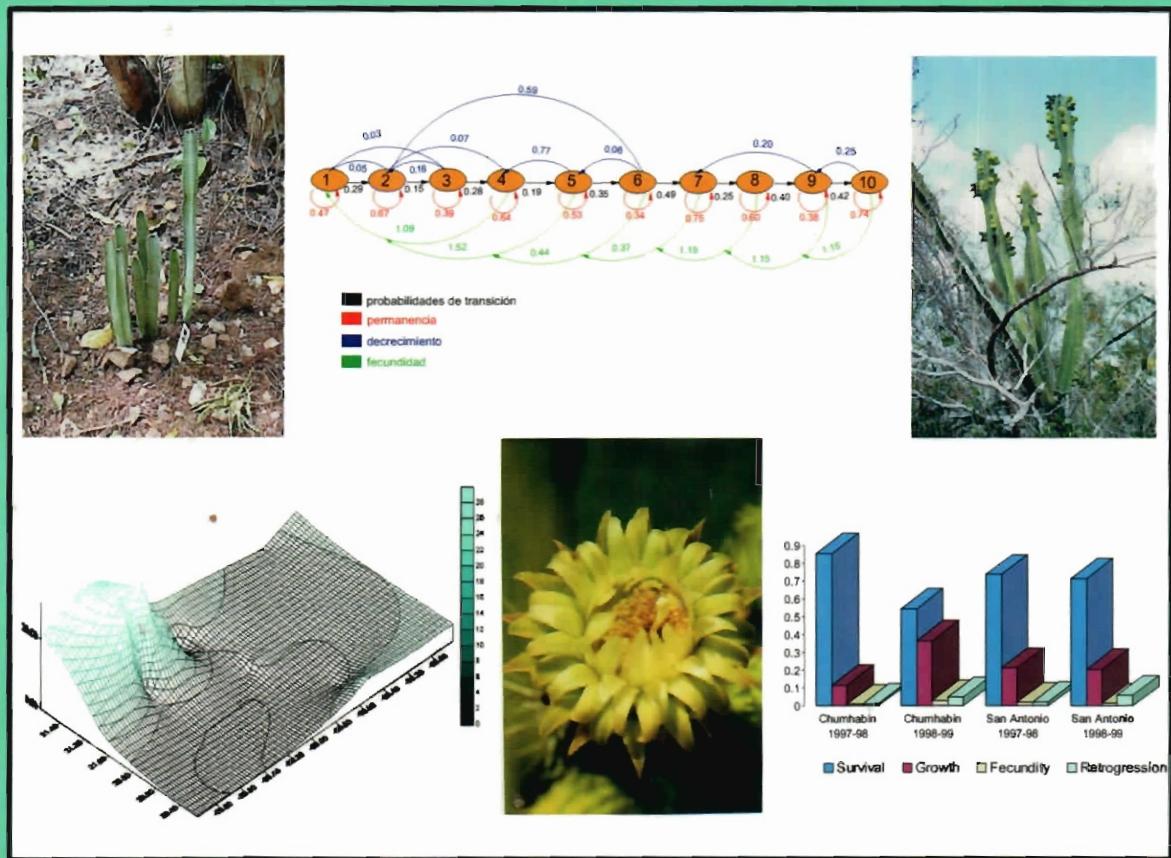


DOCTORADO EN CIENCIAS Y BIOTECNOLOGÍA DE PLANTAS

Estudio poblacional de *Pterocereus gaumeri* (Britton & Rose) Mac Dougall & Miranda, especie rara y endémica de la Península de Yucatán



Martha Elena Méndez González

Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.



DOCTORADO EN CIENCIAS Y BIOTECNOLOGÍA DE PLANTAS

**Estudio poblacional de *Pterocereus gaumeri* (Britton & Rose) MacDougall & Miranda, especie rara y endémica de
la Península de Yucatán**

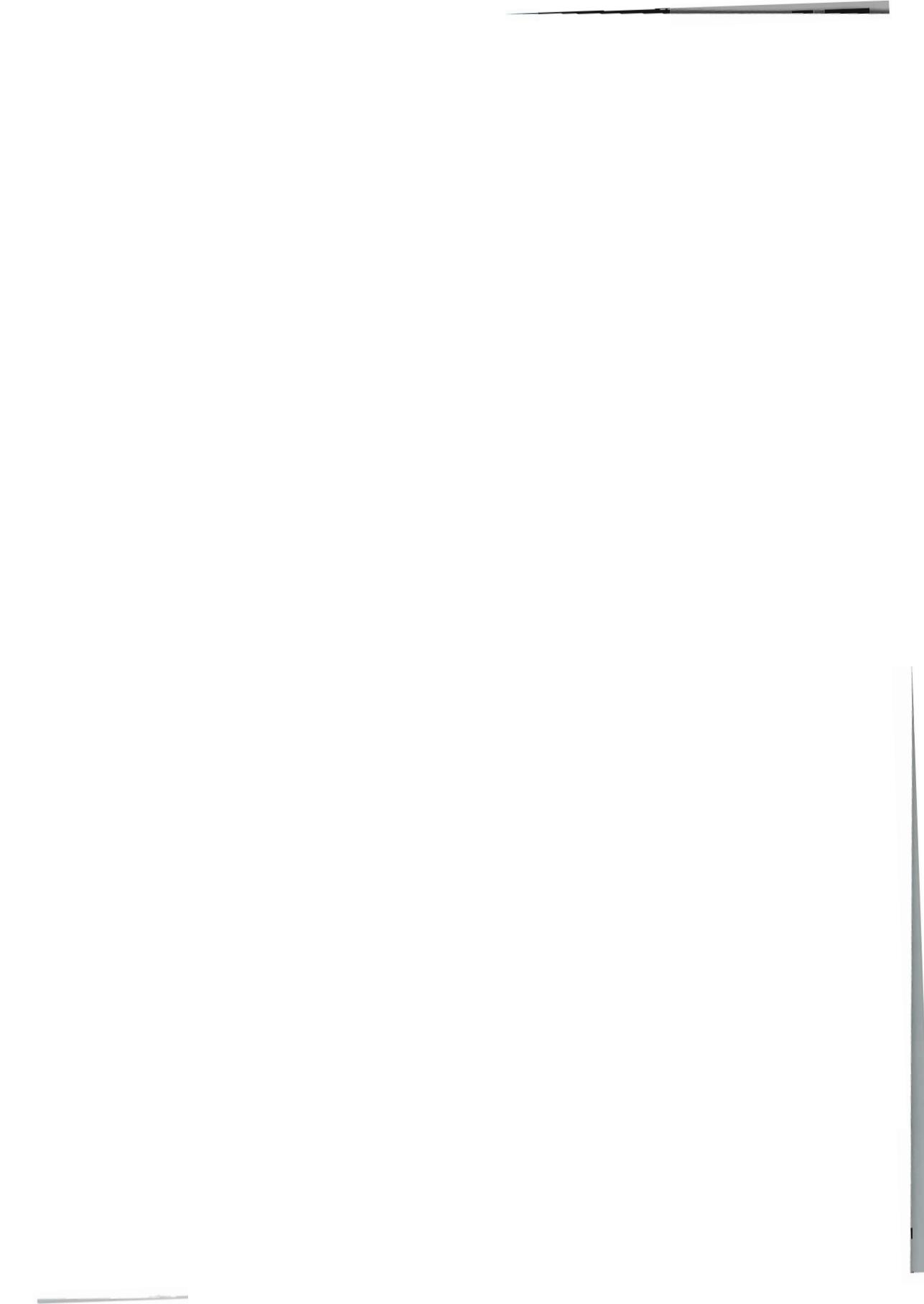
Tesis que para obtener el grado de
Doctor en Ciencias presenta

Martha Elena Méndez González

Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.

Mérida, Yucatán, México
2003





AGRADECIMIENTOS

Este trabajo se realizó en la Unidad de Recursos Naturales del Centro de Investigación Científica de Yucatán, bajo la dirección del Dr. Rafael Durán García, quien sin escatimar tiempo ni energía me apoyó incondicionalmente durante estos años de trabajo. A mi gran maestro le agradezco el haberme acompañado y alentado en esta maravillosa aventura intelectual.

Agradezco al Centro de Investigación Científica de Yucatán todo el apoyo brindado tanto económico, como de tiempo e infraestructura durante mi formación. Asimismo, agradezco el apoyo económico recibido del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), a través de la beca-crédito No. 93624. Gran parte del trabajo de campo se llevó a cabo gracias al apoyo financiero del Fondo Mexicano para la Conservación de la Naturaleza y del Sistema Regional de Investigación Justo Sierra SISIERRA, del CONACYT (convenios BI-88 y 950603 respectivamente).

A mi comité tutorial, integrado por los doctores Rafael Durán, Ken Oyama, Ingrid Olmsted y Roger Orellana, quienes desinteresadamente dedicaron tiempo y esfuerzo en mi proceso de formación, además de las incontables horas invertidas en la revisión de manuscritos. A los doctores José Luis Andrade, Juan Jiménez Osornio, Juan Manuel Dupuy y Eric Graham por su completísima revisión del manuscrito.

A Alfredo Dorantes, Gabriel Dzib, Paulino Simá y Luis Simá por su gran ayuda en el trabajo de campo y por compartir un tiempo de alegría y descubrimiento. A Celene Espadas por su ayuda en la elaboración de mapas y su asesoría en el programa Idrisi, además de compartir conmigo ideas en las largas noches de estudio. Fernando Tun me ayudó también con algunos mapas. A todos mis compañeros de la Unidad de Recursos Naturales, investigadores, técnicos y estudiantes con quienes compartí ideas y experiencias a lo largo de este tiempo. A todo el personal de la Institución por su ayuda técnica o logística, en especial al personal de posgrado y a Silvia Vergara por el diseño de la portada.

Al Dr. Salvador Arias por compartir conmigo sus datos, algunos inéditos y otros a punto de publicarse, sobre la filogenia de *Pachycereus*.

A mi familia, de cuyos miembros siempre he recibido muestras de solidaridad. En especial agradezco a mi madre el ser ejemplo de valor y perseverancia.



A Ingrid Olmsted, a quien habría hecho feliz la culminación de este trabajo. Tus enseñanzas me acompañarán por siempre y, aunque ya no estés entre nosotros, siempre te llevaré en el corazón.

A Rafa, mi media toronja, con quien comparto sueños, alegrías, locuras y toda mi vida.

A mis hijos preciosos, Carlos y Hide. Sin su amor, comprensión y paciencia no habría podido llegar a la meta.



CONTENIDO

| | |
|--|----|
| RESUMEN | 1 |
| ABSTRACT | 3 |
| INTRODUCCIÓN | 5 |
| Capítulo 1. Antecedentes | |
| Familia Cactaceae | 11 |
| La rareza de las especies | 14 |
| Estudios de dinámica poblacional | 16 |
| Objetivos | 19 |
| La especie | 19 |
| Sitio de estudio | 21 |
| Bibliografía | 25 |
| Capítulo 2. Distribución y abundancia de <i>Pterocereus gaumeri</i> | |
| Introducción | 29 |
| Metodología | 30 |
| Distribución | 30 |
| Abundancia | 31 |
| Análisis de los datos | 32 |
| Resultados | 33 |
| Distribución | 34 |
| Abundancia | 34 |
| Discusión | 41 |
| Bibliografía | 43 |
| Capítulo 3. Population dynamics of <i>Pterocereus gaumeri</i>, a rare and endemic columnar cactus of Mexico | |
| Introduction | 45 |
| Materials and methods | 46 |
| The species | 46 |
| Study area | 47 |
| Demographic data | 48 |
| Germination and seedling establishment | 48 |
| Population projection matrices | 49 |
| Data analysis | 50 |
| Results | 51 |
| Germination and seedling establishment | 51 |
| Demographic parameters | 51 |

| | |
|---|-----|
| Matrix analysis | 55 |
| Sensitivity and elasticity analysis | 62 |
| Discussion | 67 |
| References | 70 |
| Capítulo 4. Floral demography and reproductive system of <i>Pterocereus gaumeri</i>. | |
| Introduction | 74 |
| Materials and methods | 76 |
| The species | 76 |
| Study area | 76 |
| Floral demography | 76 |
| Reproductive system | 77 |
| Floral visitors | 78 |
| Results | 78 |
| Floral demography | 78 |
| Reproductive phenology | 86 |
| Reproductive system | 87 |
| Floral visitors | 87 |
| Discussion | 88 |
| References | 91 |
| Capítulo 5. Germinación y establecimiento de <i>Pterocereus gaumeri</i> | |
| Introducción | 93 |
| Metodología | 96 |
| Área de estudio | 96 |
| Diseño experimental | 96 |
| Análisis de datos | 98 |
| Resultados | 99 |
| Discusión | 105 |
| Bibliografía | 109 |
| DISCUSIÓN GENERAL | 112 |
| CONCLUSIONES | 121 |

RESUMEN

El presente trabajo es un estudio poblacional de la cactácea columnar *Pteleocereus gaumeri* (Britton & Rose) McDougal & Miranda, especie endémica de Yucatán, considerada rara y bajo el régimen actual de transformación de su hábitat puede ser considerada como una especie amenazada. El trabajo aborda la dinámica poblacional de la especie con el fin de conocer el estado de sus poblaciones y los principales factores que determinan esta dinámica. Asimismo, se aborda de manera particular el estudio de la reproducción, de la germinación y del establecimiento de plántulas, las cuales se consideraron etapas del ciclo de vida particularmente importantes para la dinámica de la especie. Adicionalmente, se documentó la rareza de la especie en función de su distribución y abundancia, a través del estudio comparativo de estos aspectos con especies relacionadas filogenéticamente a *P. gaumeri* y que comparten el mismo hábitat.

Con la realización de censos periódicos, se siguió durante tres años el comportamiento demográfico de dos poblaciones de *P. gaumeri*. Se determinaron los patrones de crecimiento y mortalidad de cada población. Mediante la utilización de modelos matriciales, se calculó la tasa finita de incremento poblacional (λ) y, mediante análisis de sensibilidad y elasticidad, se determinó la contribución relativa de cada uno de los componentes de la matriz al comportamiento de λ .

Los valores de λ obtenidos se encuentran oscilando alrededor de la unidad y no se detectó variabilidad temporal ni especial en el comportamiento matricial. Los datos de elasticidad mostraron que la dinámica poblacional de esta especie depende principalmente de la sobrevivencia de los adultos. La fecundidad y la sobrevivencia de las plántulas presentaron valores bajos, lo cual podría sugerir que los cambios potenciales en estos procesos demográficos podrían tener un efecto negligible sobre la tasa de crecimiento poblacional. Sin embargo, la varianza de los valores de estos procesos es alta, jugando un papel crítico en la regulación poblacional.

Pteleocereus gaumeri es una especie hermafrodita con polinización cruzada. Sus polinizadores son los murciélagos. A lo largo del proceso reproductivo se detectó una gran pérdida de estructuras (ca. 96%). La etapa más crítica del proceso fue la

transición de fruto inmaduro a maduro. Se registró una gran depredación de semillas. La sobrevivencia de las plántulas depende en gran medida de la protección de plantas nodrizas.

Esta especie presenta una distribución muy restringida en relación a otras especies de cactáceas que también son consideradas endémicas de la península. Además, se encontró que las poblaciones de *P. gaumeri* son menos abundantes que las de otras especies de cactáceas con las que comparte el hábitat.

La historia de uso del suelo de las áreas ocupadas por la selva baja caducifolia ha propiciado un marcado fraccionamiento del hábitat que ocupa *P. gaumeri*, lo cual podría poner en peligro la supervivencia de esta especie. Esta situación es particularmente grave debido a que *P. gaumeri* presenta densidades poblacionales bajas, por lo cual es urgente que se tomen medidas para su conservación.

ABSTRACT

The present work is a population study of the columnar cactus *Pterocereus gaumeri* (Britton & Rose) McDougal & Miranda, endemic species of Yucatan. It is considered a rare species and due to the current regime of habitat transformation can also be considered as an endangered one. This work focused on its population dynamics in order to know about the state of wild populations and the main factors that determine this dynamics. It was of particular interest the study of the reproduction, germination and establishment of seedlings, considered stages of the life cycle that model the size of a population. Also, it was documented the rarity of the species as a function of its distribution and abundance, through the comparative study of this aspects with phylogenetically related species to *P. gaumeri* that share the same habitat.

For three years I conducted censuses periodically in order to follow the demographic behavior of two populations of *P. gaumeri*. It was determined the patterns of growth and mortality for each population. With the use of matrix models, I calculated the population growth rate (λ) and through the analyses of sensitivity and elasticity, it was determined the relative contribution of each of the components of the matrix to the behavior of λ .

The obtained values of λ oscillate around the unit and it weren't detected temporal nor spatial differences on the matrix behavior. Elasticity data showed that the population dynamics of this species depends mainly on the survival of adult individuals. Fecundity and seedling survival were low, suggesting that potential changes on these demographic processes may have negligible effects on population growth. However, variance of the values of these processes is high, and they may take an important part on the regulation of populations.

Pterocereus gaumeri is a hermaphrodite species with cross-pollination. Its pollinators are bats. Along the reproductive process it was detected a great loss of reproductive structures (almost 96%). The most critic stage of the process is the transition from immature to mature fruit. High predation of seeds was also recorded. Survival of seedlings depends mainly upon the protection of nurse plants.

This species has a very restricted distribution in relation to other cacti species also considered endemic of Yucatan. Besides, it was found that populations of *P. gaumeri* are less abundant than other cacti species that share its habitat.

Land use history of the areas occupied by low deciduous forest had favored a marked fractionation of the habitat of *P. gaumeri*, which in turn may endanger the survival of this species. This is particularly serious as population densities of *P. gaumeri* are low. Consequently it is necessary to take measures in order to assure its conservation.

INTRODUCCIÓN

Determinar las causas de la variación en el tamaño de las poblaciones tanto en tiempo como en espacio es uno de los aspectos más importantes en la ecología de las especies. Estas causas son sumamente complejas e involucran características de la historia de vida de las especies, las condiciones ambientales del sitio que ocupan, su historia ecológica, así como el potencial genético de sus poblaciones (Barrett y Kohn 1991).

