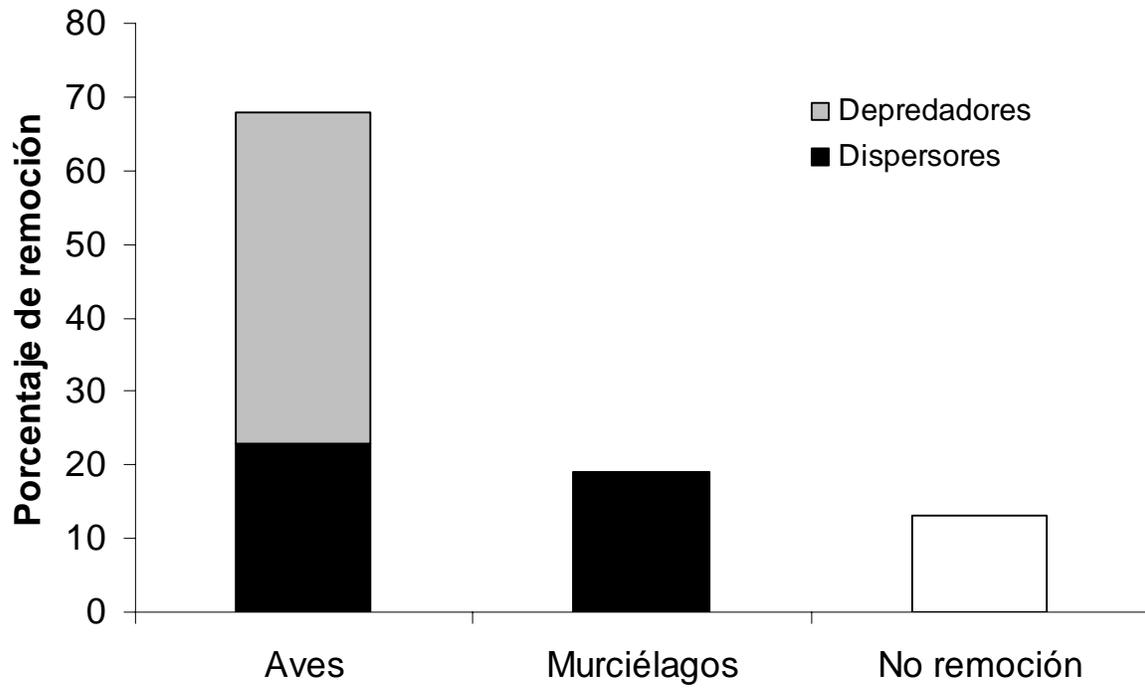
**Fig. 1. a.** Número de individuos floreciendo en diferentes momentos del periodo de floración de un total de 95 individuos focales de *N. macrocephala*. Las barras de error muestran la desviación estándar, ini = inicio del mes, fin = al final del mes, mit = mitad. **b.** Número promedio de flores que abrieron por noche/ha de *N. macrocephala* y *N. mezcalaensis* durante el periodo de floración entre abril y junio del 2007.



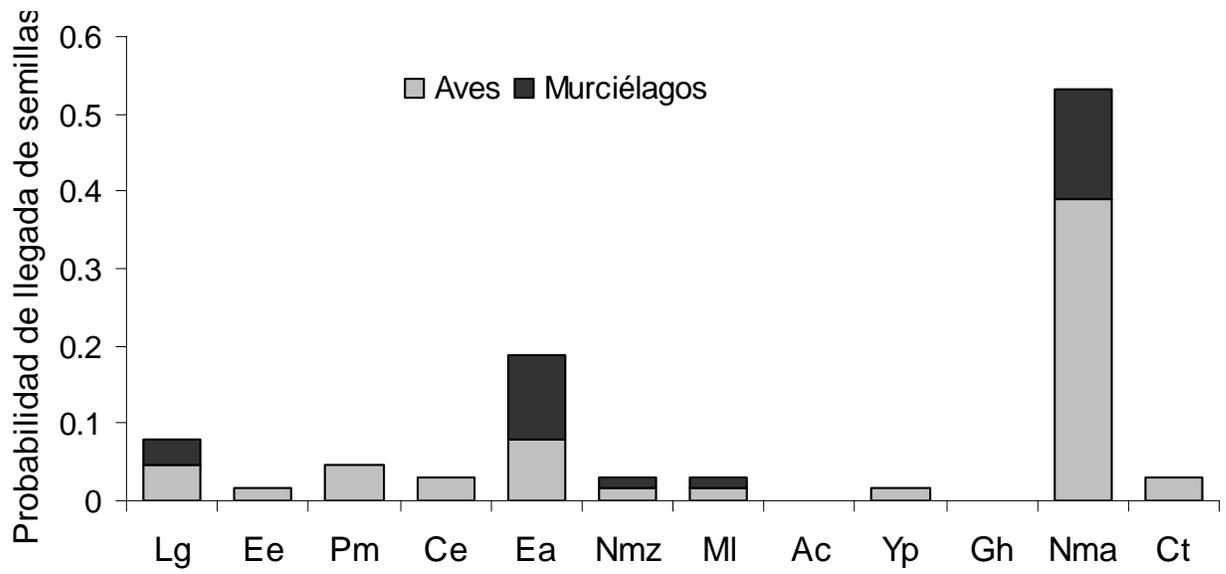
**Fig. 2.** *Fruit set* promedio para los cuatro tratamientos de polinización evaluados en *N. macrocephala*. MC = manual conespecífica, N = polinización natural, MH = manual heteroespecífica y MH-C = manual heteroespecífica y conespecífica. Se estableció el porcentaje y velocidad de germinación de las semillas y el porcentaje de supervivencia de plántulas para los diferentes tratamientos (promedio ± desviación estándar, \*diferencias significativas entre tratamientos).



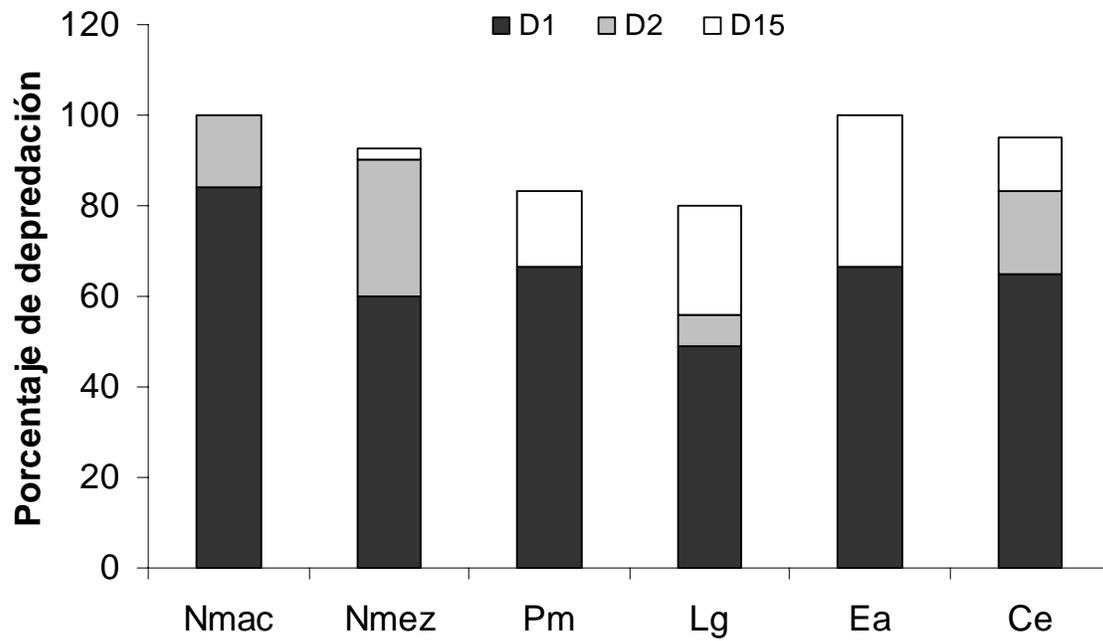
**Fig. 3.** *Fruit set* de *N. macrocephala* en diferentes momentos del periodo de floración con diferente proporción de flores de *N. macrocephala* (Nmac) / *N. mezcalaensis* (Nmez). Los rombos corresponden a momentos de la floración en los que hubo flores de las dos especies y los círculos corresponden a momentos de la floración en los que sólo había flores de Nmac. El círculo negro es al inicio y el blanco es al final de la floración.



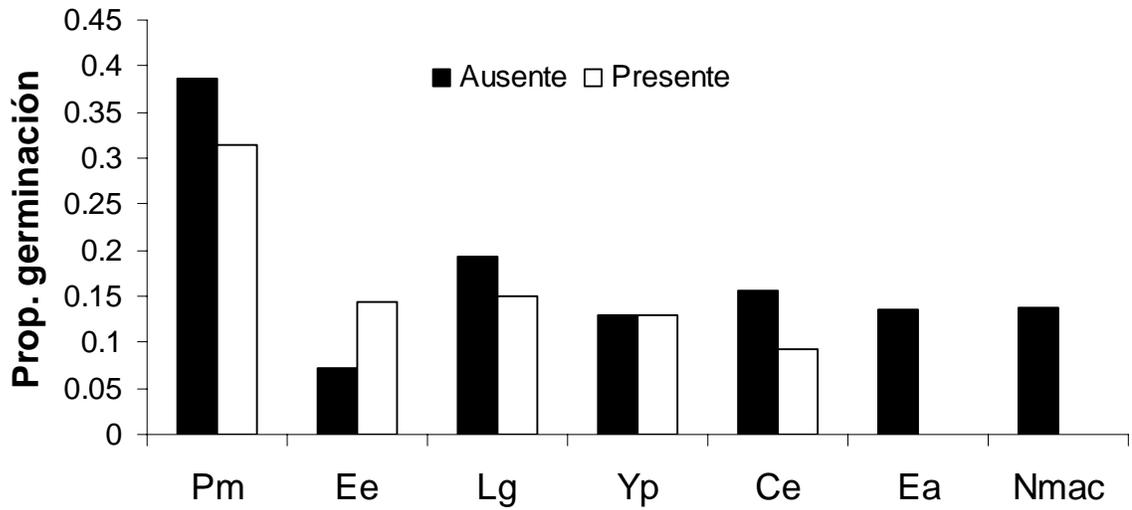
**Figura. 4.** Proporción ponderada de semillas de *N. macrocephala* que son removidas por aves (dispersión y depredación) y por murciélagos y la proporción de semillas que no son removidas del parental.



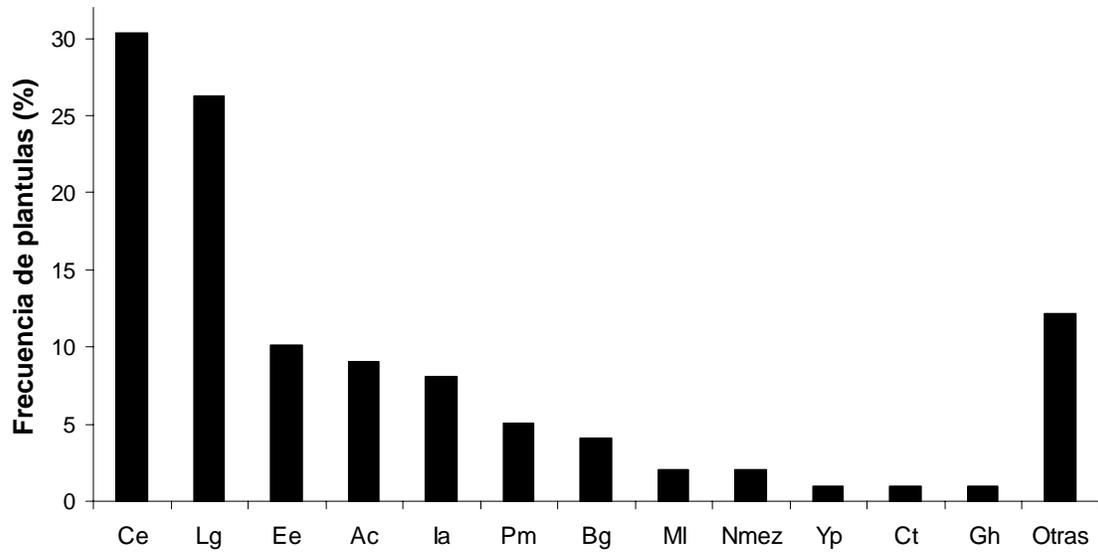
**Fig. 5.** Patrón de dispersión de semillas de *N. macrocephala* en el año 2007. Se muestra la probabilidad de llegada de semillas a cada microhábitat y el aporte de aves y murciélagos a este patrón de dispersión.



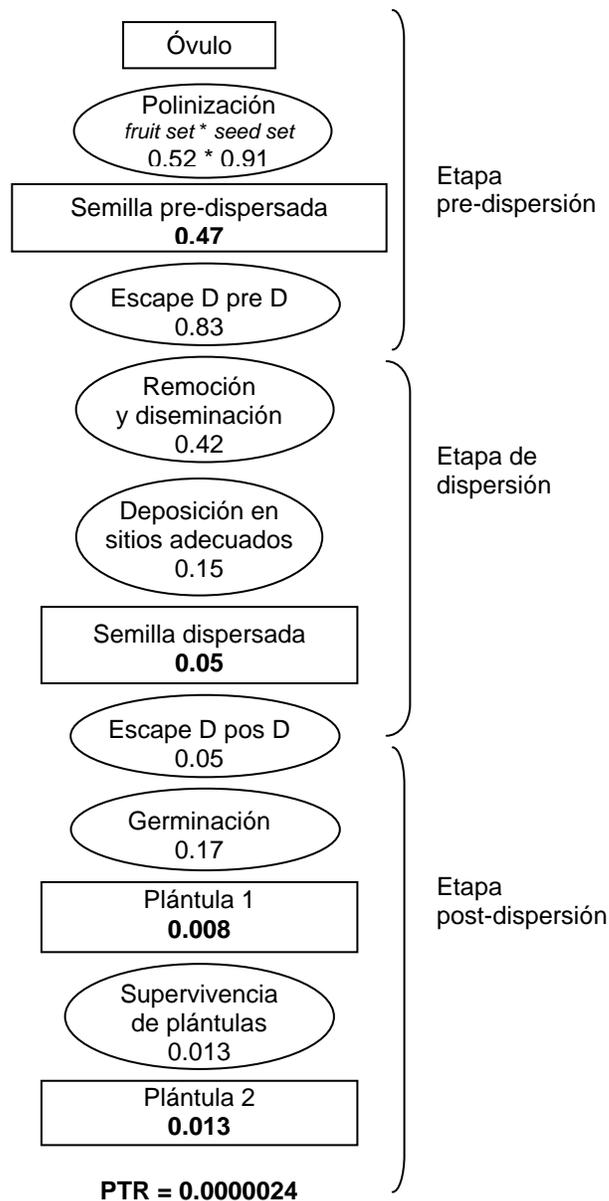
**Fig. 6.** Porcentaje de semillas de *N. macrocephala* depredadas por hormigas en cinco microhábitat diferentes al primer (D1), segundo (D2) y día 15 (D15) después de que los experimentos fueron establecidos.



**Fig. 7.** Porcentaje de germinación de las semillas de *N. macrocephala* en diferentes microhábitat (Pm: *P. multifolium*, Ee: *E. eglandulosa*, Lg: *L. graveolens*, Yp: *Yucca periculosa*, Ce: *C. eriophylla*, Ea: Espacio abierto, Nmac: *N. macrocephala*. con establecimiento previo de plántulas de *N. mezcalaensis* y sin establecimiento previo, en condiciones *in situ*.



**Fig. 8.** Frecuencia de de plántulas de *N. macrocephala* en diferentes microhábitats en San Juan Raya-Valle del Tehuacán. Los microhábitat fueron determinados con base en la planta con la cobertura dominante y presumiblemente más antigua. Ce: *C. eriophylla*, Lg: *L. graveolens*, Ee: *E. eglandulosa*, Ac: *Acacia constricta*, Ia: *Ipomea arborescens*, Pm: *P. multifolium*, Bg: *B. gracilis*, MI: *Mimosa lacerata*, Nmez: *N. mezcalaensis*, Yp: *Y. periculosa*, Ct: *Cnidosculus tehuacanensis*, Gh: *Gochnatia hypoleuca*.