Las especies vegetales pueden presentar un amplio rango en el tamaño y la distribución de sus poblaciones; algunas son grandes continuas y estables, otras pequeñas y distantes. Asimismo, algunas pueden ser numerosas, otras pueden ser escasas o pueden presentar fluctuaciones estacionales muy drásticas, sobre todo en aquellas especies que dependen de ambientes efímeros.

Un grupo de especies que ha sido particularmente estudiado, principalmente desde el punto de vista de la conservación, es el de las especies raras, ya que como han propuesto diversos autores, sus tasas de extinción son generalmente altas Raven (1987; Wilson 1988).

El concepto de rareza ha sido generalmente asociado a especies con poblaciones pequeñas y distantes; si bien esto es cierto para algunas especies, no todas las especies raras presentan este patrón. Con base en algunas características ecológicas de abundancia y distribución, se ha propuesto una clasificación de los tipos de rareza (Rabinowitz 1981), aunque los procesos que determinan la rareza de las especies no son exclusivamente ecológicos, sino que intervienen también factores genéticos e históricos (Stebbins 1980; Kruckeberg y Rabinowitz 1985).

Las plantas juegan un papel determinante en el funcionamiento de los ecosistemas, no obstante es el grupo biológico con el mayor número de taxa reportados en las listas de las especies raras y amenazadas (Ellstrand y Elam 1993). Se ha reportado que cerca del 25% de las 250 000 especies de plantas vasculares estimadas para el mundo se habrán extinguido en los próximos 40 años (Raven 1987).

En el caso de México, se calcula que existen entre 22 y 30 mil especies de plantas vasculares (Rzedowski 1991), de las cuales aproximadamente el 15% se considera en peligro de extinción (Vovides 1995). La principal causa de este problema ha

sido la perturbación y destrucción de las comunidades naturales como producto de las actividades humanas sobre los ecosistemas. Aunque éste es un problema a nivel mundial, sin duda adquiere mayor relevancia en las regiones tropicales y particularmente en México, donde se presenta una tasa de deforestación de 678 mil hectáreas por año (FAO 1995). Aunado a esto, la extracción selectiva de plantas de su hábitat para su comercialización ha causado la disminución de poblaciones y posiblemente la extinción de algunas especies de plantas y animales, al menos a nivel local (Durán y Franco 1995).

Entre las plantas vasculares, las cactáceas son uno de los grupos más amenazados, de tal manera que la familia completa está incluida en el Apéndice II del Tratado sobre el Tráfico Internacional de Especies Silvestres de la Flora y Fauna Amenazadas (CITES) y muchas de sus especies se encuentran en el Libro Rojo de la Unión Mundial para la Conservación (IUCN) como especies raras, amenazadas o en peligro de extinción (Walter y Gillett 1998). De igual forma, muchas de estas especies están incluidas dentro de las Normas Mexicanas que establecen los criterios para su protección (SEDESOL 1994), de manera que se encuentran legalmente protegidas.

México es el más importante centro de diversificación de cactáceas; de las 1779 especies reportadas para el mundo, en México se encuentran 48 géneros y 563 especies, lo cual representa casi el 32% del total de especies reportadas para la familia (Hernández y Godínez 1994). Lamentablemente, no se cuenta con la información adecuada para las diferentes especies, que permita la definición precisa de su estado de conservación. No obstante, generalizando y colocando dentro de la categoría de amenazadas a todas aquellas especies que por diferentes razones se encuentran real o potencialmente en peligro, México es el país con mayor número de cactáceas amenazadas (197 especies), lo que representa el 35% del total de especies de esta familia reportadas para el país (Hernández y Godínez 1994). Estos datos son similares a los reportados por Vovides *et al.* (1997) quien elaboró un listado que incluye 155 especies de cactáceas amenazadas.

En la Península de Yucatán, una de las especies de cactáceas que se encuentra en gran riesgo es *Pterocereus gaumeri* (Britton & Rose) MacDougal & Miranda, especie endémica de esta región, cuya distribución se encuentra restringida básicamente a la selva baja con cactáceas candelabriformes del norte de Yucatán, la cual ha sido

impactada severamente por las actividades agropecuarias que han causado una gran fragmentación de su hábitat.

Para poder determinar el estado de una especie y priorizar las medidas de conservación es necesario conocer el estado en que se encuentran sus poblaciones y conocer los factores que determinan su crecimiento o disminución. El tamaño poblacional está determinado por las tasas vitales de nacimiento, crecimiento y muerte (Caswell 1989), las cuales se encuentran influenciadas por las características ecológicas y genéticas de la especie, y a su vez el tamaño de las poblaciones impacta su composición genética y demográfica.

Existe consenso de que los estudios demográficos de las poblaciones locales de especies raras son esenciales para entender por qué declinan (Antonovics 1976; Harvey 1985; Lande 1988; Schemske *et al.* 1994). De hecho, las propiedades demográficas de las especies raras han sido escasamente exploradas o bien han sido inferidas de especies comunes relacionadas con ellas (Byers y Meagher 1997). Por lo tanto, el entendimiento de las características demográficas de las especies raras es un paso fundamental para la incorporación de los aspectos demográficos a los planes de manejo y conservación (Harvey 1985; Lande 1988; Mehrhoff 1989; Schemske *et al.* 1994).

Un aspecto importante es abordar la rareza de una especie en términos de su abundancia. Gaston (1994) señala que difícilmente podemos encontrar estudios en los cuales se intente determinar la rareza de una especie con relación a las abundancias o rangos de distribución de otras especies. Asimismo, los datos empíricos en los cuales se pueda basar un análisis de variación de la abundancia de una especie en un contexto geográfico, son muy limitados, por lo cual el estudio de la rareza de *P. gaumeri*, a fin de conocer como es la abundancia de la especie a lo largo de todo su rango de distribución y comparar ésta con la de especies que se encuentran relacionadas filogenéticamente y que comparten el mismo hábitat, es necesario para entender este fenómeno. Otro aspecto necesario es establecer que variables ambientales determinan su distribución.

Por último, un aspecto que hace a *Pterocereus gaumeri* un modelo de estudio interesante es su posición filogenética. Esta especie se encuentra ubicada en la tribu Pachycereeae, cuyos ancestros extinguidos, de acuerdo con Bravo - Hollis (1978), estuvieron posiblemente relacionados con los de la tribu Leptocereeae, la cual se distribuye en la parte norte de Sudamérica, Centroamérica y Las Antillas. Esta autora

propone que estos antecesores emigraron hacia el norte diferenciándose en varios géneros de hábito arbóreo que hoy viven en las selvas caducifolias y subcaducifolias; los trabajos filogenéticos llevados a cabo con este grupo coinciden en ubicar al género *Pterocereus* en la base de la filogenia de las cactáceas columnares de Norte América (Buxbaum 1958, 1975; Gibson y Nobel 1986).

Tomando en cuenta que *Pterocereus gaumeri* es una especie considerada rara y amenazada, las preguntas que se plantearon para el presente trabajo son las siguientes: ¿cómo es el ciclo de vida de *P. gaumeri*?; ¿cuál es el estado demográfico de sus poblaciones?, ¿están creciendo, decreciendo o se encuentran estables?; ¿cuáles son las fases del ciclo de vida y los parámetros demográficos que tienen mayor impacto en la determinación de la tasa de crecimiento poblacional?; ¿qué características demográficas podrían estar determinando la rareza de la especie?; ¿cuál es el rango de distribución de la especie?; ¿cuál es la abundancia de *Pterocereus gaumeri* en relación con otras especies de cactáceas que comparten el mismo hábitat?; ¿cuál es el estado de conservación de esta especie?. Por último, con base en los puntos anteriores, y dado que *P. gaumeri* es considerada como una especie relicto, ¿se encuentra en un proceso de extinción "natural" o está siendo amenazada debido a las actividades antropogénicas?. El presente trabajo pretende dar respuesta a estos cuestionamientos y aportar elementos que contribuyan al entendimiento de las poblaciones de las especies consideradas raras, desde el punto de vista demográfico. Asimismo, se pretende que los resultados sirvan como base para la formulación de un plan de manejo para la conservación de esta cactácea columnar endémica de Yucatán.

BIBLIOGRAFIA

- Antonovics, J.** 1976. The nature of limits to natural selection. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 63: 224-247
- Barrett, S. y Kohn J.** 1991. Genetic and evolutionary consequences of small population size. In: D. Falk, K. Holsinger (eds.). *Genetics and Conservation of Rare Plants*, 3-30. New York: Oxford Univ. Press.
- Buxbaum, F.** 1958. The phylogenetic division of the subfamily Ceroideae, Cactaceae. *Madroño*, 14: 177-216.
- Bravo - Hollis, H.** 1978. Las cactáceas de México. Vol. I. Universidad Autónoma de México. México, D.F. 743 pp.
- Byers, D. and T. Meagher.** 1997. A comparison of demographic characteristics in a rare and a common species of *Eupatorium*. *Ecological Applications* 7: 519-530.
- Caswell, H.** 1989. Matrix population models. Sinauer. Sunderland.
- Durán, R. y M. Franco.** 1995. La contribución de la ecología de poblaciones; el caso de *Pseudophoenix sargentii* Wendl. Ex Sarg. en la Península de Yucatán. Experiencias y avances en el conocimiento de las plantas mexicanas en peligro de extinción. En: E. Linares et al. (eds.), *Conservación de plantas en peligro de extinción: Diferentes enfoques*, 77-87. UNAM.
- Ellstrand, N. and D. Elam.** 1993. Population genetic consequences of small population size: Implications for plant conservation. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 24: 217-42.
- FAO.** 1995. Evaluación de los recursos forestales (1990), países tropicales . Estudios FAO Montes, núm. 112. Roma.
- Gaston, K. J.** 1994. Rarity. Chapman and May. London, UK.
- Gibson, A. y P. Nobel.** 1986. The cactus primer. Harvard Univ.Press. Cambridge, Massachusetts. 286pp.
- Harvey, H.** 1985. Population biology and the conservation of rare species. En: White, J. (ed.). *Studies on Plant Demography. A Festschrift for John L. Harper*, 111-121. Academic Press.
- Hernández, H. & H. Godínez.** 1994. Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. *Acta Botánica Mexicana* 26: 33-52.
- Krukeberg, A. y D. Rabinowitz.** 1985. Biological aspects of endemism in higher plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 16: 447-479.
- Lande, R.** 1988. Genetics and demography in biological conservation. *Science* 241: 1455-1460.
- Mehrhoff, L.** 1989. The dynamics of declining populations of an endangered orchid, *Isotria medeoloides*. *Ecology* 70: 783-786.
- Rabinowitz, D.** 1981. Seven forms of rarity . En : H. Synge (ed.). *The Biological Aspects of Rare Plant Conservation*, 205-218. Wiley, New York.
- Raven, P.** 1987. The scope of the plant conservation problem world-wide. In: D. Bramwell, O. Hamann, V. Heywood, and H. Synge (eds.). *Botanic Gardens and the World Conservation Strategy*, 19-29. Academic Press, London.
- Rzedowski, J.** 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botánica Mexicana* 14: 3-21.
- Schemske, D., B. Husband, M. Ruckelshaus, C. Goodwillie, I. Parker & J. Bishop.** 1994. Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology*, 75: 584-606.

- SEDESOL.** 1994. Relación de especies y subespecies de flora y fauna silvestres, terrestres y acuáticas, en peligro de extinción, amenazadas, raras y las sujetas a protección especial (NOM-ECOL-059). México, D.F.
- Stebbins, G.** 1980. Rarity of plant species: A synthetic viewpoint. *Rhodora* 82: 77-86
- Vovides, A.** 1995. Experiencias y avances en el conocimiento de las plantas mexicanas en peligro de extinción. En : Linares, E. et al. (eds.). Conservación de plantas en peligro de extinción: Diferentes enfoques, 139-144 UNAM.
- Vovides, A., V. Luna y G. Medina.** 1997. Relación de algunas plantas y hongos mexicanos, raros, amenazados o en peligro de extinción y sugerencias para su conservación. *Acta Botánica Mexicana*. 39: 1-42.
- Walter, K. S. and H. J. Gillett** (eds.) 1998. 1997 IUCN Red List of Threatened Plants. Compiled by the World Conservation Monitoring Center. IUCN- The World Conservation Union, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
- Wilson, E.** ed. 1988. Biodiversity. National Academy Press, Washington D.C.

CAPÍTULO 1

Antecedentes

FAMILIA CACTACEAE

Las cactáceas son plantas endémicas del continente Americano a excepción de algunas especies de los géneros *Rhipsalis* y *Opuntia*, que actualmente forman parte de la flora introducida en otras regiones, principalmente en África y Madagascar (Bravo y Sánchez-Mejorada 1991). Se distribuyen desde Canadá hasta el estrecho de Magallanes, además de las islas Galápagos y las Antillas.

Se ha estimado que existen en el mundo entre 2000 (Arias-Montes 1993) y 1779 (Hernández y Godínez 1994) especies de cactáceas. Los países que poseen la mayor riqueza tanto a nivel genérico como específico son México, Brasil, Argentina, Estados Unidos, Bolivia, y Perú (Figura 1.1).

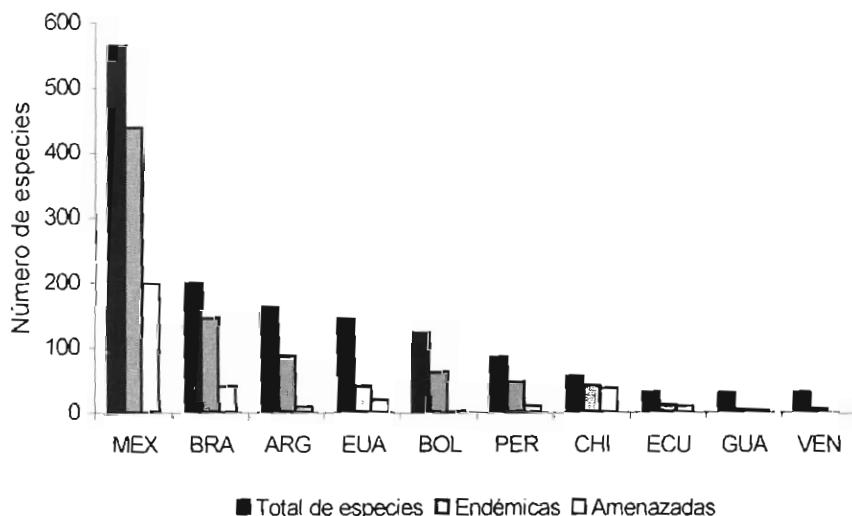


Figura 1.1. Países con mayor riqueza de especies de cactáceas.

Se reconocen dos grandes centros de diversidad florística, una en Norteamérica particularmente en México y otra en Sudamérica, la cual involucra parcialmente a Bolivia, Brasil, Argentina y Perú (Arias-Montes 1993). Una de las características de esta familia es su alto grado de endemismo en las diferentes regiones en las que se encuentra. Al parecer este endemismo se encuentra asociado

a climas áridos, semiáridos o con precipitación altamente estacional. Después de México, los países con mayor número de cactáceas endémicas son Chile (74.5%), Brasil (73.2%), Perú (54.8%), Argentina (53.4%) y Bolivia (50.8%) (Figura 1.1).

En México se encuentran 48 géneros, de los cuales 15 son endémicos y 20 más son cuasiendémicos, extendiéndose la distribución de algunas de sus especies a zonas colindantes del territorio mexicano, principalmente al suroeste de los Estados Unidos (Hernández y Godínez 1994). En cuanto a la riqueza específica, Bravo (1978) y Bravo y Sánchez-Mejorada (1991) reconocen 744 especies, Hunt (1992) considera 559 especies, Arias (1993) reconoce 850 especies y Hernández y Godínez (1994) mencionan 563 especies, de las cuales alrededor del 80% son endémicas de México y de éstas las tres cuartas partes se concentran en las tribus Echinocereeae, Pachycereeae y Cacteae, cuyos centros de distribución son el noroccidente de México, el sur de México y el norte del país respectivamente. En México las regiones con más alta diversidad de flora cactológica se encuentran en estados como Oaxaca, Puebla, Hidalgo, Querétaro, San Luis Potosí, Nuevo León y Coahuila. En la Península de Yucatán, se tienen registradas 15 especies, de las cuales 7 son endémicas (Cuadro 1.1).

Cuadro 1.1. Especies de cactáceas reportadas para la Península de Yucatán.

| Especie | Nombre común | Endémica |
|---|------------------|----------|
| <i>Acanthocereus tetragonus</i> (L.) Hummelinck | Nun tsutsuy | |
| <i>Epiphyllum phyllanthus</i> (L.) Haw. | X-pitajaya ku'uk | |
| <i>Epiphyllum thomasianum</i> (K. Shum.) Britton & Rose | | |
| <i>Hylocereus undatus</i> (Haw.) Britton & Rose | Pitaya | |
| <i>Mammillaria gaumeri</i> (Britton & Rose) Orc. | Kiix pak'am | * |
| <i>Nopalea gaumeri</i> Britton & Rose | Tsakam | * |
| <i>Nopalea inaperta</i> Schott ex Griffiths | Tsakam sots' | * |
| <i>Opuntia dillenii</i> (Ker Gawl.) Haw. | Pak'am | |
| <i>Pereskia scandens</i> Britton & Rose | | * |
| <i>Pilosocereus gaumeri</i> (Britton & Rose) Backeb | Tso'ots pak'am | * |
| <i>Pterocereus gaumeri</i> (Britton & Rose) MacDougal & Miranda | Kuluub | * |
| <i>Rhipsalis baccifera</i> (J.S. Muell.) Stearn | | |
| <i>Selenicereus donkelaarii</i> (Salm-Dick) Britton & Rose | Pool tsutsuy | * |
| <i>Selenicereus testudo</i> (Karw.) Buxb. | Chochekisin | |
| <i>Stenocereus eichlamii</i> (Britton & Rose) Buxb. | Kuluub | |

Aunque el número de especies reportadas para la Península de Yucatán corresponde solamente al 3% del total que se encuentra en el territorio nacional, a nivel genérico, la representación de la familia es importante, ya que los géneros presentes corresponden al 25% del total reportado para México (Hernández y Godínez 1994).