**Fig. 9.** Diagrama del reclutamiento que presenta los estadios (rectángulos) y los procesos (óvalos) que intervienen durante las tres etapas del reclutamiento de una población de *N. macrocephala*. En negrilla se presentan las probabilidades de transición entre los diferentes estadios y sin negrilla las probabilidades de transición entre procesos específicos. Las probabilidades de transición entre estadios corresponden al producto de los procesos involucrados. PTR es la probabilidad total de reclutamiento y corresponde al producto de las probabilidades de transición entre los diferentes estadios considerados. Las menores probabilidades de transición se presentan en la etapa post-dispersión.

## Tablas

Tipo de evento	Probabilidad de ocurrencia
Polinización conespecífica de <i>N. macrocephala</i> $p^2(1-c) + pc$	$(0.09)^2 * (1-0.5) + (0.09 * 0.5) = 0.05$
Pérdida de polen de <i>N. macrocephala</i> $pq(1-c)$	$(0.09 * 0.91) * (1-0.5) = 0.04$
Llegada de polen heteroespecífico a <i>N. mezcalaensis</i> $qp(1-c)$	$(0.91 * 0.09) * (1-0.5) = 0.04$
Polinización conespecífica de <i>N. mezcalaensis</i> $q^2(1-c) + qc$	$(0.91)^2 * (1-0.5) + (0.91 * 0.5) = 0.87$

**Tabla 1.** Probabilidad de llegada y remoción de polen en *N. macrocephala* y *N. mezcalaensis* con base en el modelo de Levin y Anderson (1970). En el primer paréntesis de la fórmula se encuentran la frecuencia de las *N. macrocephala* ( $p$ ) y *N. mezcalaensis* ( $q$ ) dos calculada con base en sus densidades,  $p+q=1$ . La probabilidad de que el polinizador escoja la misma especie en dos movimientos sucesivos es llamada  $c$ . En este caso la probabilidad de un movimiento por selección ( $c$ ) y de un movimiento al azar ( $1-c$ ) fue considerada como igual (0.5).

<b>Especie</b>	<b>No. visitas</b>	<b>Duración (media± DE)</b>	<b>Porcentaje de visitas</b>	<b>Porcentaje de tiempo</b>
<i>Zenaida asiatica</i> <sup>†</sup>	4	60.2 ± 61.6	10%	6%
<i>Melanerpes hypopolius</i>	5	58.4 ± 44.4	12.5%	7%
<i>Picoides scalaris</i>	4	67.5 ± 89.2	10%	7%
<i>Lanius ludovicianus</i>	1	123	2.5%	3%
<i>Polioptila albiloris</i>	1	138	2.5%	3.5%
<i>Mimus polyglottos</i>	2	82 ± 72	5%	4%
<i>Toxostoma curvirostre</i>	2	60.5 ± 20.5	5%	3%
<i>Phainopepla nitens</i> *				
<i>Vermivora celata</i>	1	80	2.5%	2%
<i>Aimophila mystacalis</i>	1	2	2.5%	0.5%
<i>Icterus waglerii</i>	2	83 ± 51.6	5%	4%
<i>Icterus cucullatus</i> *				
<i>Carpodacus mexicanus</i> <sup>†</sup>	17	144.2 ± 176.1	42.5%	60%

<sup>†</sup>Depredadores de semillas' \* Registros de años anteriores

**Tabla 2.** Lista de especies observadas consumiendo frutos de *N. macrocephala* en la temporada de fructificación del 2007, con una caracterización del tiempo promedio de las visitas (segundos).

## Literatura citada

- Agren, J. 1996. Population size, pollinator limitation, and seed set in the self-incompatible herb *Lythrum salicaria*. *Ecology* 77: 1779-1790.
- Aizen, M. A. y P. Feinsinger. 1994. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. *Ecology* 75: 330-351.
- Alcorn, S. M. y C. May. 1962. Attrition of a saguaro forest. *Plant Disease Reporter* 46: 156-158.
- Alejos, L. P. 2006. Caracterización a nivel genético de un posible híbrido entre dos especies de cactáceas columnares del género *Neobuxbaumia*. Tesis de Maestría. FES Iztacala. UNAM.
- Andersen, A. N. 1989. How important is seed predation to recruitment in stable populations of long-lived perennials? *Oecologia* 81: 310-315.
- Ashman, T., T. M. Knight, J. A. Steets, P. Amarasekare, M. Burd, D. R. Campbell, M. R. Dudash, M. O. Johnston, Su. J. Mazer, R. J. Mitchell, M. T. Morgan y W. G. Wilson. 2004. Pollen limitation of plant reproduction: ecological and evolutionary causes and consequences. *Ecology* 85: 2408-2421.
- Bell, J. M., J. D. Karron y R. J. Mitchell. 2005. Interspecific competition for pollination lowers seed production and outcrossing in *Mimulus ringens*. *Ecology* 86: 762-77.
- Bierzychudek, P. 1981. Pollinator limitation of plant reproductive effort. *The American Naturalist* 117: 838-840.

- Bosch, M. y N. M. Waser 2001. Experimental manipulation of plant density and its effect on pollination and reproduction of two confamilial montane herbs. *Oecologia* 126: 1432-1939.
- Bravo-Hollis, H. y H. Sánchez-Mejorada. 1991. Las Cactáceas de México Vol. III. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Brock, M. T. 2004. The potential for genetic assimilation of a native dandelion species, *Taraxacum ceratophorum* (Asteraceae), by the exotic congener *T. officinale*. *American Journal of Botany* 91:656-663.
- Brown, J. H. y A. Kodric-Brown. 1979. Convergence, competition, and mimicry in a temperate community of hummingbird-pollinated flowers. *Ecology* 60: 1022-1035.
- Brown, B. J. y R. J. Mitchell. 2001. Competition for pollination: effects of pollen of an invasive plant on seed set of a native congener. *Oecologia* 129: 1432-1939.
- Bullock, J. M, y I. L Moy. 2004. Plants as seed traps: inter-specific interference with dispersal. *Acta Oecologica* 25: 35-41.
- Burd, M. 1994. Bateman's principle and plant reproduction: the role of pollen limitation in fruit and seed set. *Botanical Review* 60: 89-137.
- Burgess, K. S. y B. C. Husband. 2006. Habitat differentiation and the ecological costs of hybridization: the effects of introduced mulberry (*Morus alba*) on a native congener (*M. rubra*). *Journal of Ecology* 94: 1061-1069.

- Calvo, R. N. y C. C. Horvitz. 1990. Pollinator limitation, cost of reproduction, and fitness in plants: a transition-matrix demographic approach. *American Naturalist* 136: 499-516.
- Campbell, D. R. 1985. Pollinator sharing and seed set of *Stellaria pubera*: competition for pollination. *Ecology* 66: 544-553.
- Campbell, D. R. 1986. Predicting plant reproductive success from models of competition for pollination. *Oikos* 47: 257-266
- Campbell, D. R. y A. F. Motten. 1985. The mechanism of competition for pollination between two forest herbs. *Ecology* 66: 554-563.
- Campbell, D. R., N. M. Waser y G. T. Pederson. 2002a. Predicting patterns of mating and potential hybridization from pollinator behavior. *American Naturalist* 159: 438-450.
- Campbell, D. R., M. Crawford, A. K. Brody y T. A. Forbis. 2002b. Resistance to predispersal seed predators in a natural hybrid zone. *Oecologia* 131: 436-443.
- Cavender-Bares, J., D.D. Ackerly, D.A. Baum, y F.A. Bazzaz. 2004. Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities. *The American Naturalist* 163: 823-843.
- Carlo, T. A. 2005. Interspecific neighbors change seed dispersal pattern of an avian-dispersed plant. *Ecology* 86: 2440-2449.
- Carlo, T. A., J. A. Collazo y M. J. Groom. 2003. Avian fruit preferences across a Puerto Rican forested landscape: pattern consistency and implications for seed removal. *Oecologia* 134:119-131.

- Carlo, T. A., J. E. Aukema y J. M. Morales. 2007. Plant-frugivore interactions as spatially explicit Networks, integrating frugivore foraging with fruit plant spatial patterns. En: Seed dispersal. Theory and its application in a changing world. Dennis, A.J., E. W. Schupp, R. J. Green y D. A. Westcott (Eds.). pp. 369-390. CABI.
- Carlo, T. A. y J. M. Morales. 2008. Inequalities in fruit-removal and seed dispersal: consequences of bird behaviour, neighbourhood density, and landscape aggregation. *Journal of Ecology* 96: 609-618.
- Chapman, M. A., D. G. Forbes y R. J. Abbott. 2005. Pollen competition among two species of *Senecio* (Asteraceae) that form a hybrid zone on Mt. Etna, Sicily. *American Journal of Botany* 92: 730-735.
- Clark, J. S., E. Macklin y L. Wood. 1998. Stages and spatial scales of recruitment limitation in Southern Appalachian Forests. *Ecological Monographs* 68: 213-235.
- Cody, M. L. 1993. Do cholla cacti use of need nurse plants in the Mojave Desert? *Journal of Arid Environments* 24: 139-154.
- Costa, J. H. y R. S. Wallace. 1996. La citología y la sistemática molecular en la familia Cactaceae. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*: 41: 27-45.
- Dar, S., M. C. Arizmendi y A. Valiente-Banuet. 2006. Diurnal and nocturnal pollination of *Marginatocereus marginatus* (Pachyceraceae: Cactaceae) in Central Mexico. *Annals of Botany* 97: 423-427.
- Darwin, C. 1859. *On the origin of species by natural selection*. Murray, London.

- Dávila, P., M. del C. Arizmendi, A. Valiente-Banuet, J. L. Villaseñor, A. Casas y R. Lira. 2002. Biological diversity in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 11: 421-442.
- De Steven, D. 1981. Predispersal seed predation in a tropical shrub (*Mabea occidentalis*, Euphorbiaceae). *Biotropica* 13: 146-150.
- Diamond, J. M. 1975. Assembly of species communities. En: *Ecology and Evolution of Communities*. M. L. Cody y J. M. Diamond. Pp: 342-444. Cambridge: Harvard University Press.
- Drezner, T. D. y B. L. Lazarus. 2008. The population dynamics of columnar and other Cacti: A Review. *Geography Compass* 2/1: 1-29.
- Ehrlén, J y O. Eriksson. 2000. Dispersal limitation and patch occupancy in forest herbs. *Ecology* 81: 1667-1674.
- Ellstrand, N. C. y D. R. Elam. 1993. Population genetic consequences of small population size: implications for plant conservation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 217-242.
- Esparza-Olguín, L. 1998. Estudio poblacional de *Neobuxbaumia macrocephala*: análisis matricial. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM.
- Esparza-Olguín, L., T. Valverde, E. Vilchis-Anaya. 2002. Demographic analysis of a rare columnar cactus (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacán Valley, México. *Biological Conservation* 103: 349-359.
- Fenner, M. y F. Thompson. 2005. *The ecology of seeds*. Cambridge University Press, U.K.

- Ferguson, C. J., D. A. Levin y R. K. Jansen. 1999. Natural hybridization between an outcrossing and a selfing Phlox (Polemoniaceae): the maternal species of F1 hybrids. *Plant, Systematics and Evolution* 218: 153-158.
- Fishman, L. y R. Wyatt. 1999. Pollinator-mediated competition, reproductive character displacement, and the evolution of selfing in *Arenaria uniflora* (Caryophyllaceae). *Evolution* 53: 1723-1733.
- Fleming, T. H., y V. J. Sosa. 1994. Effects of nectarivorous and frugivorous mammals on reproductive success of plants. *Journal of Mammalogy* 75: 845-851.
- Flemming, T. H. 2002. Pollination biology of four species of Sonoran columnar cacti. En: *Columnar cacti and their mutualists: evolution, ecology, and conservation*. Fleming, T.H, y A. Valiente-Banuet (eds.). pp: 207-224. Tucson, The University Arizona Press.
- Forsyth, S. F. y A. K. Watson. 1985. Predispersal seed predation of Canada thistle. *Canadian Entomologist* 117: 1075-1081.
- Fritz, R. S., C. Moulia y G. Newcombe. 1999. Resistance of hybrid plant and animals to herbivores, pathogens and parasites. *Annual Review of Ecology and Systematics* 30: 565–591.
- Fröborg, H. y O. Eriksson. 2003. Predispersal seed predation and population dynamics in the perennial understory herb *Actaea spicata*. *Canadian Journal of Botany* 81: 1058-1069.
- García, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, México.

- Gibson, A. C. y P. S. Nobel. 1986. *The cactus primer*. Harvard University Press.
- Godínez-Alvarez, H. y A. Valiente-Banuet. 1998. Germination and early seedling growth of Tehuacan Valley cacti species: the role of soils and seed ingestion by dispersers on seedling growth. *Journal of Arid Environments* 39: 21-31.
- Godínez-Alvarez, H., A. Valiente-Banuet y L. Valiente-Banuet. 1999. Biotic interactions and the population dynamics of the long-lived columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo* in the Tehuacán Valley, Mexico. *Canadian Journal of Botany* 77: 203-208.
- Godínez-Alvarez, H., y A. Valiente-Banuet. 2000. Fruit-feeding behavior of the bats *Leptonycteris curasoae* and *Choeronycteris mexicana* in flight cage experiments: consequences for dispersal of columnar cactus seeds. *Biotropica* 32: 552–556.
- Godínez-Alvarez, H., A. Valiente-Banuet y A. Rojas-Martínez. 2002. The role of seed dispersers in the population dynamics of the columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo*. *Ecology* 83: 2617-2629.
- Godínez-Álvarez, H., T. Valverde y P. Ortega-Baes. 2003. Demographic trends in the Cactaceae. *The Botanical Review* 69: 173-203.
- Godínez-Alvarez, H. y A. Valiente-Banuet. 2004. Demography of the columnar cactus *Neobuxbaumia macrocephala*: a comparative approach using population projection matrices. *Plant Ecology* 174: 109–118.
- Green, T. W y I. G. Palmald. 1975. Effects of Insect Seed Predators on *Astragalus cibarius* and *Astragalus utahensis* (Leguminosae). *Ecology* 56: 1435-1440.

- Gross, R. S. y P. A. Werner. 1983. Relationships among flowering phenology, insect visitors, and seed-set of individuals: experimental studies on four co-occurring species of Goldenrod (*Solidago*: Compositae). *Ecological Monographs* 53: 95-117.
- Harmon, G. D. y N. E. Stamp. 1992. Effects of postdispersal seed predation on spatial inequality and size variability in an annual plant, *Erodium cicutarium* (Geraniaceae). *American Journal of Botany* 79: 300-305.
- Herrera, C. M. 1981. Fruit variation and competition for dispersers in natural populations of *Smilax aspera*. *Oikos* 36: 51-58.
- Hulme, P. E. y J. Kollmann. 2002. Seed predator guilds, spatial variation in post dispersal seed predation and potential effects on plant demography: a temperate perspective. En: *Seed Fate*. P. M. Forget, J. E. Lambert, P. E. Hulme y S. B. Vander Wall (eds.), pp: 9-30. CABI Publishing, U.K.
- Hulme, P. E. 1998. Post-dispersal seed predation: consequences for plant demography and evolution. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 1: 32-46.
- Hulme, P. E. 2002. Seed eaters: seed dispersal, destruction and demography. En: *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution, and conservation*. D.J. Levey, W. R. Silva y M. Galetti (eds), pp: 257-273. CABI Publishing, U.K.
- Huxel, G.R. 1999. Rapid displacement of native species by invasive species: effects of hybridization. *Biological Conservation* 89: 143-152.
- Janzen, D. H. 1971. Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2: 465-492.

- Janzen, D. H. 1975. Intra- and interhabitat variations in *Guazuma ulmifolia* (Sterculiaceae) seed predation by *Amblycerus cistelinus* (Bruchidae) in Costa Rica. *Ecology* 56: 1009-1013.
- Jordan, P. W. y P. S. Nobel. 1979. Infrequent establishment of seedlings of *Agave deserti* (Agavaceae) in the northwestern Sonoran Desert. *American Journal of Botany* 66: 1079-1084.
- Jordano, P. y C. M. Herrera. 1995. Shuffling the offspring: Uncoupling and spatial discordance of multiple stages in vertebrate seed dispersal. *Ecoscience* 2: 230-237.
- Klips, R. A. 1999. Pollen competition as a reproductive isolating mechanism between two sympatric *Hibiscus* species (Malvaceae). *American Journal of Botany* 86: 269-272.
- Knight, T. M., J. A. Steets, J. C. Vamosi, S. J. Mazer, M. Burd, D. R. Campbell, M. R. Dudash, M. O. Johnston, R. J. Mitchell, y T-L. Ashman. 2005. Pollen limitation of plant reproduction: pattern and process. *Annual Review of Evolution and Systematics* 36:467-97.
- Kunin, W. E. 1997. Population size and density effects in pollination: pollinator foraging and plant reproductive success in experimental arrays of *Brassica kaber*. *Journal of Ecology* 85: 225-234.
- Lamont, B. B., P. G. L. Klinkhamer y E. T. F. Witkowski. 1993. Population fragmentation may reduce fertility to zero in *Banksia goodii* - a demonstration of the Allee effect. *Oecologia* 94: 446-450.