Son diversas las causas que han colocado a la familia de las cactáceas en situación de riesgo. Por un lado, las actividades humanas han impactado de manera importante a sus poblaciones, la transformación de su hábitat con fines pecuarios o agrícolas, y la sobrecolección de individuos con fines comerciales, debido a su demanda en los mercados de plantas ornamentales, tanto nacionales como internacionales (Sánchez-Mejorada 1982; Hernández y Godínez 1994). Aunado a esto, algunas especies presentan características demográficas que las hacen vulnerables, tales como tasas de crecimiento muy bajas y ciclos de vida frecuentemente largos, como en el caso de *Carnegiea gigantea* (Engelm.) Britton & Rose, cuyos individuos alcanzan 10 metros de longitud a la edad de 150 años (Gibson y Nobel 1986). Además, para muchas de estas especies, el reclutamiento de nuevos individuos a las poblaciones es generalmente escaso. Otra característica importante es que numerosas especies de cactáceas presentan una distribución sumamente restringida y en ocasiones con poblaciones poco numerosas, tal es el caso de *Turbinicarpus lophophoroides* (Werderm.) Buxb. & Backeb., *Ariocarpus bravoanus* H. M. Hernández & E. F. Anderson, *Heliocereus speciosus* (Cavanilles) Britton et Rose, especies conocidas de una sola localidad en los desiertos del norte del país (Hernández y Godínez 1994).

En la Península de Yucatán, a finales del siglo XIX, y a raíz del auge del henequén, grandes extensiones ocupadas originalmente por la selva baja, hábitat en el que se distribuyen las 15 especies de cactáceas reportadas para la Península, fueron transformadas en zonas de cultivo, reduciéndose drásticamente su extensión. En la actualidad, grandes extensiones de la selva baja caducifolia de Yucatán siguen siendo transformadas con fines principalmente pecuarios. *Pterocereus gaumeri* es una cactácea columnar que ha sido ubicada en las categorías de amenazada (Walter & Gillett, 1998) y rara (SEDESOL 1994). Esta especie es endémica de esta región con una distribución sumamente restringida, además de que sus poblaciones cuentan en general con pocos

individuos. Estos elementos nos permiten ubicar a esta especie como prioritaria para su conservación.

El éxito en la conservación depende en gran medida del conocimiento que se tenga de las especies o sistemas que se pretendan conservar (Soulé 1986). Lamentablemente, en el caso de *Pterocereus gaumeri*, al igual que para muchas otras especies, a la fecha no se cuenta con la información básica que permita precisar el estado de conservación de sus poblaciones. No obstante, es claro que sus poblaciones cada vez son menos numerosas debido a la drástica disminución de la extensión que ocupan las selvas donde crece, dando como resultado la fragmentación de su hábitat, además de la extracción de individuos con fines comerciales. Los únicos antecedentes recientes que existen de esta especie son un estudio sobre la germinación de sus semillas con fines de propagación (Dorantes 1997) y otro sobre la asociación micorrízica de la especie (Barredo 1995).

LA RAREZA DE LAS ESPECIES

La rareza es un fenómeno que puede ser ubicado tanto en el espacio como en el tiempo. En términos del espacio, la rareza o abundancia de una especie depende de la interacción entre las características de los sitios habitables y las características propias de las especies. Es decir, la rareza se encuentra relacionada con el número y tamaño de los sitios habitables, su capacidad de carga, el tiempo que permanecen habitables, la habilidad de dispersión de la plantas, su capacidad de colonización y el efecto que tienen sobre ellas los depredadores y patógenos (Harper 1981). A través de una escala de tiempo, las poblaciones vegetales pueden mostrar diferentes tendencias en su comportamiento, así podemos encontrar especies que han sido comunes a través del tiempo, aquellas que han permanecido raras, las que fueron raras y ahora son muy comunes y las que fueron muy abundantes y ahora son muy raras (Harper 1981).

Rabinowitz (1981) ha propuesto una clasificación de siete tipos de rareza tomando en cuenta el tamaño de las poblaciones locales, la especificidad del hábitat y la amplitud de su distribución geográfica (Figura 1.2).

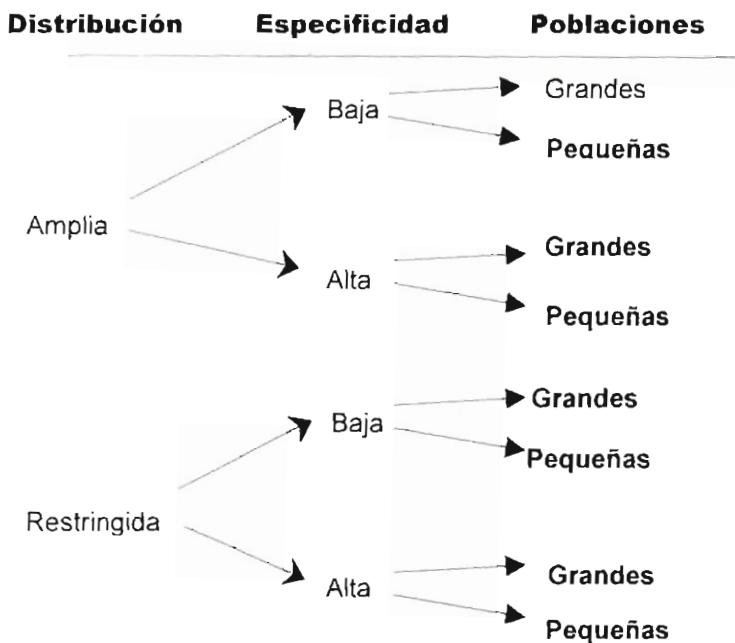


Figura 1.2. Siete tipos de rareza propuestos por Rabinowitz (1981) tomando como base el tamaño de las poblaciones locales, la especificidad del hábitat y la amplitud de su distribución geográfica.

Los procesos que determinan la rareza de las especies no son exclusivamente ecológicos, también intervienen factores genéticos e históricos (Stebbins 1980; Kruckeberg y Rabinowitz 1985), por lo que el estudio de las especies raras es un proceso complejo y no cuenta con un marco teórico claro que permita explicarnos las determinantes ecológicas, genéticas e históricas de la rareza (Byers y Meagher 1997). Como consecuencia, la información biológica más crítica para la conservación de las especies raras ha sido objeto de discusión en los últimos 25 años, sin aún alcanzarse un consenso (Franklin 1980; Frankel y Soulé 1981; Soulé 1987; Falk y Holsinger 1991; Shemske *et al.* 1994).

Las plantas raras han sido objeto de numerosos estudios con diferentes enfoques, los cuales pueden ser básicamente agrupados en genéticos y ecológicos (Schemske *et al.* 1994). Algunos de los estudios ecológicos de especies raras, han

abordado diversos aspectos tales como descripción y requerimientos del hábitat (Newberry 1991); reproducción y polinización (Macior 1978; Buchele *et al.* 1992); ecología de la germinación (Poznanska 1989; Baskin *et al.* 1991); depredación de semillas (Menges *et al.* 1986). Otros más abordan aspectos demográficos (Watkinson & Harper 1978; Meagher *et al.* 1978; Hutchings 1987; Hegazy 1990), pero muy pocos emplean modelos demográficos para predecir la viabilidad de las poblaciones (Fielder 1987; Mehrhoff 1989; Menges 1990; Schmalzel 1995; Esparza-Olgún *et al.* 2002).

Son tres las preguntas fundamentales, desde una perspectiva demográfica, que requieren respuesta para contar con una base de conocimientos que permita canalizar adecuadamente los esfuerzos de conservación de las especies raras o amenazadas (Schemske *et al.* 1994):

1) ¿Cuál es el estado poblacional de la especie? Para responder a esta pregunta es necesario contar con los datos demográficos necesarios a fin de determinar si las poblaciones de una especie se incrementan, decrecen o se encuentran estables.

2) ¿Cuáles son las etapas del ciclo de vida que tienen mayor efecto en el crecimiento poblacional o en su permanencia? Para responder a esta pregunta se tendría que profundizar en el estudio de los aspectos de la biología de la especie que constituyen el mayor riesgo para su supervivencia.

3) ¿Cuáles son las causas de variación de las etapas del ciclo de vida que tienen mayor impacto en el comportamiento demográfico de las poblaciones? Una de las herramientas que nos proporciona la información necesaria para evaluar el estado demográfico de la especie, nos permite hacer inferencias sobre las tendencias del comportamiento demográfico de las poblaciones, e identificar las etapas del ciclo de vida que tienen mayor impacto en el crecimiento poblacional, son los modelos matriciales de proyección poblacional (Caswell 1989).

ESTUDIOS DE DINÁMICA POBLACIONAL

Sin duda, los estudios demográficos constituyen una herramienta importante para definir el estado de las poblaciones, ya que la información recabada sobre los procesos de nacimiento, reproducción, muerte, inmigración y emigración nos permiten conocer el potencial regenerativo de las especies (Begon & Mortimer 1981; Martínez & Alvarez-Buylla 1995; Durán y Franco 1995). Con estos estudios es posible determinar

las tasas de crecimiento de los individuos, su fecundidad, su sobrevivencia y las causas principales de su variación. Con ello es posible además, determinar la tasa de crecimiento de las poblaciones e incluso conocer la importancia relativa de cada uno de estos procesos demográficos en la determinación de esta tasa (De Kroon *et al.* 1986; Caswell 1989). En contraste con otros enfoques ecológicos o genéticos, los estudios demográficos posibilitan la utilización de modelos matriciales, los cuales nos permiten hacer simulaciones sobre el destino de las poblaciones estudiadas. En la figura 1.3 se muestran los principales procesos demográficos involucrados en el ciclo de vida de las especies vegetales.

Los estudios de demografía tienen su origen en el estudio de las poblaciones humanas y posteriormente se desarrollan fuertemente para poblaciones animales, sobre todo para aquellas especies que tenían algún impacto económico, como por ejemplo, las plagas de insectos y las pesquerías (Krebs 1978). Los trabajos demográficos en plantas son relativamente recientes, se inician formalmente en 1974 con el trabajo de Harper y White. La demografía de plantas se desarrolla inicialmente para especies de clima templado y principalmente con hierbas, aunque a la fecha se cuenta también con trabajos sobre árboles y arbustos, no solamente de climas templados sino también de ambientes tropicales. Sin embargo, una característica importante de casi todos estos trabajos es que están enfocados a especies abundantes y en algunas ocasiones dominantes de las comunidades en las que se encuentran (Harvey 1985; Franco & Silvertown 1990).

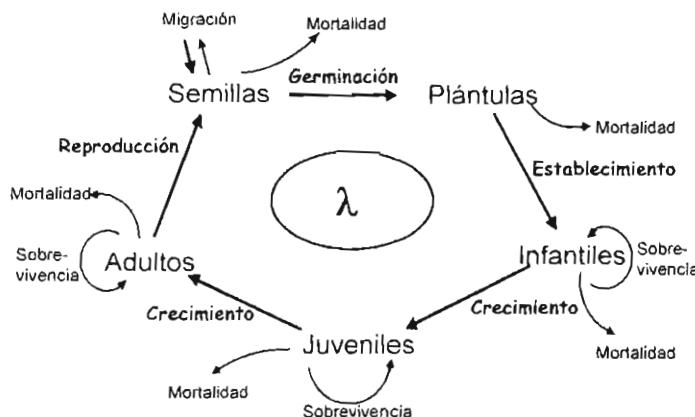


Figura 1.3. Ciclo de vida generalizado de una especie vegetal y principales procesos demográficos involucrados. Lambda (λ) es la tasa intrínseca de crecimiento poblacional.

Son pocos los estudios demográficos que se han hecho en cactáceas, algunos de los cuales corresponden a especies columnares, abarcando diversos aspectos de su demografía. Uno de ellos analiza los patrones demográficos de *Ferocactus cylindraceus* en relación a diferentes edades de sustrato y diferentes historias de pastoreo en los desiertos de Sonora y Mojave (Bowers 1997). En el desierto de Arizona se efectuó un estudio demográfico de largo plazo de *Carnegia gigantea* en el cual se analizaron las estructuras de tamaño y edades, así como las fluctuaciones poblacionales de esta especie a lo largo de 85 años (Pierson & Turner 1998). Godínez-Alvarez *et al.* (1999) analizaron la dinámica poblacional de *Neobuxbaumia tetetzo* empleando modelos matriciales, haciendo énfasis en la importancia que tienen algunas interacciones bióticas de esta especie en su comportamiento demográfico. Asimismo, un análisis demográfico de *Neobuxbaumia macrocephala* en el Valle de Tehuacán, con base en análisis matriciales de proyección poblacional, propone dar a esta especie el estatus de rara y promover su conservación a través de prácticas de manejo que aseguren el éxito de la germinación y establecimiento de plántulas (Esparza-Olguín *et al.* 2002). Además de las cactáceas columnares, otras especies de la misma familia han sido estudiadas desde el punto de vista demográfico, por ejemplo se ha estudiado a *Coryphantha robbinsorum* utilizando matrices de proyección poblacional para conocer el estado de sus poblaciones en Arizona (Schmalzel *et al.* 1995).

El presente trabajo aporta elementos que contribuyen al entendimiento de la manera en que operan las poblaciones de las especies consideradas raras, desde el punto de vista demográfico, y por otro lado, dado que las especies raras son particularmente susceptibles al impacto de las actividades humanas (Raven 1987; Willson 1988), es necesario generar conocimientos sobre estas especies con el fin de proponer medidas para su conservación.

Tomando en cuenta lo anterior, se planteó llevar a cabo un estudio poblacional de *Pterocerus gaumeri*, cactácea rara y endémica de Yucatán, México, teniendo en cuenta todos los procesos demográficos involucrados en su ciclo de vida, con especial énfasis en los procesos de reproducción germinación de semillas y establecimiento de individuos. Los siguientes son los objetivos de este estudio:

OBJETIVO GENERAL

Conocer el estado de las poblaciones de *Pprocereus gaumeri*, cactácea rara y endémica de Yucatán, en la selva baja con cactáceas candelabriformes a fin de entender los procesos que determinan el estado demográfico de sus poblaciones y explorar las posibles causas de su rareza.

Con el fin de cumplir este objetivo general, se plantearon los siguientes objetivos particulares:

- a) Describir el ciclo de vida de la especie.
- b) Estimar las tasas de crecimiento, mortalidad y fecundidad de los diferentes estadios del ciclo de vida.
- c) Conocer el estado de las poblaciones en los sitios estudiados, a través de la determinación de la tasa intrínseca de crecimiento poblacional.
- d) Explorar algunos factores bióticos y abióticos que influyen en el establecimiento, la supervivencia, el crecimiento y la fecundidad de los individuos.
- e) Conocer la importancia relativa de los estadios del ciclo de vida en el comportamiento demográfico de las poblaciones.
- f) Determinar cuales son los procesos demográficos que tienen mayor impacto en la determinación de la tasa intrínseca de crecimiento de las poblaciones estudiadas.
- g) Estimar la abundancia de *P. gaumeri* a lo largo de su rango de distribución.

LA ESPECIE

Los individuos de esta especie son plantas erectas de 2 a 7 m de altura, sus tallos son simples o están escasamente ramificados; los tallos presentan 3 costillas en las ramas jóvenes; cuando son adultos pueden presentar 4 ó 5 y en algunos individuos se llegaron a observar hasta 7 costillas (Figura 1.4). Cuando los individuos son muy altos tienden a buscar soporte, observándose en algunos individuos tendencia a postrarse. En algunas ramas altas se observó daño mecánico, aunque es importante señalar que no es muy común la regeneración de nuevos individuos a partir de las ramas que caen al suelo.

Las areolas son casi circulares y de hasta 6 mm de diámetro, están separadas 1 a 2.5 cm, presentan más o menos 12 espinas de 5 a 40 mm de longitud, subuladas, color moreno grisáceo, las del centro más largas, perpendiculares a la areola o un poco dirigidas hacia abajo.

Las flores son de color crema claro o verde amarillento, de aproximadamente 5 cm de longitud; el pericarpelo y el tubo receptacular con numerosas escamas foliáceas, en el pericarpelo se presentan algunas espinas subuladas, negras, de 3 a 8 mm de longitud. Solamente una flor por areola (Figura 1.4). El periodo de floración se inicia al principio de enero, aunque unos pocos individuos pueden empezar a producir botones a finales del mes de diciembre. La floración concluye en mayo, con un pico de floración en marzo. La antesis es nocturna y solamente abren de una a tres flores por noche; las flores son polinizadas por murciélagos y, aunque permanecen abiertas hasta la mañana siguiente, los insectos diurnos no son polinizadores efectivos.



Figura 1.4. Individuo adulto de *Pterocereus gaumeri* con botones y flores.

El fruto es globoso de 3 a 4 cm de diámetro con escamas pequeñas en la región inferior, volviéndose más largas y foliáceas arriba, carnosas en la base y hacia la punta más delgadas y secas; las axilas de las escamas presentan fieltro y un grupo de espinas negras y cortas; las areolas son persistentes y se conservan los restos secos del perianto (Figura 1.4). El período de producción de frutos maduros se extiende de la segunda quincena de marzo a finales de junio, presentando un máximo de producción durante la primera mitad del mes de mayo. Hay una gran pérdida de frutos inmaduros debido básicamente a la depredación. Los frutos cuando maduran son rojos. Las semillas son numerosas, de color negro y de acuerdo a observaciones de campo, sus posibles dispersores son aves, las cuales fueron observadas consumiendo los frutos maduros. Las semillas y las plántulas se encuentran sujetas a altos niveles de depredación en el piso de la selva. Cuando llega la época de sequía, las hojas que caen de los árboles cubren a los individuos infantiles protegiéndolos, por lo menos parcialmente, de las condiciones extremas de temperatura. Las plantas nodriza juegan un papel importante en la sobrevivencia de las plántulas. Durante la época de sequía algunos individuos que tenían alrededor de 15 cm se postraron en el piso de la selva y durante la siguiente época de lluvia recuperaron su forma erecta. Durante las primeras etapas de vida se presentan las tasas más altas de mortalidad.

SITIO DE ESTUDIO

Pterocereus gaumeri se distribuye principalmente en el tipo de vegetación denominado selva baja caducifolia con cactáceas candelabriformes (Miranda y Hernández-X 1964; Olmsted *et al.* 1999), ubicado en una franja de 10 a 15 km ancho que se extiende paralelamente a la costa norte de la península, desde el sur del Puerto de Sisal hasta el sur de Río Lagartos. Se ha localizado una población muy pequeña en una comunidad de Selva mediana subcaducifolia en las cercanías del poblado de Tixcacaltuyub, en el centro del estado de Yucatán (Figura 1.5).

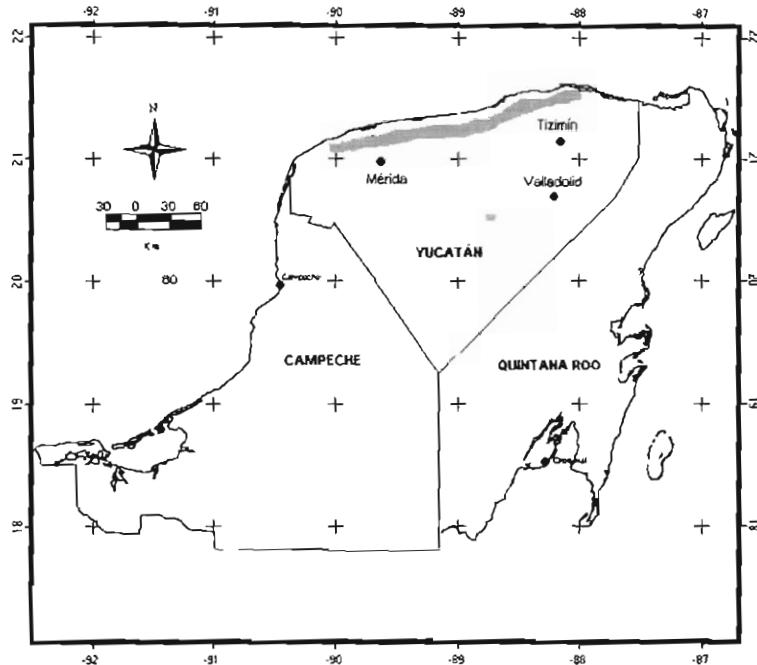


Figura 1.5. El área sombreada muestra la distribución de *P. gaumeri* en la Península de Yucatán.

Los terrenos en los que principalmente se desarrolla esta especie son muy llanos, constituidos por lajas calizas que afloran a la superficie; los suelos son litosoles con redzinas, muy someros y escasos, los cuales se depositan en las partes hundidas y en grietas. De acuerdo a la clasificación climática de García (1988), el clima es BS₁ en transición con Aw₀ que corresponde al más húmedo de los semiáridos en transición con el menos húmedo de los húmedos. La temperatura media anual oscila alrededor de los 26°C, aunque se pueden presentar temperaturas máximas de más de 40° C; la precipitación es en promedio de 530 mm/año, marcadamente estacional, con un período de sequía que abarca los meses de noviembre a mayo y un período intraestival de aproximadamente un mes (Figura 1.6). La época de lluvia contribuye con el 71% de la precipitación total.

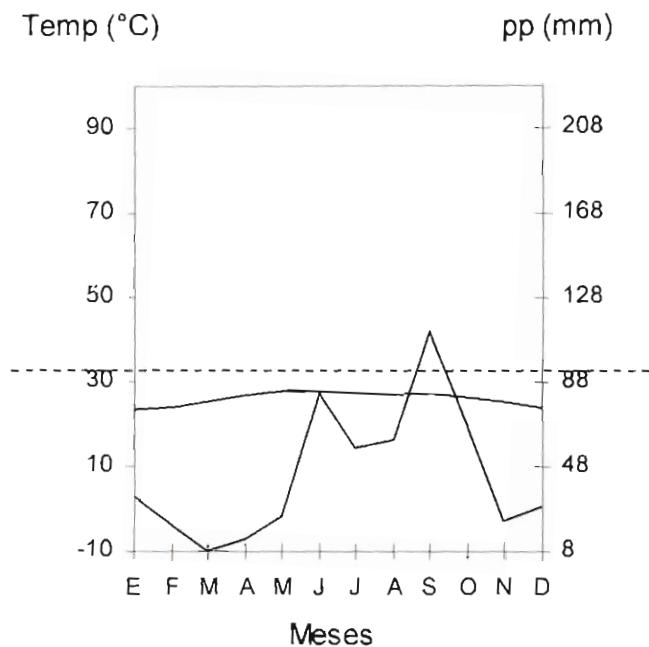


Figura 1.6. Gráfica ombrotérmica de la estación de Telchac Puerto. Se elaboró tomando en cuenta 30 años de datos (1961-1990). Tomado de Orellana et al. 1999.

La selva baja caducifolia con cactáceas candelabriliformes se caracteriza por la presencia de árboles de 8 a 10 m de altura, los cuales presentan troncos de madera dura retorcidos y delgados, la mayoría de ellos con diámetros menores a los 10 cm; prácticamente el 100% de los árboles pierden su follaje durante la época de lluvia. Los elementos más conspicuos en el estrato arbóreo de este tipo de vegetación son *Acacia gaumeri*, *Acacia pennatula*, *Alvaradoa amorphoides*, *Bursera simaruba*, *Mimosa bahamensis*, *Gymnopodium floribundum*, *Hampea trilobata*, *Havardia albicans*, *Metopium brownei*, *Senna racemosa*. Entre las especies de la familia Cactaceae encontramos a *Acanthocereus pentagonus*, *Stenocereus eichlamii*, *Nopalea gaumeri*, *Nopalea inaperta*, *Mammillaria gaumeri*, *Opuntia stricta*, *Hylocereus undatus* y *Selenicereus donkelaarii*. Cabe destacar que en este tipo de vegetación se presentan numerosas especies endémicas de la Península de Yucatán.

La selva baja con cactáceas candelabrigeras en Yucatán se encuentra muy perturbada debido básicamente a la deforestación resultante del cultivo del henequén, la cual se inició en la segunda mitad del siglo XIX, teniendo también gran impacto la ganadería extensiva e intensiva, así como la agricultura. Estas actividades han tenido un fuerte impacto en las comunidades originales, presentándose en la actualidad un mosaico vegetal con parches en diferentes estados sucesionales.

La mayor parte del trabajo que conforma la presente tesis se llevó a cabo en dos áreas que fueron seleccionadas, después de una serie de recorridos de campo, tomando en cuenta la abundancia de los individuos de la especie y la garantía de la permanencia de los sitios de estudio. Los sitios seleccionados fueron los Ranchos Chumhabín y San Antonio Tseké (Figura 1.7). En el primero de ellos la selva baja secundaria tiene una antigüedad aproximada de 50 años; es un sitio expresamente conservado para llevar a cabo actividades cinegéticas, las cuales son esporádicas; los árboles que se encuentran en Chumhabín tienen una altura máxima de 8 m y el diámetro de la mayoría no excede los 15 cm, el terreno se encuentra completamente cercado, por lo que se encuentra a salvo del pisoteo del ganado. En San Antonio el bosque es secundario pero con mayor antigüedad que el de Chumhabín, aparentemente no ha sido desmontado, pero sí ha estado sujeto a la extracción de madera; los individuos que conforman el estrato arbóreo alcanzan hasta 10 m de altura, con diámetros de aproximadamente 25 cm, aunque se encuentran algunos individuos de hasta 60 cm; este sitio ha estado sometido a actividades ganaderas, las cuales no han sido intensivas, pero si constantes.

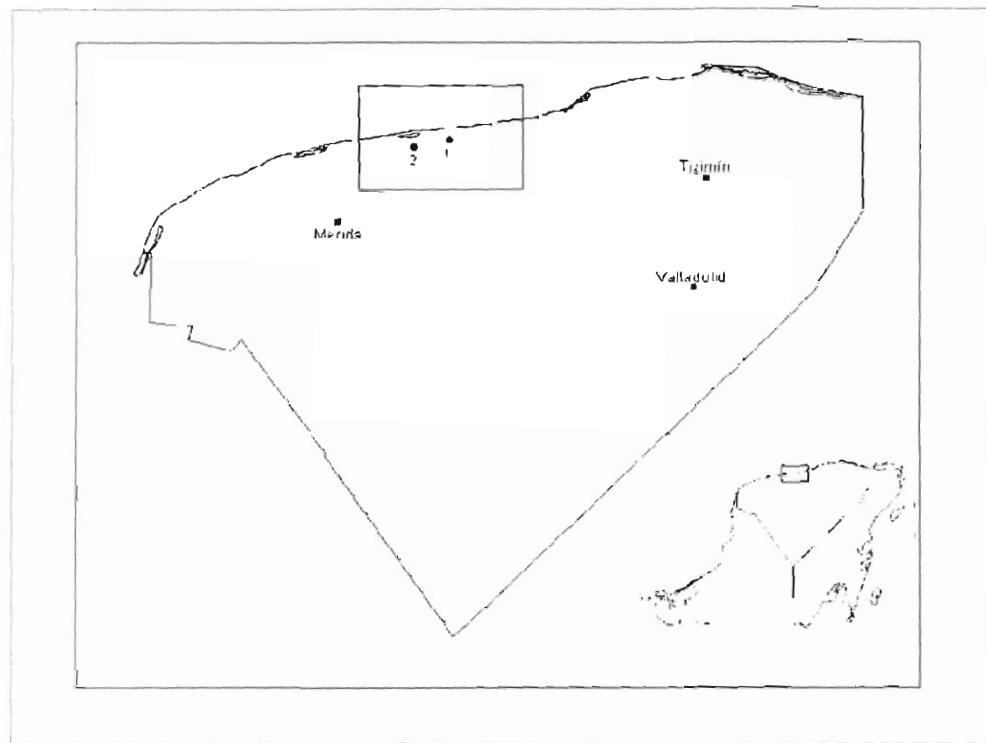


Figura 1.7. Áreas seleccionadas para llevar a cabo el estudio poblacional de *P. gaumeri*. Los sitios señalados corresponden a 1. Chumhabín y 2. San Antonio.

BIBLIOGRAFIA

- Arias-Montes, S.** 1993. Cactáceas: conservación y diversidad en México. En: R. Gio-Argáez y E. López-Ochoterena (eds.), Diversidad biológica de México, 109-115. Sociedad Mexicana de Historia Natural, México.
- Barredo, P.** 1995. Asociación micorrízica en dos cactáceas silvestres del Estado de Yucatán. Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad Autónoma de Yucatán. 62 pp.
- Baskin, J.M., C.C. Baskin, P.D. Parr and M. Cunningham.** 1991. Seed germination ecology of the rare hemiparasite, *Tomanthera auriculata* (Scrophulariaceae). Castanea 56: 51-58.
- Begon, M. and M. Mortimer.** 1981. Population ecology. A unified study of animals and plants. Blakwell Scientific Publ. Oxford.
- Bowers, J.E.** 1997. Demographic patterns of *Ferocactus cylindraceus* in relation to substrate age and grazing history. Plant Ecology 133:37-48.
- Bravo, H.** 1978. Las cactáceas de México. Vol. I. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 743 pp.

- Bravo, H. y H. Sánchez-Mejorada.** 1991. Las cactáceas de México, vol II y III. UNAM, México.
- Buchele, D.E., J.M. Baskin and C.C. Baskin.** 1992. Ecology of the endangered species *Solidago shortii*. IV. Pollination ecology. Bulletin of the Torrey Botanical Club 119: 137-141.
- Byers, D. y T. Meagher.** 1997. A comparison of demographic characteristics in a rare and common species of *Eupatorium*. Ecological Applications 7: 519-530.
- Caswell, H.** 1989. Matrix population models. Sinauer. Sunderland.
- De Kroon H., A. Plaiser, J. van Groenendaal, H. Caswell.** 1986. Elasticity: The relative contribution of demographic parameters to population growth rate. Ecology 67: 1427-1431.
- Dorantes, A.** 1997. Germinación de tres especies en peligro de extinción: *Pterocerus gaumeri* Britton y Rose, *Coccothrinax readii* Quero y *Pseudophoenix sargentii* Wendl. Tesis de Licenciatura. Instituto Tecnológico Agropecuario No. 2 Conkal, Yucatán, México
- Durán, R. y M. Franco.** 1995. *Pseudophoenix sargentii*: an endangered palm species. Príncipes 39 (4):219-224
- Esparza-Olguín, L., T. Valverde and E. Vilchis-Anaya.** 2002. Demographic analysis of a rare columnar cactus (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, Mexico. Biological Conservation 103: 349-359.
- Falk, D.A. and K. Holsinger** 1991. Genetics and conservation of rare plants. Oxford University Press, New York, New York, USA.
- Fielder, P.L.** 1987. Life history and population dynamics of rare and common mariposa lilies (*Calochortus* Pursh: Liliaceae) Journal of Ecology 75: 977-995.
- Franco, M. & J. Silvertown.** 1990. Plant demography: what do we know?. Evolutionary Trends in Plants, 4(2) 74-76.
- Frankel, O. H. and M.E. Soulé.** 1981. Conservation and evolution. Cambridge University Press, Cambridge, England.
- Franklin, I. R.** 1980. Evolutionary change in small populations. In: M. E. Soulé and B. A. Wilcox (eds.), Conservation Biology: an evolutionary-ecological perspective, 135-150. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, USA.
- García, E.** 1974. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köpen. México 155 pp.
- Gibson, A. y P. Nobel.** 1986. The cactus primer. Harvard Univ.Press. Cambridge, Massachusetts. 286pp.
- Godínez- Alvarez, H., A. Valiente-Banuet and L. Valiente-Banuet.** 1999. Biotic interactions and the population dynamics of the long-lived columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo* in the Tehuacan Valley, Mexico. Canadian Journal of Botany 77:1-6.
- Harper, J. L.** 1981. The meanings of rarity. In: H. Synge (ed.), The Biological Aspects of rare plant conservation, 189-203. John Wiley and Sons Ltd. USA.
- Harper, J. L. and J. White.** 1974. The demography of plants. Ann. Rev. Ecol. Syst. 5: 419-463.
- Harvey, H.** 1985. Population biology and the conservation of rare species. En: White, J. (Ed.). Studies on Plant Demography. A Festschrift for John L. Harper. Academic Press. 111-121.

- Hegazy, A.** 1990. Population ecology and implications for conservation of *Cleome droserifolia*, a threatened xerophyte. Journal of Arid Environments 19: 269-282.
- Hernández, H. y H. Godínez.** 1994. Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. Acta Botánica Mexicana 26: 33-52.
- Hunt, D.H.** 1992. CITES Cactaceae checklist. Royal Botanical Garden y IOS, Whitstable, 190 pp.
- Hutchings, M.J.** 1987. The population biology of the early spider orchid *Ophrys sphegodes* Mill. I. A demographic study from 1975 to 1984. Journal of Ecology 75:711-727.
- Krebs, Ch.** 1978. Ecología. Estudio de la distribución y la abundancia. Harper & Row, Publishers, Inc.
- Krukeberg, A. y D. Rabinowitz.** 1985. Biological aspects of endemism in higher plants. Annu. Rev. Ecol. Syst. 16:447-479.
- Macior, L. W.** 1978. The pollination ecology and endemic adaptations of *Pedicularis furbishiae* S. Wats. Bulletin of the Torrey Botanical Club 105: 268-277.
- Martínez, R. & E. Alvarez-Buylla.** 1995. Ecología de poblaciones de plantas en una selva húmeda de México. Bol. Soc. Bot. Méx. 56: 121-153
- Meagher, T. R., J. Antonovics and R. Primack.** 1978. Experimental ecological genetics in plantago. III. Genetic variation and demography in relation to survival of *Plantago cordata*, a rare species. Biological Conservation 14: 243-257.
- Mehrhoff, L.** 1989. The dynamics of declining populations of an endangered orchid, *Isotria medeoloides*. Ecology 70: 783-786.
- Menges, E. S., D. M. Waller and 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.
- Menges, E. S.** 1990. Population viability analysis for an endangered plant. Conservation Biology 4:52-62
- Miranda, F., y E. Hernández-X.** 1964. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. Bol. Soc. Bot. Mex. 28: 29-179.
- Newberry, G.** 1991. Factors affecting the survival of the rare plant, *Sagittaria fasciculata* E. O. Beal (Alismataceae). Castanea 56:59-64.
- Olmsted, I., J. A. González-Iturbe, J. Granados-Castellanos, R. Durán y F. Tun-Dzul.** 1999. Vegetación de la Península de Yucatán. En: P. Chico-Ponce de León y A. García (eds.), Atlas de los procesos territoriales de Yucatán, 183-194. Universidad Autónoma de Yucatán, México.
- Orellana, R., C. Espadas y J. González-Iturbe.** 2002. Aplicaciones de los diagramas ombrotérmicos de Gaussen modificados en la Península de Yucatán. En: México en su Unidad y Diversidad Territorial. Editado por la Sociedad de Geografía y Estadística y el Instituto de Geografía de la UNAM, INEGI. 60-73 pp.
- Pierson, E. and R. Turner.** 1998. An 85-year study of Saguaro (*Carnegiea gigantea*). Ecology 79:2676-2693
- Poznanska, Z.** 1989. Habitat modifications in the germination of seeds and survival of seedlings of the thistle *Carlina onopodifolia* Besser. Fragmenta floristica Geobotanica 34:27-42.
- Rabinowitz, D.** 1981. Seven forms of rarity . In: H. Synge (ed.).The Biological Aspects of Rare Plant Conservation, 205-218. Wiley, New York.