- Levin, D. A. 1972. Competition for pollinator service: a stimulus for the evolution of autogamy. *Evolution* 26: 668-669.
- Levin, D. A. y W. W. Anderson. 1970. Competition for pollinators between simultaneously flowering species. *American Naturalist* 104: 455-467.
- Levin, D. A., J. Francisco-Ortega y R. K. Jansen. 1996. Hybridization and the extinction of rare plant species. *Conservation Biology* 10: 10–16.
- Loiselle, B. A. 1990. Seeds in droppings of tropical fruit-eating birds: importance of considering seed composition. *Oecologia* 82: 494-500.
- Louda, S. M. 1983. Seed predation and seedling mortality in the recruitment of a shrub, *Haplopappus venetus* (Asteraceae), along a climatic gradient. *Ecology* 64: 511-521.
- Mandujano M. C., C. Montana y L. E. Eguiarte. 1996. Reproductive Ecology and Inbreeding Depression in *Opuntia rastrera* (Cactaceae) in the Chihuahuan Desert: Why are Sexually Derived Recruitments so Rare? *American Journal of Botany* 83: 63-70.
- Mandujano, M. C., C. Montaña, I. Méndez y J. Golubov. 1998. The relative contributions of sexual reproduction and clonal propagation in *Opuntia rastrera* from two habitats in the Chihuahuan Desert. *Journal of Ecology* 86: 911-921.
- Mayer, A. M. y A. Poljakoff-Mayber. 1975. The germination of seeds. Segunda edición. Pergamon Press, New York.

- McAuliffe, J. R. 1984a. Sahuaro–nurse tree associations in the Sonoran Desert: competitive effects of sahuaros. *Oecologia* 64:319–321.
- McAuliffe, J. R. 1988. Markovian dynamics of simple y complex desert plant communities. *The American Naturalist* 131: 459–490.
- McIntosh, M. E. 2002. Plant size, breeding system, and limits to reproductive success in two sister species of *Ferocactus* (Cactaceae). *Plant Ecology* 1962: 273-288.
- Medina, J. 2004. Recursos hídricos del suelo y requerimientos para la germinación de cinco cactus columnares gigantes con poblaciones segregadas en el valle de Tehuacan. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología, UNAM.
- Menges, E. S., D. M. Waller y S. C. Gawler. 1986. Seed set and seed predation in *Pedicularis furbishiae*, a rare endemic of the St. John River, Maine, *American Journal of Botany* 73: 1168-1177.
- Milesi, F. A. y J. Lopez De Casenave. 2004. Unexpected relationships and valuable mistakes: non-myrmecochorous *Prosopis* dispersed by messy leafcutting ants in harvesting their seeds. *Austral Ecology* 29: 558-567.
- Molau, U., B. Eriksen y J. Teilmann-Knudsen. 1989. Predispersal seed predation in *Bartsia alpine*. *Oecologia* 81: 181-185.
- Muller, C. H. 1969. Allelopathy as a factor in ecological process. *Plant Ecology* 18: 348-357.

- Nagy, E. S. 1997. Frequency-dependent seed production and hybridization rates: implications for gene flow between locally adapted plant populations. *Evolution* 51: 703-714.
- Nassar J.M., N. Ramirez y O. Linares. 1997. Comparative pollination biology of Venezuelan columnar cacti and the role of nectar-feeding bats in their sexual reproduction. *American Journal of Botany* 84: 918-927.
- Nathan, R, H. y C. Muller-Landau. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology & Evolution* 15: 278-285.
- Pausas, J. G., A. Bonet, F. T. Maestre y A. Climent. 2006. The role of the perch on the nucleation process in Mediterranean semi-arid oldfields. *Acta Oecologica* 29: 346-352.
- Petit, S. 1995. The pollinators of two species of columnar cacti in Curacao, Netherlands Antilles. *Biotropica* 27: 538–541.
- Pierson, E. A. y R. M. Turner. 1998. An 85-year study of saguaro (*Carnegiea gigantea*) demography. *Ecology* 79: 2676–2693.
- Randall, J. L. y K. W. Hilu. 1990. Interference through improper pollen transfer in mixed stands of *Impatiens capensis* and *I. pallida* (Balsaminaceae). *American Journal of Botany* 77: 939-944.
- Rathcke, B. 1983. Competition and facilitation among plants for pollination. En: *Pollination Biology*. L. Real (Ed.), pp: 305-329. Academic Press, INC.

- Real L. A. y B. J. Rathcke 1991 Individual variation in nectar production and its effects on fitness in *Kalmia latifolia*. *Ecology* 72: 149-155
- Rey, P. J., y J. M. Alcántara. 2000. Recruitment dynamics of a fleshy-fruited plant (*Olea europaea*): connecting patterns of seed dispersal to seedling establishment. *Journal of Ecology*: 622–633.
- Rhymer J. M. y D. Simberloff. Extinction by hybridization and introgression. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 83-109.
- Ricklefs R. E. 1993. *The economy of nature*. Freeman New York.
- Rieseberg, L. H., A. M. Desrochers y S. J. Youn. 1995. Interspecific pollen competition as a reproductive barrier between sympatric species of *Helianthus* (Asteraceae). *American Journal of Botany* 82: 515-519.
- Rieseberg, L. H. 1995. The role of hybridization in evolution: old wine in new skins. *American Journal of Botany* 82: 944-953.
- Rieseberg, L. H., M. J. Kim y G. J. Seiler. 1999. Introgression between cultivated sunflowers and a sympatric wild relative, *Helianthus petiolaris* (Asteraceae). *International Journals of Plant Sciences* 160: 102-108.
- Rojas-Martínez, A. 1996. Estudio poblacional de tres especies de murciélagos nectarívoros considerados como migratorios y su relación con la presencia estacional de los recursos florales en el Valle del Tehuacan. Tesis de Maestría en Ciencias. Facultad de Ciencias, UNAM.

- Roughgarden, J. y J. Diamond, 1986. The role of species interactions in community ecology. En: Community Ecology. Diamond, J. y T. J. Case (Eds), pp: 333-343. New York Harper y Row Publishers Inc.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Editorial Limusa, México.
- Saracco, J. F., J. A. Collazo y M. J. Groom. 2004. How do frugivores track resources? Insights from spatial analyses of bird foraging in a tropical forest. *Oecologia* 139: 235-245.
- Saracco, J. F., J. A. Collazo, M. J. Groom y T. A. Carlo. 2005. Crop Size and Fruit Neighborhood Effects on Bird Visitation to Fruiting *Schefflera morototoni* Trees in Puerto Rico. *Biotropica* 37: 81-87.
- Sargent, R. D., y D. D. Ackerly. 2008. Plant–pollinator interactions and the assembly of plant communities. *Trends in Ecology & Evolution* 23: 123-130.
- Schupp. E. W. 1995. Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany* 82: 399-409.
- Schupp, E. W., T. Milleron y S. E. Russo. 2002. Dissemination limitation and the origin and maintenance of species-rich tropical forest. Pp: 19-34. En: Seed dispersal & Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation. Levey, D. J., W. R. Silva y M. Galetti (Eds.). CABI Publishing.
- Shreve, F. 1917. The establishment of desert perennials. *Journal of Ecology* 5: 210-216.
- Slingsby, J. A. y G. A. Verboom. 2006. Phylogenetic relatedness limits co-occurrence at fine spatial scales: evidence from the Schoenoid sedges

(Cyperaceae: Schoeneae) of the Cape floristic region, South Africa. *American Naturalist* 168: 14-27.

Solomon, B. P. 1983. Autoallelopathy in *Solanum carolinense*: Reversible delayed germination. *American Midland Naturalist* 110: 412-418.