- Raven, P.** 1987. The scope of the plant conservation problem world-wide. In *Botanic Gardens and the World Conservation Strategy*, ed. D. Bramwell, O Hamann, V. Heywood, and H. Syngue, pp. 19-29. Academic Press, London
- Sánchez-Mejorada, H.** 1982. México's problems and programmes monitoring trade in common and endangered Cacti. *Cact. Succ. J. Gr. Brit.* 44: 36-38.
- Schemske, D., B. Husband, M. Ruckelshaus, C. Goodwillie, I. Parker & J. Bishop.** 1994. Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology*, 75 (3), 584-606.
- Schmalzel, R. J., F. W. Reichenbacher and S. Rutman.** 1995. Demographic study of the rare *Coryphantha robbinsorum* (Cactaceae) in southeastern Arizona. *Madroño* 42:332-348.
- SEDESOL.** 1994. Relación de especies y subspecies de flora y fauna silvestres, terrestres y acuáticas, en peligro de extinción, amenazadas, raras y las sujetas a protección especial (NOM-ECOL-059). México, D.F.
- Soulé, M. E. (ed.).** 1986. *Conservation biology: The science of scarcity and diversity*. Sinauer. Sunderland, Massachusetts. 584 pp.
- Soulé, M. E.** 1987. Where do we go from here?. In: M. E. Soulé (ed.), *Viable populations for conservation*, 176-183. Cambridge University Press, Cambridge, England.
- Stebbins, G.** 1980. Rarity of plant species: A synthetic viewpoint. *Rhodora* 82:77-86.
- Walter, K. S. and H. J. Gillett (eds.)** 1998. 1997 IUCN Red List of Threatened Plants. Compiled by the World Conservation Monitoring Center. IUCN- The World Conservation Union, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
- Watkinson, A. R. and J. L. Harper.** 1978. The demography of a sand dune annual: *Vulpia fasciculata*. I. The natural regulation of populations. *Journal of Ecology* 66:15-33.
- Wilson, E. ed.** 1988. *Biodiversity*. National Academy Press, Washington D.C.

CAPÍTULO 2

Distribución y abundancia de *Pterocereus gaumeri*

El análisis de los procesos involucrados en la producción y mantenimiento de la rareza, requieren una clara definición del término, el cual tiene una amplia variedad de significados de uso común (Harper 1981). En el contexto de la biología de poblaciones y comunidades este término ha sido usado en un sentido más restrictivo, tomando en cuenta básicamente la abundancia y el rango de distribución de las especies. No obstante, existe una gran cantidad de puntos de vista sobre los límites de la rareza, agregándose para su definición variables como especificidad del hábitat y persistencia del taxón a través del tiempo ecológico o evolutivo (Harper 1981; Ravinowitz 1981; Reveal 1981; Fiedler 1986; Fiedler & Ahouse 1992; McCoy & Mushinsky 1992; Gaston 1994). El uso de estas variables podría generar más confusión que simplificar el problema de la definición de la rareza, debido a que no existen, para la mayoría de las especies, estimaciones claras sobre la persistencia ecológica de los taxa, ni de su edad, además de que los datos moleculares acerca de ellas son muy escasos (Bevill & Louda 1999). La categorización más común en las discusiones sobre la rareza de las plantas es la de Rabinowitz (1981), la cual identificó siete formas de rareza, basándose en la distribución geográfica (amplia y restringida), en la especificidad del hábitat (baja y alta) y en el tamaño de sus poblaciones (grandes o pequeñas). Sin embargo, esta definición requiere a menudo de divisiones arbitrarias y en ocasiones subjetivas sobre la amplitud de las divisiones propuestas por la clasificación (pequeño-grande, amplio-restringido, baja-alta). Para los fines del presente trabajo, la rareza fue definida como el estado actual de un taxón, el cual por cualquier combinación de factores físicos o biológicos, se encuentra restringido en sus números, en el área que ocupa o en ambos, a un nivel que es demostrablemente menor que otros organismos de entidades taxonómicas comparables (Reveal 1981).

Para el estudio de la rareza también es importante tomar en cuenta la escala espacial, ya que algunos taxa pueden ser raros en determinadas áreas, pero si éstas se amplian, pueden llegar a ser considerados taxa comunes. Tal es el caso de *Tilia platyphyllos*, la cual era considerada como la especie de árbol nativo más raro del norte

de Europa (Pigott 1981), pero que se encuentra ampliamente distribuido en todo el continente, por lo que a esa escala no podría ser considerado como raro (Gaston 1994). El concepto de rareza ha sido asociado al de endemismo. Las especies son endémicas a un área cuando su distribución se limita a esa área; sin embargo, los conceptos de endemismo y rareza no son intercambiables, ya que algunas especies que son endémicas pueden presentar mayores niveles de abundancia que el resto de las especies que comparten el área, por lo que el término endemismo, en su clásico sentido biogeográfico, no necesariamente implica rareza (Kruckeberg & Rabinowitz 1985).

Considerando que *Pterocereus gaumeri* es una especie endémica de Yucatán y es considerada rara, las preguntas que se plantean para el siguiente trabajo son: ¿cuál es el rango de distribución de esta especie? y ¿qué tan rara es *P. gaumeri* en términos de su abundancia?. Tomando en cuenta que la rareza se definió como la restricción en números o el área que ocupa una especie, a un nivel que es demostrablemente menor que otras entidades taxonómicas comparables, la pregunta que surge es: ¿cómo es la abundancia de esta especie en relación a otras cactáceas que comparten el mismo hábitat?. Con ello, este trabajo pretende documentar el estado de rareza de esta especie en función de su rango de distribución y de su abundancia.

METODOLOGÍA

Distribución

Con el fin de conocer la distribución de la especie, se consultaron los ejemplares de colecta de *P. gaumeri* depositados en el herbario del Centro de Investigación Científica de Yucatán (CICY) y se consultó la Base de Datos de las Especies Endémicas de la Península de Yucatán (Durán *et al.* 1998), la cual incluye una exhaustiva revisión de los ejemplares depositados en los herbarios: Field Museum of Natural History (F); Missouri Botanical Garden (MO); Escuela Agrícola Panamericana, Zamorano, Honduras (EAP); Centro de Investigación Científica de Yucatán (CICY); Centro de Investigaciones de Quintana Roo (CIQRO; ahora ECOSUR); Herbario Nacional, Instituto de Biología, UNAM (MEXU); y la Universidad Autónoma de Yucatán (UADY). Con estos registros se elaboró un primer mapa de distribución de esta especie, el cual fue enriquecido con los

ejemplares colectados durante este trabajo, en recorridos de campo llevados a cabo en el área ocupada por la selva baja caducifolia, así como en algunos sitios de selva mediana subcaducifolia.

Abundancia

Como ya se mencionó, la comparación de la abundancia de *P. gaumeri* con otras especies relacionadas filogenéticamente nos puede proporcionar una medida de la rareza de esta especie, por consiguiente para cumplir este objetivo se seleccionaron cuatro especies de cactáceas que habitan en los mismos sitios. Estas fueron *Pilosocereus gaumeri*, *Stenocereus eichlamii*, *Nopalea gaumeri* y *Nopalea inaperta*. Las dos primeras pertenecen a la subfamilia Cactoideae, al igual que *P. gaumeri*, además de que presentan una arquitectura similar ya que son cactáceas candelabriformes. Por otro lado, las especies de *Nopalea* pertenecen a la subfamilia Opuntioideae y presentan una arquitectura arborecente; sin embargo una característica común a todas es que comparten el mismo hábitat, ocupando el mismo estrato de la vegetación.

Tomando como base el mapa de distribución de la especie, elaborado previamente, se llevaron a cabo recorridos de campo, los cuales permitieron establecer 21 sitios de muestreo, cubriendo tanto el área de distribución como zonas ubicadas en la periferia de la misma (Figura 2.1).

En cada uno de los sitios de muestreo seleccionados se establecieron 5 cuadrantes de 400 m² (20 × 20 m), cubriendo una superficie de 2 000 m² por cada sitio. A fin de determinar la densidad de las especies en cada uno de los puntos de muestreo, se contabilizaron todos los individuos presentes en los cuadrantes que presentaran una altura mínima de 50 cm. Se tomó la altura de 50 cm como mínima, debido a que son individuos completamente establecidos, cuya probabilidad de muerte es relativamente baja. Por otra parte, para cada uno de los puntos de muestreo se obtuvieron las coordenadas geográficas con ayuda de un geoposicionador (GPS), lo que permite ubicar geográficamente a los puntos muestreados.

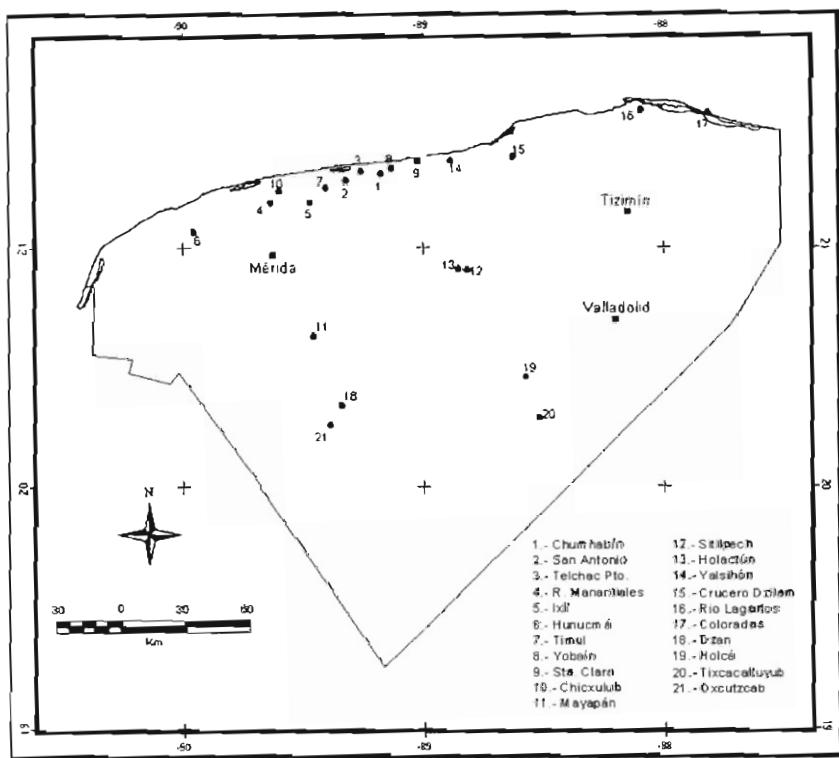


Figura 2.1. Puntos de muestreo de las poblaciones de *Pterocereus gaumeri*, *Stenocereus eichlamii*, *Pilosocererus gaumeri*, *Nopalea gameuri* y *N. inaperta*.

Análisis de los datos

Con base en los datos obtenidos en los diferentes puntos de muestreo se estimó la abundancia de las cinco especies estudiadas en el área de distribución de *P. gaumeri* con ayuda de herramientas geoestadísticas. La geoestadística es una rama de la estadística aplicada que detecta, modela y estima patrones espaciales (Matheron 1963; Cressie 1989; Rossi *et al.* 1992) y emplea dos herramientas: el variograma y el Kriging. El variograma se emplea para hacer predicciones espaciales o interpolaciones, ya que modela y describe la estructura de la correlación espacial (Cressi & Hawkins 1980; Rossi *et al.* 1992). Por otro lado el Kriging es un método de predicción espacial puntual, el cual estima los valores en los cuales no hubo medición, tomando en cuenta básicamente la

distancia y la manera en que se conglomeran los puntos muestrales. Los análisis se llevaron a cabo con los programa Geoeas y el Surfer 6.0.

A partir del análisis de los datos se obtuvieron superficies de distribución de la abundancia de cada especie en toda el área de estudio. Para facilitar la ubicación geográfica de las zonas de mayor y menor abundancia, las gráficas de abundancia obtenidas para cada especie fueron sobreuestas al mapa de la Península de Yucatán, empleando para ello el programa Idrisi.

RESULTADOS

Distribución

P. gaumeri se distribuye básicamente en la selva baja con cactáceas candelabriformes, ubicada en la porción noroeste de la Península de Yucatán, desde el puerto de Chuburná hasta la Reserva de la Biosfera de Ría Lagartos (Figura 1.5). Con el fin de confirmar los límites de distribución de esta especie, a partir del puerto de Chuburná, se llevaron a cabo recorridos de campo hacia la población de Sisal, sin poder encontrar ninguna población de *P. gaumeri*. En su parte más occidental, el límite de distribución se encuentra en la Reserva de Ría Lagartos a la altura de las Coloradas. Sin embargo, en esta área se encontraron muy pocos individuos de *P. gaumeri*, y constituye la única localidad donde esta especie se desarrolla en el matorral de duna costera. El área más sureña que se muestreó fue la Sierrita de Ticul, ya que allí se desarrollan comunidades de selva baja con cactáceas candelabriformes; sin embargo, no se localizaron individuos de *P. gaumeri*. También se localizó una población muy pequeña en un área ocupada por selva mediana subperennifolia al sureste de Tixcacaltuyub, en el centro del estado.

En los recorridos de campo nos percatamos que el hábitat que ocupa esta especie se encuentra severamente perturbado y muy fraccionado. La mayor parte de las poblaciones localizadas se encuentran ubicadas dentro de ranchos ganaderos, en los cuales los individuos de esta especie se encuentran sujetos a diferentes grados de perturbación, dependiendo de la intensidad y frecuencia con la que son usadas estas áreas para pastoreo.

Abundancia

De los 21 áreas muestreadas, 19 se ubican en la selva baja caducifolia con cactáceas candelabiformes, una en matorral de dunas costeras y otra en la selva mediana subcaducifolia (Cuadro 2.1; Figura 2.3). La población más numerosa de *P. gaumeri* que se encontró fue la ubicada en los alrededores del poblado de Yalsihón (población 15). Esta área es una pequeña isla de vegetación de aproximadamente 0.25 ha, rodeada de ranchos ganaderos, que aparentemente no ha sufrido ningún tipo de perturbación. El número de individuos de *P. gaumeri* en este punto de muestreo (93/2 000 m²) es casi tres veces mayor que la densidad inmediatamente inferior.

Cuadro 5.1. Densidad absoluta (no. de individuos/2 000 m²) registrada para las cinco especies de cactáceas en los puntos de muestreo. S.B.C. (selva baja caducifolia); M.D.C. (matorral de duna costera); S.M.SC. (selva mediana subcaducifolia).

| | <i>Pterocereus gaumeri</i> | <i>Stenocereus eichlamii</i> | <i>Pilosocereus gaumeri</i> | <i>Nopalea gaumeri</i> | <i>Nopalea inaperta</i> | Tipo de vegetación |
|-------------------|----------------------------|------------------------------|-----------------------------|------------------------|-------------------------|--------------------|
| 1. Chumhabín | 14 | 34 | 65 | 93 | 105 | S.B.C. |
| 2. San Antonio | 16 | 0 | 7 | 0 | 36 | S.B.C. |
| 3. Telchac Pto. | 17 | 120 | 94 | 20 | 217 | S.B.C. |
| 4. R. Manantiales | 15 | 0 | 4 | 138 | 22 | S.B.C. |
| 5. Ixil | 2 | 83 | 2 | 2 | 23 | S.B.C. |
| 6. Hunucmá | 5 | 0 | 21 | 10 | 52 | S.B.C. |
| 7. Timul | 32 | 9 | 54 | 157 | 40 | S.B.C. |
| 8. Yobaín | 2 | 58 | 29 | 16 | 48 | S.B.C. |
| 9. Sta. Clara | 0 | 105 | 3 | 33 | 188 | S.B.C. |
| 10. Chicxulub | 29 | 1 | 111 | 104 | 31 | S.B.C. |
| 11. Mayapán | 0 | 320 | 0 | 0 | 121 | S.B.C. |
| 12. Sítilpech | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | S.B.C. |
| 13. Holactún | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | S.B.C. |
| 14. Yalsihón | 5 | 0 | 18 | 45 | 8 | S.B.C. |
| 15. Dzilám | 93 | 280 | 1 | 0 | 474 | S.B.C. |
| 16. Rio Lagartos | 2 | 0 | 1 | 35 | 0 | M.D.C. |
| 17. Coloradas | 6 | 0 | 0 | 0 | 0 | S.B.C. |
| 18. Dzan | 0 | 2 | 33 | 0 | 45 | S.B.C. |
| 19. Holcá | 0 | 16 | 0 | 12 | 0 | S.B.C. |
| 20. Tixcacaltuyub | 6 | 0 | 0 | 0 | 6 | S.M.SC. |
| 21. Oxkutzcab | 0 | 23 | 57 | 0 | 31 | S.B.C. |

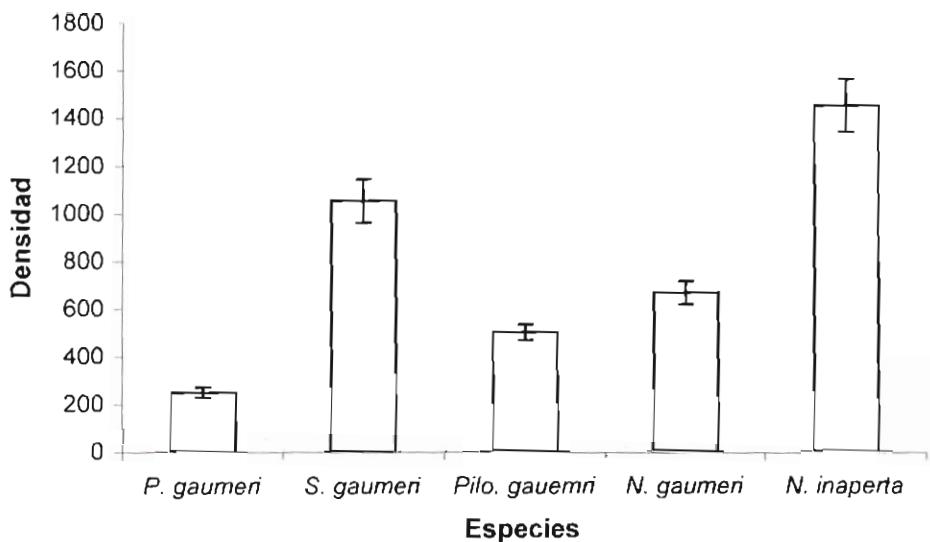


Figura 2.3. Densidad absoluta promedio (No. de individuos/2 000 m²) ± 1 desviación estándar de las cinco especies de cactáceas estudiadas.

La aplicación del variograma y el kriging a los datos de abundancia encontrados, nos permitió generar una superficie de abundancia a todo lo largo de la zona de distribución. De los modelos probados (esférico, lineal y gaussiano) el que mejor se ajustó a los datos de campo fue el lineal para todas las especies, excepto para *S. eichlamii*, ajustándose para esta especie el modelo Gaussiano.

En *P. gaumeri* el mayor pico de abundancia se encontró en un área de selva baja caducifolia ubicada entre las localidades de Dzibilchantún y Dzemul, observándose en forma general que la mayor concentración de individuos se ubica en la porción noreste de la península, con un gradiente de disminución hacia el sur, hasta llegar a un valle muy marcado (Figuras 2.4 y 2.5). Es interesante notar que en la franja ubicada entre

los poblados de Dzilam de Bravo y Ria Lagartos la abundancia predicha es prácticamente 0; en esta región se encuentra una gran cantidad de ranchos ganaderos que han deforestado grandes extensiones sembradas con pastos para forrajes.

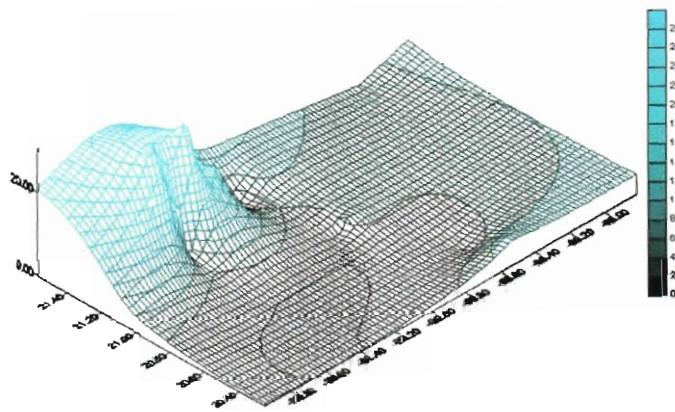


Figura 2.4. Distribución de la abundancia de *P. gaumeri* en el área de estudio. Los picos se muestran de color más claro, en tanto que los valles son más oscuros. Ejes: x (longitud), y (latitud) z (abundancia).

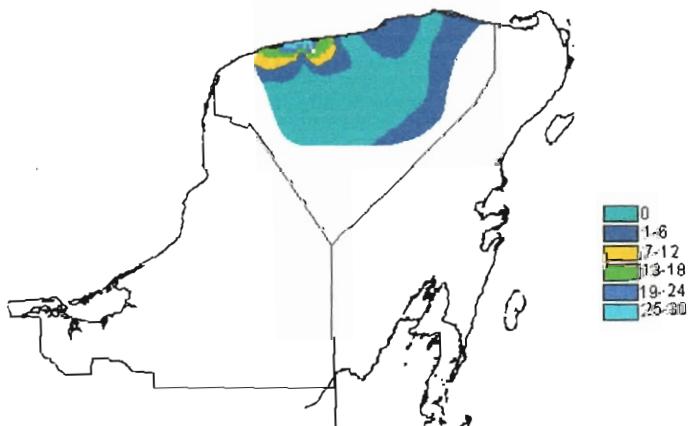


Figura 2.5. Abundancia de *P. gaumeri* en el área estudiada. Los colores indican el número de individuos encontrados en $2\,000\text{ m}^2$.

Pilosocereus gaumeri tiene una distribución más amplia que *Pterocereus gaumeri*. El pico de mayor abundancia de esta especie también se presenta en un área de selva baja caducifolia ubicada entre Dzibilchaltún y Dzemul, y al igual que en *Pterocereus*, en la parte noroeste de la península se presentaron las zonas de mayor abundancia, disminuyendo, hacia el sur, para luego presentarse otra cresta de abundancia en Oxkutzcab, en la región de la Sierra (Figuras 2.6 y 2.7).

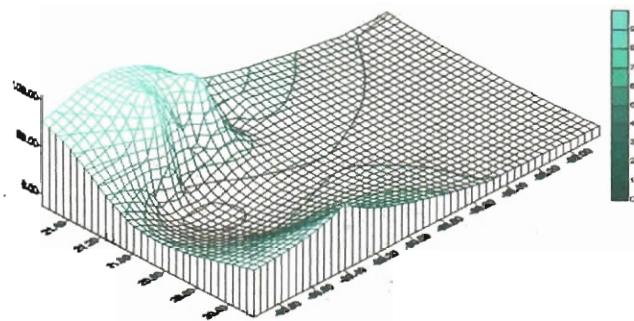


Figura 2.6. Sábana de distribución de la abundancia de *Pilosocereus gaumeri* en el área de estudio. Los picos se muestran de color más claro, en tanto que los valles son más oscuros. Ejes: x (longitud), y (latitud) z (abundancia).

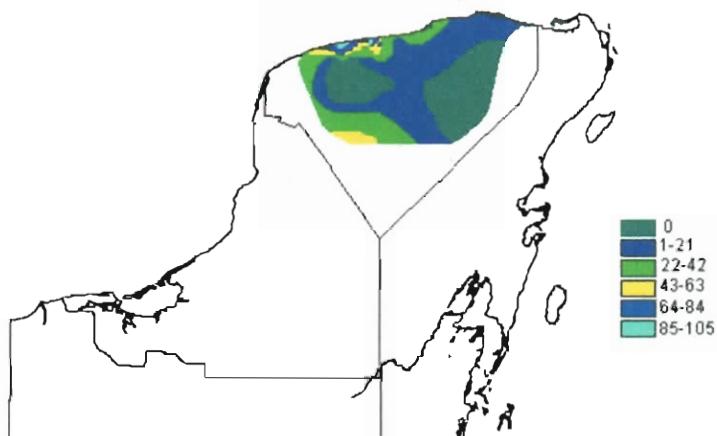


Figura 2.7. Mapa abundancia de *Pilosocereus gaumeri* en el área de estudio. Los colores indican el número de individuos encontrados en 2 000 m².

En relación a *Stenocereus eichlamii*, esta especie presenta una distribución de la abundancia muy diferente, con un gradiente que va del norte de la península de Yucatán hacia el sureste del estado de Yucatán, con el pico máximo de abundancia en la zona ubicada en los alrededores de Mayapán. Las menores abundancias se registraron en la parte noreste de la Península de Yucatán, así como hacia la parte noroccidental (Figuras 2.8 y 2.9).

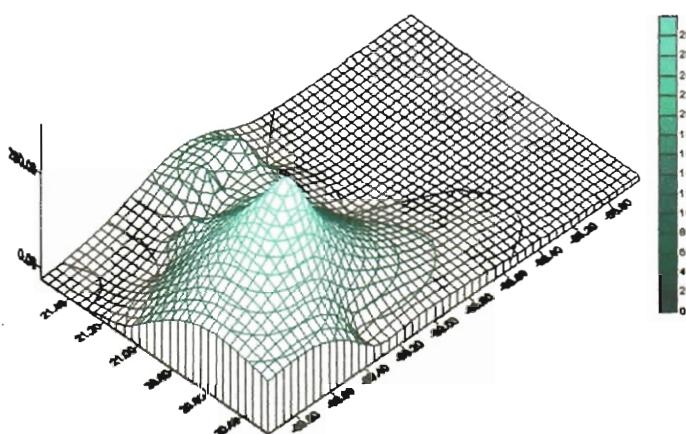


Figura 2.8. Sábana de distribución de la abundancia de *Stenocereus eichlamii* en el área de estudio. Los colores indican el número de individuos encontrados en 2000 m^2 . Ejes: x (longitud), y (latitud) z (abundancia).

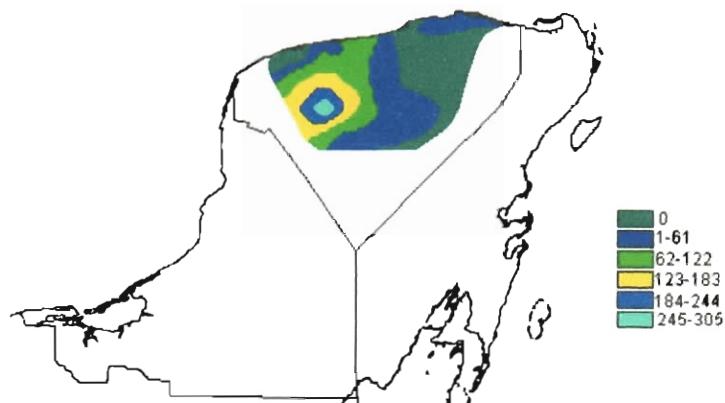


Figura 2.9. Mapa de abundancia de *Stenocereus eichlamii* en el área de estudio. Los colores indican el número de individuos encontrados en 2000 m^2 .

En el caso de *Nopalea gaumeri* la mayor abundancia de individuos fue encontrada en la franja de selva baja caducifolia que se localiza entre los poblados de Motul y Conkal, presentándose de forma abrupta un marcado gradiente de disminución de abundancia hacia el sur del estado de Yucatán (Figuras 2.10 y 2.11).

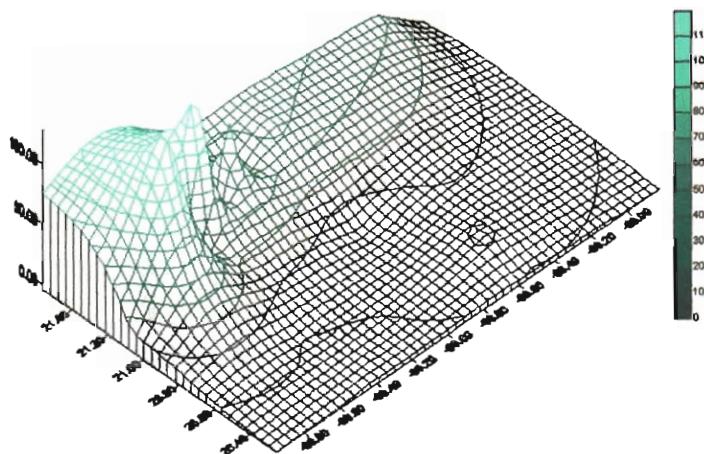


Figura 2.10. Distribución de la abundancia de *Nopalea gaumeri*, en el área de estudio. Los colores indican el número de individuos encontrados en 2000 m^2 . Ejes: x (longitud), y (latitud) z (abundancia).

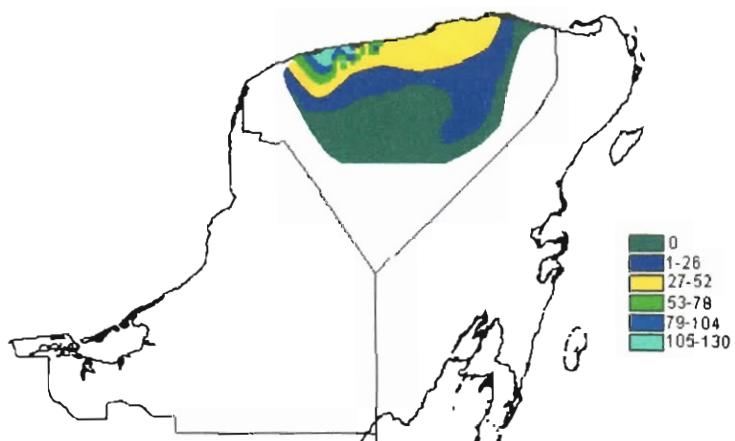


Figura 2.11. Mapa de abundancia de *Nopalea gaumeri* en el área de estudio. Los colores indican el número de individuos encontrados en $2\,000\text{ m}^2$.

Por lo que corresponde a *Nopalea inaperta*, la mayor abundancia de esta especie se encontró en el área ocupada por selva baja caducifolia, ubicada en la franja de Telchac a Dzidzantún, registrándose las menores abundancias en la región occidental del área de estudio (Figuras 2.12 y 2.13).

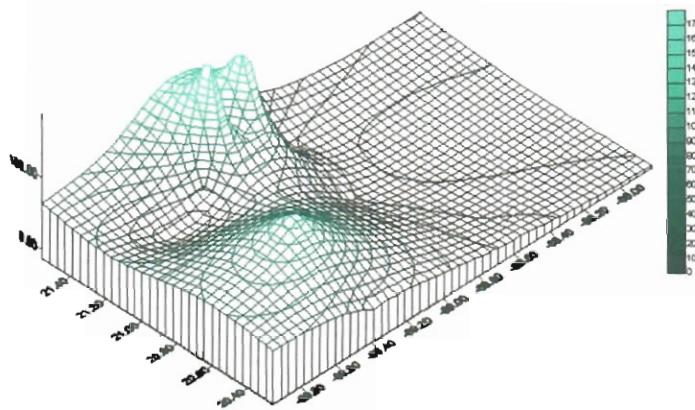


Figura 2.12. Abundancia de *Nopalea inaperta* en el área de estudio. Los picos de abundancia se presentan en color más claro. Ejes: x (longitud), y (latitud) z (abundancia).

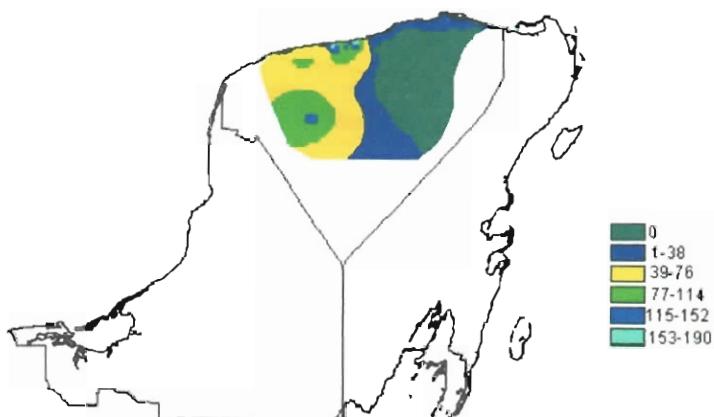


Figura 2.13. Mapa de la distribución de la abundancia de *Nopalea inaperta*. Los colores indican el número de individuos encontrados en 2 000 m².

DISCUSIÓN

La geoestadística ofrece a los ecólogos una variedad de herramientas que pueden ser muy útiles para dilucidar los patrones espaciales de distribución de las especies. En tanto la estadística tradicional generalmente no toma en cuenta las relaciones espaciales debido a que las muestras analizadas se consideran independientes, la geoestadística detecta, modela y estima los patrones espaciales, tomando en consideración las distancias entre las muestras. Aunque el desarrollo y la aplicación de esta herramienta proviene originalmente de la geología, algunos trabajos en ecología ya la han empleado con resultados satisfactorios (Philips 1985; Robertson 1987; Kemp *et al.* 1989; Shotzko & O'Keeffe 1989). El variograma y el kriging aplicados a los datos aquí presentados nos brindan una buena aproximación a los patrones de distribución y abundancia de las especies de cactáceas estudiadas. El uso de las herramientas geoestadísticas enfocadas a la conservación de las especies representan un gran potencial, ya que nos permiten detectar las áreas de mayor y menor abundancia, las cuales podrían ser incorporadas a los esquemas de manejo, o sujetas a protección y/o restauración. Además, el análisis de las características físico-biológicas de los sitios de mayor abundancia permitiría definir con mayor precisión los requerimientos ecológicos de las especies en cuestión.

Con base en los resultados obtenidos podemos decir que *Pterocereus gaumeri*, es una especie rara con distribución y abundancia limitadas. Esta especie además de ser endémica de la Península de Yucatán, posee una distribución muy restringida en relación a otras especies de cactáceas que también son consideradas endémicas de la península (*Pilosocereus gaumeri*, *Nopalea gaumeri* y *N. inaperta*); adicional a esto, *Pterocereus gaumeri* es mucho menos abundante que las otras especies de cactáceas estudiadas.

Como se puede observar tanto en las superficies de abundancia como en los mapas obtenidos, los patrones de distribución y abundancia de las especies estudiadas son diferentes. Un siguiente paso en este estudio sería la búsqueda de relaciones entre la abundancia de las especies y las condiciones ambientales donde se desarrollan sus poblaciones, con el fin de poder dilucidar qué factores se encuentran determinando la abundancia de estas especies.

Al final del siglo XIX y durante la primera mitad del XX, una gran parte de la selva baja caducifolia (aproximadamente 200,000 ha) fue utilizada para el cultivo de Henequén (González-Iturbe *et al.* 2002). Esta actividad ha declinado y los campos fueron abandonados, muchos de ellos quemados para eliminar las plantas de henequén y transformados posteriormente en ranchos ganaderos, dentro de los cuales una parte de los terrenos fueron sembrados con diferentes tipos de pastos. El desarrollo de la actividad ganadera en la región ha estado sujeta a un desarrollo muy variable en el espacio y en el tiempo, lo cual ha permitido la regeneración de la vegetación en algunos sitios. Estas áreas son empleadas en la época de sequía para el ramoneo del ganado y como sombra.

Por otra parte, los terrenos que no fueron quemados, también se encuentran sometidos a diferentes tipos de perturbación como es la extracción de madera para la construcción o su uso como fuente de leña, para combustible. El cambio del régimen de tenencia de la tierra de ejidal a privado ha propiciado la destrucción de aquellas zonas que habían sido conservadas por los ejidos como áreas de reserva. Es importante señalar que aún en la Reserva de la Biosfera de Ría Lagartos las áreas de selva baja caducifolia son ocupadas por la ganadería extensiva, por lo menos temporalmente, lo cual podría tener consecuencias en la dinámica poblacional de *Pterocereus gaumeri* debido a la mortalidad de plántulas e infantiles como consecuencia del pisoteo del ganado.

Esta historia de uso del suelo de las áreas ocupadas por la selva baja caducifolia ha propiciado un marcado fraccionamiento del hábitat que ocupan estas especies, lo cual podría poner en peligro la supervivencia de éstas, si no se revierte el proceso de destrucción de la selva, para la cual se ha estimado una tasa de deforestación de casi 3,000 hectáreas por año (Durán *et al.* 2000) En el caso de *Pterocereus gaumeri*, la situación podría ser aún más grave debido a las bajas densidades poblacionales que presenta, por lo que es urgente que se tomen medidas adecuadas para su manejo; en primera instancia, sería importante mantener áreas sin la perturbación del ganado, así como iniciar trabajos de recuperación de algunas poblaciones, a través de la reintroducción de individuos en áreas en las que la selva baja aún se encuentre en buen estado de conservación.