Steenbergh, W. F. y C. H. Lowe. 1969. Critical factors during the first years of life of the saguaro (*Cereus giganteus*) at saguaro national monument, Arizona. *Ecology* 50: 825-834.

Steenbergh, W. F. y C. H. Lowe. 1977. Ecology of the saguaro II. Reproduction, germination, establishment, and survival of the young plant. Scientific Monograph Series 8. National Park service, Washington, D. C. USA.

Steenbergh, W. F., and Lowe, C. H. 1983. Ecology of the Saguaro: III: growth and demography. National Park Service Scientific Monograph Series No. 17. Washington, DC: National Park Service.

Téllez-Valdes, O. y P. Dávila-Aranda. 2003. Protected areas and climate change: a case study of the cacti in the Tehuacán-Cuicatlán Biosphere Reserve, Mexico. *Conservation Biology* 17: 846-853.

Traveset, A., J. Gulias, N. Riera y M. Mus. 2003. Transition probabilities from pollination to establishment in a rare dioecious shrub species (*Rhamnus ludovici-salvatoris*) in two habitats. *Journal of Ecology* 91: 427-437.

Trujillo-Argueta, Sonia y Mario Gonzalez Espinosa. 1991. Hybridization, reproductive isolation and reproduction forms of *Opuntia* spp. *Agrociencia* 1: 39-58.

- Turner, R. M., S. M. Alcorn y G. Olin. 1969. Mortality of transplanted saguaro seedlings. *Ecology* 50: 835-844.
- 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, Mexico. *Journal of Ecology* 79: 961-971.
- Valiente-Banuet, A., M. C. Arizmendi, A. Rojas y L. Domínguez. 1996. Ecological relationships between columnar cacti and nectar feeding bats in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 12:103-119.
- Valiente-Banuet, A., A. Rojas-Martínez, M. C. Arizmendi y P. Dávila. 1997a. Pollination biology of two columnar Cacti (*Neobuxbaumia mezcalaensis* and *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacán Valley, central Mexico. *American Journal of Botany* 84: 452-455.
- Valiente-Banuet. 2002. Vulnerabilidad de los sistemas de polinización de cactáceas columnares de México. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 99-104.
- Valiente-Banuet, A. y M. Verdú. 2008. Temporal shifts from facilitation to competition occur between closely related taxa. *Journal of Ecology* 96: 489-494.
- Villalón, M., P. Carrillo y M. Soto. 1991. Comparación de dos longitudes de líneas de muestreo para estimar cobertura en el matorral tamaulipeco mediante el método de puntos modificado", Reporte Científico No. 23, Facultad de Ciencias Forestales, UANL, Linares, N. L., México.

- Waser, N. M. 1978a. Competition for hummingbird pollination and sequential flowering in two Colorado wildflowers. *Ecology* 59: 934-944.
- Waser, N. M. 1978b. Interspecific pollen transfer and competition between co-occurring plant species. *Oecologia* 36: 1432-1939.
- Waser, N. M. y M. V. Price. 1982. A Comparison of pollen and fluorescent dye carry over by natural pollinators of *Ipomopsis aggregata* (Polemoniaceae). *Ecology* 63: 1168-1172.
- Webb, C. O., D. D. Ackerly, M. A. McPeck y M. J. Donoghue. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 475-505.
- Who, E., J. E. Decelle y D. J. Tolsma. 1990. Predisersal seed predation in native leguminous shrubs and trees in savannas of southern Botswana. *African Journal of Ecology* 28: 45-54.
- Wolf, D.E., N. Takebayashi y L.H. Rieseberg. 2001. Predicting the risks of extinction through hybridization. *Conservation Biology* 15: 1039-1053.
- Young, A. S., S-M. Chang y R. R. Sharitz 2007. Reproductive ecology of a federally endangered legume, *Baptisia abachinifera*, and its more widespread congener, *B. lanceolata* (Fabaceae). *American Journal of Botany* 94: 228-236.
- Zimmerman, M. 1980. Reproduction in *Polemonium*: pre-dispersal seed predation. *Ecology* 61: 502-506.

## Discusión general y conclusiones

- El escaso reclutamiento observado en *N. macrocephala* es promovido por limitaciones que ocurren en las tres etapas de la reproducción. Estas limitaciones son debidas a fallas en las interacciones mutualistas, el resultado directo de las interacciones antagonistas con depredadores y de la competencia con su especie hermana (*N. mezcalaensis*)
- La producción de semillas de *N. macrocephala* está limitada por la polinización y la depredación pre-dispersión. Las fallas en la polinización se deben a que la actividad de los polinizadores no es suficiente para asegurar una alta producción de semillas y a la competencia por polinización con *N. mezcalaensis* que ocurre a través de la transferencia de polen y probablemente a través de la explotación.
- La hibridación de *N. macrocephala* es mucho más frecuente que lo estimado previamente y puede tener efecto importante sobre la integridad de la especie debida al tamaño pequeño de sus poblaciones.
- Las limitaciones en la etapa de la dispersión son debidas a la baja remoción de semillas por murciélagos que son presumiblemente los dispersores más efectivos. La baja remoción parece estar relacionada con un proceso competitivo ya que las evidencias indirectas indican que los murciélagos prefieren los frutos de *N. mezcalaensis*. Una causa de limitación adicional es que las aves que son los que usan este recurso más frecuente son dispersores poco eficientes.
- Las limitaciones durante la etapa post-dispersión son debidas a la poca cantidad de semillas que llegan al suelo y la baja capacidad germinativa en condiciones naturales. Adicionalmente es posible que las dos especies hermanas compitan por sitios para establecimiento y *N. mezcalaensis* sea mucho más eficiente en la apropiación de estos

recursos debido a su mayor lluvia de semillas y el mejor desempeño de sus semillas y plántulas en condiciones de campo.

- Los efectos de la competencia por polinización, la hibridación y la depredación de semillas pre-dispersión son más fuertes sobre *N. macrocephala* que sobre *N. mezcalaensis*. Adicionalmente *N. mezcalaensis* presenta una mayor producción de semillas, una dispersión más efectiva y un mejor desempeño de las semillas durante la germinación y el establecimiento. Debido a estos factores *N. mezcalaensis* es competitivamente superior sobre *N. macrocephala* y es posible que esta segunda especie esté inmersa en un proceso de exclusión a través de estos mecanismos.
- La condición de simpatría y competencia asimétrica con *N. mezcalaensis* no es una condición nueva para *N. macrocephala*. Pero, probablemente las nuevas condiciones ambientales generadas por el cambio climático han acentuado estas asimetrías, debido a que *N. macrocephala* parece estar siendo mayormente afectada por las nuevas condiciones.
- Se requieren estudios adicionales para evaluar las condiciones ambientales (i.e. temperatura, precipitación) que pueden estar causando el cuello de botella ambiental en la etapa del establecimiento. Así mismo, se recomienda evaluar la polinización, dispersión y el reclutamiento en poblaciones en las que *N. macrocephala* no esté en simpatría con alguna de sus especies hermanas.

## Bibliografía

- Ackerly, D. D. 2003. Community assembly, niche conservatism, and adaptive evolution in changing environments. *Journal of Plant Sciences* 164: S165-S184.
- Agren, J. 1996. Population size, pollinator limitation, and seed set in the self-incompatible herb *Lythrum salicaria*. *Ecology* 77: 1779-1790.
- Alejos, L. P. 2006. Caracterización a nivel genético de un posible híbrido entre dos especies de cactáceas columnares del género *Neobuxbaumia*. Tesis de Maestría. FES Iztacala. UNAM.
- Ashman, T., T. M. Knight, J. A. Steets, P. Amarasekare, M. Burd, D. R. Campbell, M. R. Dudash, M. O. Johnston, Su. J. Mazer, R. J. Mitchell, M. T. Morgan y W. G. Wilson. 2004. Pollen limitation of plant reproduction: ecological and evolutionary causes and consequences. *Ecology* 85: 2408-2421.
- Bell, J. M., J. D. Karron y R. J. Mitchell. 2005. Interspecific competition for pollination lowers seed production and outcrossing in *Mimulus ringens*. *Ecology* 86: 762-77.
- Bierzychudek, P. 1981. Pollinator limitation of plant reproductive effort. *The American Naturalist* 117: 838-840.
- Bosch, M. y N. M. Waser 2001. Experimental manipulation of plant density and its effect on pollination and reproduction of two confamilial montane herbs. *Oecologia* 126: 1432-1939.