BIBLIOGRAFÍA

- Bevill, R. L. and S. M. Louda.** 1999. Comparisons of related rare and common species in the study of plant rarity. *Conservation Biology* 13: 493-498.
- Cressie, N.** 1989. Geostatistics. *The American Statistician* 43: 197-202.
- Cressie, N. and D. Hawkins.** 1980. Robust estimation of the variogram: I. Mathematical Geology 12: 115-125.
- Durán et al. 1998. Banco de Datos
- Durán, R., M. Méndez, A. Dorantes, and P. Simá.** 2000. Estudio y conservación de plantas en peligro de extinción en la Península de Yucatán. *Gaceta Regional, Sistema de Investigación Justo Sierra Méndez. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, México.*
- Fielder, P. L.** 1986. Concepts of rarity in vascular plants species, with special reference to the genus *Calochortus* Pursh. (*Liliaceae*). *Taxon* 35: 502-518.
- Fielder, P. L., and J. Ahouse.** 1992. Hierarchies of cause: toward an understanding of rarity in vascular plant species. In: P. L. Fielder and S. K. Jain (eds). *Conservation Biology: the theory and practice of nature conservation, preservation and management*, 23-47, Chapman and Hall, London.
- Gaston, K. G.** 1994. *Rarity*. Chapman and Hall, London.
- González-Iturbe, J. A., I. Olmsted and F. Tun-Dzul.** 2002. Tropical dry forest recovery after long term Henequen (sisal, *Agave fourcroydes* Lem.) plantation in northern Yucatan, Mexico. *Forest Ecology and Management* 167: 67-82
- Harper, J.** 1981. The meanings of rarity. In H. Syngle (ed.), *The biological aspects of rare plant conservation*, 189-203. John Wiley & Sons. USA.
- Drury, W. H.** 1974. Rare species. *Biological Conservation* 6: 162-169.
- Kemp, W. P., T. M. Kalaris, and W. F. Quimby.** 1989. Rangeland grasshopper (Orthoptera: Acrididae) spatial variability: macroscale population assessment. *Journal of Economic Entomology* 82: 1270-1276.
- Kruckeberg, A. R. and D. Rabinowitz.** 1985. Biological aspects of endemism in higher plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16: 447-479.
- Matheron, G.** 1963. Principles of Geostatistics. *Economic Geology* 58: 1246-1266.
- McCoy, E. D. and H. R. Mushinsky.** 1992. Rarity of organism in the sand pine scrub habitat of Florida. *Conservation Biology* 6: 537-548.
- Philips, J. D.** 1985. Measuring complexity of environmental gradients. *Vegetatio* 6: 95-102.
- Pigott, C. D.** 1981. The status, ecology and conservation of *Tilia platyphyllos* in Britain. In: H. Syngle (ed.), *The biological aspects of rare plant conservation*, 305-317. John Wiley & Sons. USA.
- Rabinowitz, D.** 1981. Seven forms of rarity. In H. Syngle (ed.), *The Biological Aspects of Rare Plant Conservation*, 205-218. Wiley, New York, New York, USA.
- Reveal, J. L.** 1981. The concepts of rarity and population threats in plant communities. In: Morse, L. E. and M. S. Henefin (eds.), *Rare plant conservation*, 41-46. The New York Botanical Garden.
- Robertson, G. P.** 1987. Geostatistics in ecology: interpolating with known variance. *Ecology* 68: 744-748.

- Rossi, R., D. Mulla., A. Journel and E. Franz.** 1992. Geostatistical tools for modeling and interpreting ecological spatial dependence. Ecological Monographs 62: 277-314.
- Schotzko, D. J. and L. E. O'Keeffe.** 1989. Geostatistical description of the spatial distribution of *Lygus hesperus* (Heteroptera: Miridae) in lentils. Journal of Economic Entomology 82: 1277-1288.

CAPÍTULO 3

Population dynamics of *Pterocereus gaumeri*, a rare and endemic columnar cactus of Mexico.

The concept of rarity has been associated not only with abundance but also with distribution, habitat specificity and taxon persistence (Rabinowitz 1981; Harper 1981; Fiedler & Ahouse 1992; Gaston 1994). The study of rarity is important because the risk of extinction of rare species is generally high (Wilson 1988; Fielder & Jain 1992; Harrison 1993) and the number of species at risk of extinction is increasing as the rate of disturbance and destruction of natural ecosystems increases.

Demographic studies are an important tool to evaluate the current status of rare species and their populations because processes of birth, mortality, reproduction and migration let us quantify the regenerative potential of a species (Schemske *et al.* 1994; Martinez & Alvarez-Buylla 1995). Information on variations in population size can be used to determine which are the most vulnerable stages of the life cycle and to predict the fate of the population in time and under different ecological conditions (Schemske *et al.* 1994; Olmsted & Alvarez-Buylla 1995; Esparza-Olguin *et al.* 2002). Demography and population dynamics of many plants have been intensively studied in the last twenty years (e.g. Silvertown *et al.* 1993; Oyama 1993; Olmsted & Alvarez-Buylla 1995). However, most of these studies have focused on dominant, abundant or common species (Franco & Silvertown 1990). Due to the limited number of demographic studies on rare species, life history patterns of related common species are sometimes used to make generalizations concerning unstudied rare species (Byers & Meagher 1997).

Among vascular plants, the Cactaceae has a high proportion of rare and endangered species. The entire family has been included in the Appendix II of CITES (Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora) and 45.7% of total cactus species are listed in the Red Data Book as rare, threatened or in danger of extinction (Walter & Gillett 1998). Many cactus species have very low recruitment rates by either seeds or ramets, low growth rates, long life cycles

(Steenberg & Lowe 1983; Valiente-Banuet & Ezcurra 1991; Nobel 1994), restricted geographic distribution and small population sizes (Hernández & Godínez 1994). Mexico is the most important center of diversification of Cactaceae; 850 of the almost 2000 total species are found in Mexico and 84% of them are endemic to Mexico (Bravo-Hollis & Sánchez-Mejorada 1978, 1991; Arias-Montes 1993). Surprisingly, there have been few demographic studies of cactus species, although there is great interest in conservation and management of this family.

One of the endangered species in Mexico is the rare and endemic columnar cactus *Pterocereus gaumeri* (Britton & Rose) MacDougall & Miranda (Walter & Gillett 1998). It has a very restricted distribution range on the Yucatan Peninsula and low population densities (80 plants/ha) compared with other columnar cacti from the same (*Stenocereus laevigatus*: 400 plants/ha; *Pilosocereus gaumeri*: 165 plants/ha; Méndez *et al.* unpubl. data) and different areas, (*Neobuxbaumia tetetzo*: 1500-2000 plants/ha in The Tehuacan Valley; Valiente-Banuet & Ezcurra 1991).

In this paper, a demographic approach has been taken to examine the dynamics of this rare species as a fundamental step toward the development of management and conservation programs for this species (Harvey 1985; Lande 1988; Mehrhoff 1989; Oyama 1993; Schemske *et al.* 1994). The main objectives of this study are to: (1) to contribute to the poor information on rare plants by describing the demographic patterns of *P. gaumeri*, (2) define the importance of each stage of the life cycle and each demographic parameter to the population growth rate, and (3) determine the demographic traits that explain the rarity of *P. gaumeri*.

MATERIALS AND METHODS

The species

Pterocereus gaumeri (Britton & Rose) MacDougall & Miranda is a rare and endemic columnar cactus with a restricted distribution in lowland deciduous forests in the northern portion of the Yucatan Peninsula, Mexico. Individual height is up to 8 m and the trunks are ramified after reaching 2 m of height. Bravo-Hollis (1978) describes this species with four ribs, but we found some individuals with seven ribs; when young, the plants have a single trunk with three ribs. Flowers are about 5 cm long, yellow green or

cream-colored. The flowering peak is in March. Anthesis occurs at night and flowers are pollinated by bats. The red globose fruit is 3-4 cm in diameter, with many black seeds and is presumably dispersed by birds. Within its distribution range it occurs with relatively low densities (c.a. 80 plants/ha) compared with other columnar cacti from the same area (*Stenocereus laevigatus*: 400 plants/ha; *Pilosocereus gaumeri*: 165 plants/ha; Méndez unpub. data).

The genus *Pterocereus* is at the base of the phylogeny of the columnar cacti of North America (Buxbaum, 1958; Gibson & Horak, 1978). *Pterocereus* has been assigned to the tribe Pachycereeae, and it has been suggested that the extinct ancestors of that tribe may have been related to the ancestors of the tribe Leptocereeae, which is distributed in the northern portion of South America, Central America and the Antilles (Bravo-Hollis, 1978).

Study area

A one hectare permanent plot was established in both Chumhabin (21° 18' N; 89° 10' W) and San Antonio (21° 18' N; 89° 19' W) in the northern part of the Yucatan Peninsula, Mexico. This area has an annual mean temperature of 26°C with maximal of 40°C and minimal of 11°C; the average annual precipitation is 528.5 mm. The dry season is from February to May and the rainy season from June to January contributes with 71% of the total annual precipitation. Litosol with redzina soils predominate with some calcareous rocks in a flat terrain; the maximum elevation is 1m (EPA 1993) and the soils are shallow and patchily distributed.

The vegetation of both areas of study are low deciduous forest (*sensu* Holdridge 1967) or low deciduous forest with columnar cacti (Miranda & Hernández-X. 1964); the dominant trees are *Acacia gaumeri*, *A. pringlei*, *Bursera simaruba*, *Guaiacum sanctum*, *Lysiloma latisiliqua*, *Metopium brownei*, *Malpighia glabra* and *Vitex gaumeri*. Many species in these forests are endemic and several other cactus species also occur, such as *Acanthocereus pentagonus*, *Stenocereus laevigatus*, *Nopalea gaumeri*, *N. inaperta*, *Mammillaria gaumeri*, *Opuntia stricta*, *Hylocereus undatus* and *Selenicereus donkelaarii* (Durán et al. 1998).

In Chumhabin, the forest is generally lower than 8 m in height and the vegetation has not been cut for at least 40-50 years. The study area is surrounded with

lands dedicated to cattle ranching, however the forest has been protected from cattle perturbation and there is no sign of the presence of cattle within the forest. In San Antonio the vegetation is about 12 m high and probably had not been cut for previous henequen cultivation. This area has been dedicated to cattle ranching for about 100 years. A common practice of the ranching activity consists of letting the animals graze in open areas while giving them access to forested areas where they can browse and find shade.

Demographic data

Each plot was divided into quadrants of 100 m² (10 x 10m) and all individual plants were located, tagged, mapped and monitored for three years (1997 to 1999). The total height of each plant was measured and the total length was also measured by adding the length of the main trunk to the length of all branches. Growth and survivorship were recorded on March of 1997, 1998 and 1999. During the reproductive seasons (January to June) of 1998 and 1999, every two weeks the number of flowers, immature and mature fruits produced per plant was recorded. The probability of reproduction for both populations was defined as the proportion of individuals that reproduced each year in relation to the total. Fruit set was defined as the number of mature fruits in relation to the number of flowers produced and reproductive success was defined as the proportion of individuals that produced mature fruits. To estimate the mean number of seeds produced per fruit, 30 fruits outside of the study site were collected in 1997. Fruits were produced at the beginning of the rainy season in June. After dispersal, seeds were difficult to find and because they have a relative short viability, the seed stage was not included in the population projection matrix. *P. gaumeri* does not form a long-term seed bank as also occurs for other columnar cacti (Godínez-Alvarez *et al.* 1999; Esparza-Olguín *et al.* 2002).

Germination and seedling establishment

In August of 1998, during the rainy season, seed germination experiments were conducted in the field. For 200 replicate plots, 30 one-month old seeds were placed on the ground in quadrats 10cm on a side and locations were tagged and mapped. Half of the seed plots were protected from predators with cages of metallic

screen (15x15x10cm) which were partially buried in the soil. To exclude ants in the protected plots, chlordane was applied to the soil of the periphery of each plot each week. The remaining 100 plots were sown without protection, and no insecticide was applied. During the first month germination was recorded weekly, and then after that every two weeks until no further germination was observed. Five additional groups of 30 seeds each were simultaneously germinated in a germination chamber to test viability; the seeds were placed in Petri dishes with expanded perlite as a substrate. The chamber's day/night temperature was 35/30°C with a 12 h photoperiod and the perlite was maintained moist with weekly watering.

Seedlings from the unprotected germination experiment were followed for one year in the field to estimate the survival and transition probabilities from the first to the second size category. During the first month, seedling survival was recorded weekly, and after that every 50 days. We used the probability of germination in the unprotected treatment with the information of seed production to calculate the fecundity matrix component, which we defined as the mean number of seedlings produced per adult plant in each size class ($F = \text{number of seeds per plant} \times \text{seed germination probability}$).

Population projection matrices

For the construction of population projection matrices, we defined ten size categories according to the total length of the plant (Table 3.1). Four Lefkovich (1965) transition matrices were constructed, one for each time period (1997 to 1998 and 1998 to 1999) and one per population, to estimate probabilities of survival, growth and fecundity (Caswell 1989). The permanence and transition probabilities for each size class were estimated by calculating the relative frequencies of each observed transition, including regressions to smaller size categories and death.

Finite population growth rate (λ) along with the stable size structure (w) and the reproductive value associated with each of size categories (v) were estimated by iteration with the help of the computer program Gauss. The analytical method proposed by Alvarez-Buylla and Slatkin (1994) was used for the estimation of the 95% confidence intervals for λ .

A sensitivity analysis ($s_{ij} = \partial\lambda/\partial a_{ij}$) was performed to measure how the changes in each matrix entry could modify the rate of population growth. A measure of the

proportional sensitivity was given by the elasticity ($e_{ij} = a_{ij}/\lambda \times s_{ij}$), which determines the relative effect of a proportional change in any matrix element may have on the population growth (de Kroon *et al.* 1986). Four elasticity matrices were constructed, one for each study period (1997 to 1998 and 1998 to 1999) one per population (Chumhabin and San Antonio). To determine the relative importance of each of the demographic processes in the maintenance and growth of the studied populations, the elasticity values for each demographic process were summed following the criteria of Silvertown *et al.* (1996).

Data analysis

Two log-linear analyses were used to test the demographic differences between populations and between different times by comparing the complete transition matrices (Caswell 1989; Ehrlen 1995; Horvitz & Schemske 1995; Valverde & Silvertown 1998). A three-way contingency table was constructed to compare the observed size class structures among the two populations (Chumhabin and San Antonio) and the three census dates (March 1997, 1998 and 1999); a four-way contingency table was constructed to examine the effects of year, population and initial size category on the fate of the individuals where death was included as a fate, fecundity was excluded, and a constant of 0.5 was added to all of the entry cells of the table (Silva *et al.* 1990).

Differences between the population structures were tested using the log-likelihood ratio G, which is a more robust test than χ^2 (Zar 1984). To compare the mean germination percentage, we used an ANOVA after an arcsine transformation for linearity. Seedling survivorship curves for each condition were compared through the Peto and Peto analysis (Pyke & Thompson 1986; Esparza-Olguín *et al.* 2002) to test the significance of the effect of the predation on the probability of germination.

RESULTS

Germination and seedling establishment

The mean percentage of germination obtained in the laboratory was 97.3%; all the seeds germinated within the two weeks after sowing. Germination in the field was much lower. During August and September of 1998, germination in the protected treatment was significantly higher (33.7%) than in the exposed treatment (1.7%). ($F(1,198) = 110.97, P < 0.001$). After one year, 88% of the seedlings had died in the exposed treatment as opposed to 64% in the protected treatment ($LR = 11.90, df = 1, P < 0.01$; Figure 3.1). One year-old seedlings in both treatments grew to an average height of 38 mm.

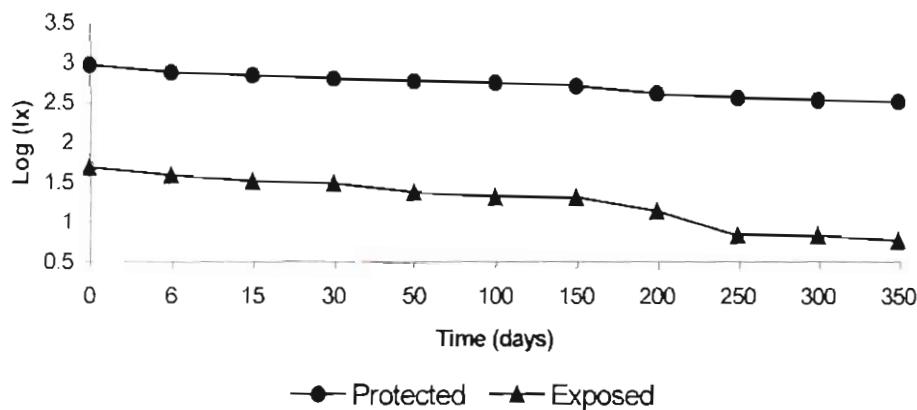


Figure 3.1. Survivorship curves ($\log I_x$) protected from predators treatment and exposed treatment.

Demographic parameters

The Chumhabin population, which had 701 individuals in the first census (1997), had a density 3.2 times greater than that of San Antonio (222 initial individuals). However, population structures of both areas were very similar (Figure 3.2). Also, population structures did not change significantly during the three-year study. Almost 80% of the individuals were concentrated in the first four size categories (1.1-50 cm).

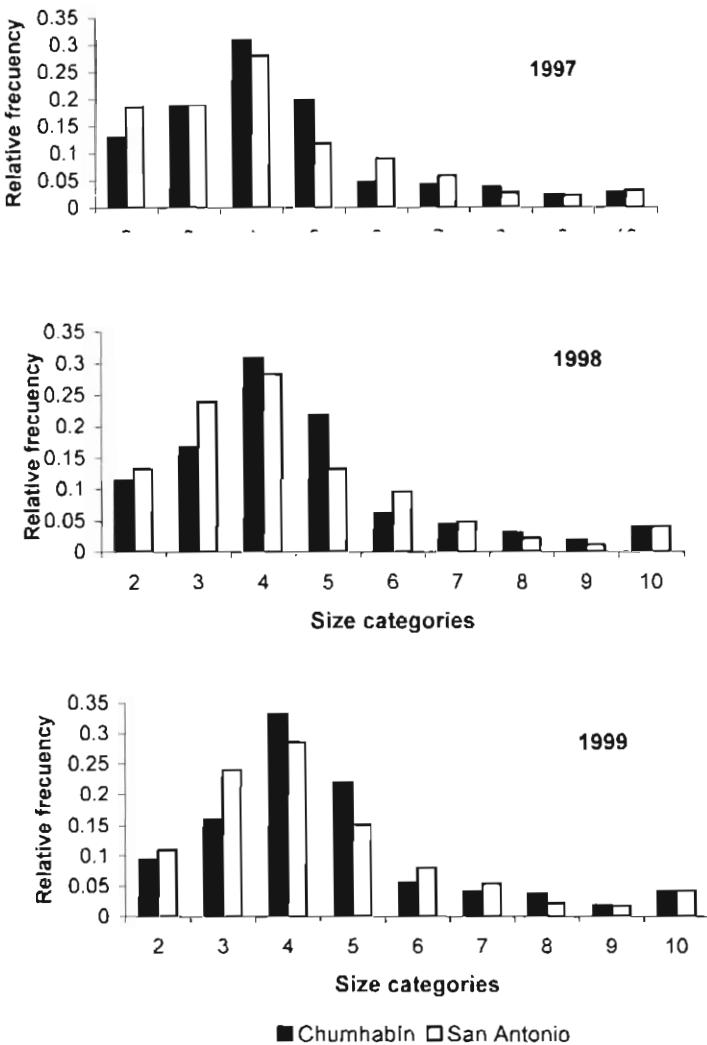


Figure 3.2. Relative frequency (%) of individuals in each size category according to the observed population structure in March 1997, 1998, and 1999 in Chumhabín and San Antonio.