- Bowers, M. A y J. H. Brown. 1982. Body size and coexistence in desert rodents: chance or community structure. *Ecology* 63: 391-400.
- Breedlove, D. E. y P. R. Ehrlich. 1972. Coevolution: patterns of legume predation by a lycaenid butterfly. *Oecologia* 10: 99-104.
- Bruno, J. F., J. J. Stachowic y M. D. Bertness. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 119-125.
- Brown, B. J. y R. J. Mitchell. 2001. Competition for pollination: effects of pollen of an invasive plant on seed set of a native congener. *Oecologia* 129: 1432-1939.
- Brown, J. H., D. A. Kelt y B. J. Fox . 2002. Assembly rules and competition in desert rodents. *The American Naturalist* 160: 815-818.
- Buerkle, C. A., D. E. Wolfe y L. H. Rieseberg. 2003. The origin and extinction of species through hybridization. En: C. A. Bringham y M. W. Swartz (eds). *Population viability analysis in plants: conservation, management, and modeling in rare plants*. pp. 117-141. Springer, New York.
- Campbell, D. R. 1985. Pollinator sharing and seed set of *Stellaria pubera*: competition for pollination. *Ecology* 66: 544-553.
- Campbell, D. R. y A. F. Motten. 1985. The mechanism of competition for pollination between two forest herbs. *Ecology* 66: 554-563.

- Cavender-Bares, J., D. D. Ackerly, D. A. Baum y F. A. Bazzaz. 2004. Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities. *The American Naturalist* 163: 823-843.
- Carlo, T. A. 2005 .Interspecific neighbors change seed dispersal pattern of an avian-dispersed plant. *Ecology* 86: 2440-2449.
- Carlo, T. A., J. A. Collazo y M. J. Groom. 2003. Avian fruit preferences across a Puerto Rican forested landscape: pattern consistency and implications for seed removal. *Oecologia* 134:119-131.
- Carlo, T. A., J. E. Aukema y J. M. Morales. 2007. Plant-frugivore interactions as spatially explicit Networks, integrating frugivore foraging with fruit plant spatial patterns. En: *Seed dispersal. Theory and its application in a changing world.* Dennis, A.J., E. W. Schupp, R. J. Green y D. A. Westcott (Eds.). pp. 369-390. CABI.
- Carlo, T. A. y J. M. Morales. 2008. Inequalities in fruit-removal and seed dispersal: consequences of bird behaviour, neighbourhood density and landscape aggregation. *Journal of Ecology* 96: 609-618.
- Caruso, C. M. y M. Alfaro. 2000. Interspecific pollen transfer as a mechanism of competition: effect of *Castilleja linariaefolia* pollen on seed set of *Ipomopsis aggregata*. *Canadian Journal of Botany* 78: 600-606.
- Clark, J. S., E. Macklin y L. Wood. 1998. Stages and spatial scales of recruitment limitation in Southern Appalachian Forests. *Ecological Monographs* 68: 213-235.

- Clark, J. S., B. Beckage, P. Camill, B. Cleveland, J. HilleRisLambers, J. Lichter, J. McLachlan, J. Mohan y P. Wyckoff. 1999. Interpreting recruitment limitation in forests. *American Journal of Botany* 86: 1-16.
- Darwin, C. 1859. *On the origin of species by natural selection*. Murray, London.
- Dávila, P., M. C. Arizmendi, A. Valiente-Banuet, J. L. Villaseñor, A. Casas y R. Lira. 2002. Biological diversity in the Tehuacan-Cuicatlán Valley, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 11: 421-442.
- Diamond J.M. 1975. Assembly of species communities. En: *Ecology y Evolution of Communities*. Cody M.L. y Diamond J.M. (eds.), pp. 342-444. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA.
- Drezner, T. D., y B. L. Lazarus. 2008. The population dynamics of columnar and other Cacti: A Review. *Geography Compass* 2/1: 1-29.
- Ehrlén, J y O. Eriksson. 2000. Dispersal limitation and patch occupancy in forest herbs. *Ecology* 81: 1667-1674.
- Ellstrand, N. C. y D. R. Elam. 1993. Population genetic consequences of small population size: implications for plant conservation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 217-242.
- Eriksson, O. y J. Ehrlén. 1992. Seed and microsite limitation of recruitment in plant populations. *Oecologia* 91: 360-364.

- Esparza-Olguín, L., T. Valverde y E. Vilchis-Anaya. 2002. Demographic analysis of a rare columnar cactus (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacán Valley, México. *Biological Conservation* 103: 349-359.
- Esparza-Olguín, L. 1998. Estudio poblacional de *Neobuxbaumia macrocephala*: análisis matricial. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM.
- Fleming, T. H., y V. J. Sosa. 1994. Effects of nectarivorous and frugivorous mammals on reproductive success of plants. *Journal of Mammalogy* 75: 845-851.
- Godínez-Alvarez, H., A. Valiente-Banuet y L. Valiente-Banuet. 1999. Biotic interactions and the population dynamics of the long-lived columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo* in the Tehuacán Valley, Mexico. *Canadian Journal of Botany* 77: 203-208.
- Godínez-Alvarez, H. y A. Valiente-Banuet. 2000. Fruit-feeding behavior of the bats *Leptonycteris curasoae* and *Choeronycteris mexicana* in flight cage experiments: consequences for dispersal of columnar cactus seeds. *Biotropica* 32: 552–556.
- Godínez-Alvarez, H., A. Valiente-Banuet y A. Rojas-Martínez. 2002. The role of seed dispersers in the population dynamics of the columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo*. *Ecology* 83: 2617-2629.
- Godínez-Álvarez, H., T. Valverde y P. Ortega-Baes. 2003. Demographic trends in the Cactaceae. *The Botanical Review* 69: 173-203.

- Godínez-Alvarez, H. y A. Valiente-Banuet. 2004. Demography of the columnar cactus *Neobuxbaumia macrocephala*: a comparative approach using population projection matrices. *Plant Ecology* 174: 109-118.
- Godínez-Alvarez, H. y P. Jordano. 2007. An empirical approach to analyzing the demographic consequences of seed dispersal by frugivores. En: *Seed dispersal. Theory and its application in a changing world*. Dennis, A. J., E. W. Schupp, R. J. Green y D. A. Westcott (Eds.). pp. 391-406. CABI publishing.
- Gross, R. S. y P. A. Werner. 1983. Relationships among flowering phenology, insect visitors, and seed-set of individuals: experimental studies on four co-occurring species of Goldenrod (*Solidago*: Compositae). *Ecological Monographs* 53: 95-117.
- Harper, J. L. 1977. *Population biology of plants*. London: Academic Press.
- Herrera, C. M. 1981. Fruit variation and competition for dispersers in natural populations of *Smilax aspera*. *Oikos* 36: 51-58.
- Hurtt, G. C., y S. W. Pacala. 1995. The consequences of recruitment limitation: reconciling chance, history and competitive differences between plants. *Journal of Theoretical Biology* 176: 1-12.
- Huxel, G.R. 1999. Rapid displacement of native species by invasive species: effects of hybridization. *Biological Conservation* 89: 143-152.
- Janzen, D. H. 1971. Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2: 465-492.

- Jordano, P y J. A. Godoy. 2002. Frugivore-generated seed shadows: a landscape view of demographic and genetic effects. En: Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation. Levey, D. J., W. R. Silva y M. Galetti, pp: 305-321. CABI International.
- Knight, T. M., J. A. Steets, J. C. Vamosi, S. J. Mazer, M. Burd, D. R. Campbell, M. R. Dudash, M. O. Johnston, R. J. Mitchell, y T-L. Ashman. 2005. Pollen limitation of plant reproduction: pattern and process. *Annual Review of Evolution and Systematics* 36:467-97.
- Kunin, W. E. 1997. Population size and density effects in pollination: pollinator foraging and plant reproductive success in experimental arrays of *Brassica kaber*. *Journal of Ecology* 85: 225-234.
- Lawton, J. H., y M. P. Hassell. 1981. Asimmetrical competition in insects. *Nature* 1989: 793-795.
- Levin, D. A. 1972. Competition for pollinator service: a stimulus for the evolution of autogamy. *Evolution* 26: 668-669.
- Levin, D. A. y W. W. Anderson. 1970. Competition for pollinators between simultaneously flowering species. *American Naturalist* 104: 455-467.
- Levin, D. A., J. Francisco-Ortega y R. K. Jansen. 1996. Hybridization and the extinction of rare plant species. *Conservation Biology* 10: 10-16.
- Loiselle, B. A. 1990. Seeds in droppings of tropical fruit-eating birds: importance of considering seed composition. *Oecologia* 82: 494-500.

- Louda, S. M. 1982a. Limitation of the recruitment of the shrub *Haplopappus squarrosus* (Asteraceae) by flower- and seed-feeding insects. *Journal of Ecology* 70: 43-53.
- Louda, S. M., M. A. Potvin y S. K. Collinge. 1990. Predispersal seed predation, postdispersal seed predation and competition in the recruitment of seedlings of a native thistle in Sandhills Prairie. *American Midland Naturalist* 124: 105-113.
- McAuliffe, J. R. 1984a. Sahuaro–nurse tree associations in the Sonoran Desert: competitive effects of sahuaros. *Oecologia* 64:319–321.
- McAuliffe, J. R. 1984b. Prey refugia and the distributions of two Sonoran desert cacti. *Oecologia* 65: 82–85
- McAuliffe, J. R. 1988. Markovian dynamics of simple y complex desert plant communities. *The American Naturalist* 131: 459-490.
- Morgan, J. W. 1999. Effects of population size on seed production and germinability in an endangered, fragmented grassland plant. *Conservation Biology* 13: 266-273.
- Muller, C. H. 1969. Allelopathy as a factor in ecological process. *Plant Ecology* 18: 348-357.
- Nathan, R, H. y C. Muller-Landau. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology & Evolution* 15: 278-285.

- Pausas, J. G., A. Bonet, F. T. Maestre y A. Climent. 2006. The role of the perch on the nucleation process in Mediterranean semi-arid oldfields. *Acta Oecologica* 29: 346-352.
- Randall, J. L. y K. W. Hilu. 1990. Interference through improper pollen transfer in mixed stands of *Impatiens capensis* and *I. pallida* (Balsaminaceae). *American Journal of Botany* 77: 939-944.
- Rathcke, B. 1983. Competition and facilitation among plants for pollination. En: *Pollination Biology*. L. Real (Ed.), pp: 305-329. Academic Press, INC.
- Rey, P. J., y J. M. Alcántara. 2000. Recruitment dynamics of a fleshy-fruited plant (*Olea europaea*): connecting patterns of seed dispersal to seedling establishment. *Journal of Ecology*: 622-633.
- Ricklefs R. E. 1993. *The economy of nature*. Freeman New York.
- Rojas-Martínez, A. 1996. Estudio poblacional de tres especies de murciélagos nectarívoros considerados como migratorios y su relación con la presencia estacional de los recursos florales en el Valle del Tehuacan. Tesis de Maestría en Ciencias. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Roughgarden, J. y J. Diamond. 1986. The role of species interactions in community ecology. En: *Community Ecology*. Diamond, J. y T. J. Case (Eds), pp: 333-343. New York Harper y Row Publishers Inc.
- Saracco, J. F., J. A. Collazo y M. J. Groom. 2004. How do frugivores track resources? Insights from spatial analyses of bird foraging in a tropical forest. *Oecologia* 139: 235-245.

- Saracco, J. F., J. A. Collazo, M. J. Groom y T. A. Carlo. 2005. Crop size and fruit neighborhood effects on bird visitation to fruiting *Schefflera morototoni* trees in Puerto Rico. *Biotropica* 37: 81-87.
- Sargent, R. D. y D. D. Ackerly. 2008. Plant–pollinator interactions and the assembly of plant communities. *Trends in Ecology & Evolution* 23: 123-130.
- Schupp, E. W., T. Milleron y S. E. Russo. 2002. Dissemination limitation and the origin and maintenance of species-rich tropical forest. En: *Seed dispersal & Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation*. Levey, D. J., W. R. Silva y M. Galetti (Eds.). pp: 19-34. CABI Publishing.
- Schupp, E. W. 2007. The suitability of a site for seed dispersal is context-dependent. En: *Seed dispersal. Theory and its application in a changing world*. Dennis, A.J., E. W. Schupp, R. J. Green y D. A. Westcott (Eds.). pp. 45-462. CABI Publishing.
- Silva-Pereyra, C. R. 1996. Demografía comparativa de *Pachycereus pringlei* en dos unidades geomórficas contrastantes del paisaje en Baja California Sur, México. Tesis Maestría en Ciencias. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Slingsby, J. A. y G. A. Verboom. 2006. Phylogenetic relatedness limits co-occurrence at fine spatial scales: evidence from the Schoenoid sedges (Cyperaceae: Schoeneae) of the Cape floristic region, South Africa. *The American Naturalist* 168: 14-27.

- Stebbins, G. L. 1970. Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms annual review of ecology and systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1: 307-326.
- Steenbergh, W. F. y C. H. Lowe. 1969. Critical factors during the first years of life of the saguaro (*Cereus giganteus*) at saguaro national monument, Arizona. *Ecology* 50: 825-834.
- Strauss, S. Y. y R. E. Irwin. 2004. Ecological and evolutionary consequences of multi-species animal-plant interactions. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 35:435-466.
- Traveset, A., J. Gulias, N. Riera y M. Mus. 2003. Transition probabilities from pollination to establishment in a rare dioecious shrub species (*Rhamnus ludovici-salvatoris*) in two habitats. *Journal of Ecology* 91: 427-437.
- Turner, R. M., S. M. Alcorn y G. Olin. 1969. Mortality of transplanted saguaro seedlings. *Ecology* 50: 835-844.
- Valiente-Banuet, A., F. Vite y A. Zavala-Hurtado. 1991a. Interaction between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse shrub *Mimosa luisana*. *Journal of Vegetation Science* 2: 11-14.
- Valiente-Banuet, A., A. Bolongaro-Crevenna, O. Briones, E. Ezcurra, M. Rosas, H. Núñez, G. Barnard y E. Vázquez. 1991b. Spatial relationships between cacti and nurse shrubs in a semi-arid environment in central Mexico. *Journal of Vegetation Science* 2:15-20.

- Valiente-Banuet, A., M. C. Arizmendi, A. Rojas y L. Domínguez. 1996. Ecological relationships between columnar cacti and nectar feeding bats in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 12:103-119.
- Valiente-Banuet, A., A. Rojas-Martínez, M. C. Arizmendi y P. Dávila. 1997. Pollination biology of two columnar Cacti (*Neobuxbaumia mezcalaensis* and *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacán Valley, central Mexico. *American Journal of Botany* 84: 452-455.
- Valiente-Banuet, A., A. Rojas-Martínez, A. Casas, M. C. Arizmendi y P. Dávila. 1997. Pollination Biology of two winter-blooming giant columnar cacti in the Tehuacán Valley, México. *Journal of Arid Environments* 37: 1-11.
- Valiente-Banuet, A., A. Vital, M. Verdú y R. M. Callaway. 2006. Modern Quaternary plant lineages promote diversity through facilitation of ancient Tertiary lineages. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 103: 16812-16817.
- Valiente-Banuet, A. y M. Verdú. 2008. Temporal shifts from facilitation to competition occur between closely related taxa. *Journal of Ecology* 96: 489-494.
- Waser, N. M. 1978a. Competition for hummingbird pollination and sequential flowering in two Colorado wildflowers. *Ecology* 59: 934-944.
- Waser, N. M. 1978b. Interspecific pollen transfer and competition between co-occurring plant species. *Oecologia* 36: 1432-1939.

- Waser, N. M. y M. V. Price. 1982. A Comparison of pollen and fluorescent dye carry over by natural pollinators of *Ipomopsis aggregata* (Polemoniaceae). *Ecology* 63: 1168-1172.
- Webb, C. O., D. D. Ackerly, M. A. McPeck y M. J. Donoghue. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 475-505.
- Wolf, D.E., N. Takebayashi y L.H. Rieseberg. 2001. Predicting the risks of extinction through hybridization. *Conservation Biology* 15: 1039-1053.
- Willson, M. F. 1983. *Plant reproductive ecology*. J. Wiley y Sons, New York.
- Zimmerman, M. 1980. Reproduction in *Polemonium*: pre-dispersal seed predation. *Ecology* 61: 502-506.