For 1997-1998 and 1998-1999 in both populations, the highest probability of death was for newly germinated seedlings (seedlings up to 1 cm in height, size category 1; Table 3.1), followed by categories 2 and 3. After plants reached more than 10 cm in size (category 4), the probability of dying was low (Figure 3.3). The mortality pattern was similar for both populations ($\chi^2 = 0.105$, $P = 1.00$) and both years ($\chi^2 = 0.12$; $P = 1.00$).

Table 3.1. Size categories chosen to describe the population dynamics of *P. gaumeri*

| Size category | Total length (cm) |
|---------------|-------------------|
| 1 | 0.1-1.0 |
| 2 | 1.1-5.0 |
| 3 | 5.1-10.0 |
| 4 | 10.1-25.0 |
| 5 | 25.1-50.0 |
| 6 | 50.1-100 |
| 7 | 100.1-200 |
| 8 | 200.1-300 |
| 9 | 300.1-400 |
| 10 | more than 400 |

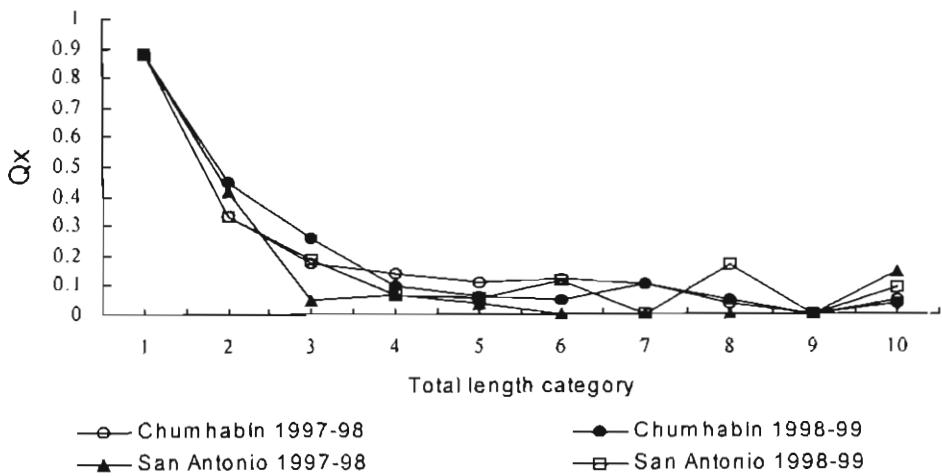


Figure 3.3. Mortality (Q_x) observed in each category during 1997-1998 and 1998 - 1999 in Chumhabin and San Antonio.

The smallest plants that reproduced were 110 cm in height (category 7). In Chumhabin during 1998, only plants in size categories 8 and 10 reproduced during 1998, however all adult plants (categories 7 to 10) produced mature fruits the following year. In contrast, in San Antonio only plants in category 10 reproduced during both years (Table 3.2). Of the 132 flowers censused during 1998 in Chumhabin, 73 produced immature fruit and only 11 produced mature fruit, resulting in a fruit set of 8.3% relative to the total number of flowers produced. In the same year, of the 108 flowers produced in San Antonio, 84 produced immature fruits but only 2 fruits attained maturity, resulting in a fruit set of 1.9%. For 1999 in Chumhabin the number of flowers produced was 254, more than double that of 1998; from this, 174 became immature fruits and 61 reached maturity, resulting in a fruit set of 24.0%. In San Antonio, of 83 flowers produced, 27 became immature fruits and only 2 fruits reached maturity, resulting in a fruit set of 2.4%.

Table 3.2. Reproductive behaviour of *P. gaumeri*. Reproductive success was defined as the proportion of adults that contributed with seeds (mature fruits) to the population. N is the total number of adults examined.

| Size categories | Chumhabin | | | | San Antonio | | | |
|------------------------------|-----------|------|-----|------|-------------|----|-----|------|
| | 7 | 8 | 9 | 10 | 7 | 8 | 9 | 10 |
| 1998 | | | | | | | | |
| Adults in each category (N) | 30 | 26 | 16 | 20 | 13 | 6 | 5 | 7 |
| Reproductive individuals (%) | 10 | 42 | 75 | 40 | 8 | 50 | 40 | 100 |
| Reproductive success | 0 | 0.36 | 0 | 0.25 | 0 | 0 | 0 | 0.14 |
| 1999 | | | | | | | | |
| Adults in each category (N) | 30 | 21 | 13 | 27 | 13 | 6 | 3 | 11 |
| Reproductive individuals (%) | 13 | 38 | 77 | 74 | 31 | 0 | 100 | 73 |
| Reproductive success | 0.5 | 0.38 | 0.5 | 0.4 | 0 | 0 | 0 | 0.13 |

Matrix analysis

Only one population finite rate of increase (λ) was above unity (1.032; Chumhabin 1998-99), the other three values were slightly below unity (Table 3.3). The 95% confidence intervals of the four matrices (Chumhabin for 1997-1998 and 1998-1999; San Antonio for 1997-1998 and 1998-1999) indicate that the λ values did not differ significantly from (Table 3.3). In San Antonio 1998-1999, the lowest λ value occurred (0.954).

Table 3.3. Population projection matrices and results of the matrix analysis for the *P. gaumeri* populations studied. a) Chumhabin and b) San Antonio. Stable-size structure, size-specific reproductive value (*v*), number of individuals in each size category are given. Diagonal matrix elements are in bold and fecundity entries are in script. Only non-zero entries are represented to facilitate reading.

a)

| 1997-1998 $\lambda = 0.9626$ | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | w | v |
|---------------------------------|----|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|
| 56 | 1 | 0.0000 | | | | | 0.0000 | 7.0895 | 0.0000 | 1.7281 | 0.4519 | 0.0016 |
| | 2 | 0.1176 | 0.3803 | 0.0687 | 0.0046 | 0.0216 | 0.0303 | | | | 0.1003 | 0.0132 |
| | 3 | | 0.2864 | 0.1504 | 0.0648 | | | | | | 0.0413 | 0.0268 |
| | 4 | | | 0.6053 | 0.5026 | 0.0935 | 0.1212 | 0.0333 | | | 0.0749 | 0.0347 |
| | 5 | | | | 0.2891 | 0.4989 | 0.0606 | 0.0333 | | 0.0625 | 0.0530 | 0.0486 |
| | 6 | | | | | 0.2780 | 0.4829 | | | | 0.0307 | 0.0685 |
| | 7 | | | | | | 0.1838 | 0.6709 | 0.0769 | | 0.0220 | 0.1378 |
| | 8 | | | | | | | 0.1624 | 0.5733 | 0.0625 | 0.0100 | 0.2305 |
| | 9 | | | | | | | | 0.3113 | 0.3816 | 0.0054 | 0.2176 |
| | 10 | | | | | | | | | 0.4934 | 0.9500 | 0.2105 |
| <i>n</i> | | 51 | 90 | 131 | 216 | 139 | 33 | 30 | 26 | 16 | 20 | |
| <i>qx</i> | | 0.8823 | 0.3333 | 0.1756 | 0.1390 | 0.1079 | 0.1212 | 0.1 | 0.0385 | 0.6923 | 0.05 | |

a)

| 1998-1999 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | w | v | |
|--------------------|----|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|--------|--------|
| | 1 | 0.0000 | | | | | 1.5361 | 5.7602 | 37.6628 | 25.6009 | 0.6916 | 0.0008 | |
| $\lambda = 1.0316$ | 2 | 0.1176 | 0.3032 | 0.0869 | 0.0047 | 0.0067 | | | | | 0.1165 | 0.0073 | |
| | 3 | | 0.2481 | 0.0639 | 0.0566 | 0.0333 | 0.0238 | 0.0333 | | | | 0.0348 | 0.0214 |
| | 4 | | | 0.5883 | 0.3811 | 0.0800 | 0.0952 | 0.0333 | | | | 0.0410 | 0.0342 |
| | 5 | | | | 0.4633 | 0.4759 | 0.1191 | 0.0667 | | | | 0.0413 | 0.0453 |
| | 6 | | | | | 0.3441 | 0.4631 | | | | | 0.0250 | 0.0630 |
| 57 | 7 | | | | | | 0.2512 | 0.5693 | | | 0.0370 | 0.0148 | 0.1062 |
| | 8 | | | | | | | 0.1973 | 0.7191 | 0.1539 | 0.0370 | 0.0140 | 0.2176 |
| | 9 | | | | | | | | 0.2333 | 0.4592 | | 0.0057 | 0.2709 |
| | 10 | | | | | | | | | 0.3870 | 0.8889 | 0.0155 | 0.2333 |
| | n | 51 | 78 | 115 | 212 | 150 | 42 | 30 | 21 | 13 | 27 | | |
| | qx | 0.8823 | 0.4487 | 0.2609 | 0.0943 | 0.0568 | 0.0476 | 0.1000 | 0.0476 | 0.0000 | 0.0370 | | |

b)

| 1997-1998 | | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | w | v |
|--------------------|----|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|--------|--------|
| $\lambda = 0.9710$ | 1 | 0.0000 | | | | | | 0.0000 | 0.0000 | 0.0000 | 1.6458 | 0.2857 | 0.0061 |
| | 2 | 0.1176 | 0.2576 | 0.0952 | | | | | | | | 0.0501 | 0.0503 |
| | 3 | | 0.3278 | 0.1029 | 0.0484 | | | | | | | 0.0222 | 0.1095 |
| | 4 | | | 0.7543 | 0.6103 | 0.0385 | | | | | | 0.0593 | 0.1197 |
| | 5 | | | | 0.2768 | 0.7724 | 0.1500 | | | | | 0.1202 | 0.1368 |
| | 6 | | | | | 0.1507 | 0.6069 | | | | | 0.0497 | 0.1498 |
| | 7 | | | | | | 0.2431 | 0.8800 | | | | 0.1329 | 0.1399 |
| | 8 | | | | | | | 0.1200 | 0.7500 | | | 0.0722 | 0.1060 |
| | 9 | | | | | | | | 0.2500 | 0.5100 | | 0.0392 | 0.0937 |
| | 10 | | | | | | | | | 0.4900 | 0.8571 | 0.1686 | 0.0882 |
| | | n | 51 | 41 | 42 | 62 | 26 | 20 | 13 | 6 | 5 | 7 | |
| | | qx | 0.8823 | 0.4146 | 0.0476 | 0.0645 | 0.0385 | 0.0000 | 0.0000 | 0.0000 | 0.0000 | 0.1429 | |

58

b) continuación

1998-1999

| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | w | v |
|--------------------|--------|--------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|--------|
| $\lambda = 0.9545$ | 1 | 0.0000 | | | | | 0.0000 | 0.0000 | 0.0000 | 1.0473 | 0.3000 | 0.0049 |
| | 2 | 0.1176 | 0.3319 | 0.0154 | 0.0130 | | | | | | 0.0582 | 0.0401 |
| | 3 | | 0.3347 | 0.0575 | 0.0520 | | 0.0385 | | | | 0.0262 | 0.0746 |
| | 4 | | | 0.7425 | 0.4461 | | 0.0385 | | | | 0.0419 | 0.0893 |
| | 5 | | | | 0.4240 | 0.6153 | 0.0769 | | | | 0.0632 | 0.0967 |
| | 6 | | | | | 0.3292 | 0.5200 | | | | 0.0479 | 0.0996 |
| | 7 | | | | | | 0.2108 | 0.7492 | | | 0.0492 | 0.1401 |
| | 8 | | | | | | | 0.2508 | 0.6333 | | 0.0384 | 0.1147 |
| | 9 | | | | | | | | 0.2033 | 0.6333 | 0.0909 | 0.1017 |
| | 10 | | | | | | | | | 0.3666 | 0.8181 | 0.2734 |
| n | 51 | 36 | 65 | 77 | 36 | 26 | 13 | 6 | 3 | 11 | | |
| qx | 0.8823 | 0.3333 | 0.1846 | 0.0649 | 0.0556 | 0.1154 | 0.0000 | 0.1667 | 0.0000 | 0.0909 | | |

The log-linear analysis of the complete transition matrices indicated that the effect of the population ($\chi^2 = 74.82$ d.f. = 180, $P = 0.99$) and the year ($\chi^2 = 46.09$ d.f. = 180, $P = 0.99$) on the fate of the individuals was not significant, however, the initial size category had a significant effect on the fate of the individuals ($\chi^2 = 3280.79$ d.f. = 390, $P < 0.001$).

For Chumhabin during 1998-1999, the stable size category structure indicated that most of the individuals were concentrated in seedling stage (size category 1), whereas for Chumhabin for 1997-1998 and for San Antonio for both periods, the distribution of individuals was concentrated in both the first (seedlings) and the last (adults) size categories (Figure 3.4). The observed population structures differed significantly from the stable structures for both populations (Table 3.4).

Table 3.4. Results of the statistical analysis of the observed population structures and the stable populations structures, the log likelihood ratio was used. The non significant results are in bold.

| | San Antonio | Chumhabin |
|-------------------------------------|-------------|-------------|
| Observed in 1997 vs. stable 1997-98 | 130.69 | 609.83 |
| Observed in 1998 vs. stable 1998-99 | 247.54 | 748.15 |
| Observed 1997 vs. observed en 1998 | 6.37 | 5.21 |
| Stable 1997-98 vs. stable 1998-99 | 158.08 | 223.07 |

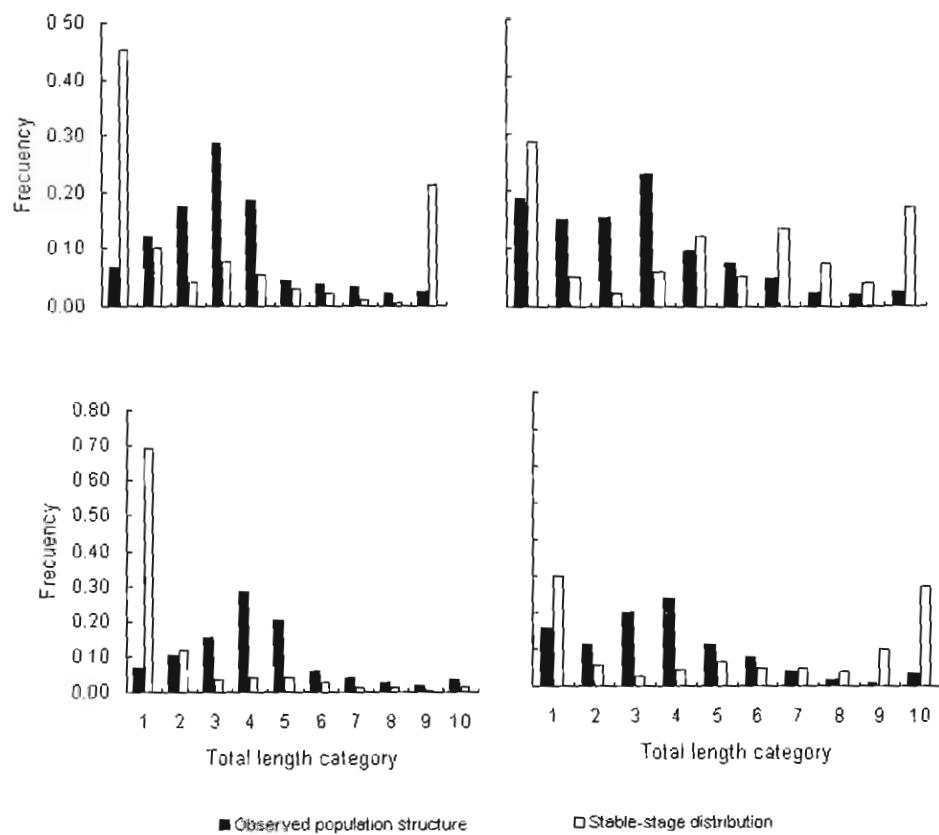


Figure 3.4. 1997 and 1998 observed structures and calculated stable-stage distributions for the periods 1997-98 and 1998-99 for (a) Chumhabin and (b) San Antonio. In the upper panels the first period is showed and the lower panels show the second one.

For Chumhabin in both time periods and for San Antonio during 1998-1999, the lowest size-specific reproductive values occurred for the smallest size categories, and the highest values occurred for size categories 7 through 10 (reproductive individuals).

Sensitivity and elasticity analysis

In the sensitivity analysis, the survival of reproductive individuals of the largest size (category 10) had the highest values (Table 3.5). It is important to note that in three matrices, category 5 presented relatively high values, whether it was survival rate or transition to the next category. In this category individuals were 25-50 cm tall, and also mortality rate began to diminish and fecundity was very low.

Table 3.5. Sensitivity matrix of *P. gaumeri* for the periods 1997-98 and 1998-99 for two populations a) Chumhabin and b) San Antonio. The highest values are in bold and the smallest one in italics in each matrix. The first column shows the lambda values, the total sensitivity (TS) and the sensitivity index (SI) for each matrix. Only non-zero entries are represented to facilitate reading.

a) 1997-1998

| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 |
|----|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|
| 1 | 0.0000 | | | | | | | | | |
| 2 | 0.0939 | 0.0209 | 0.0085 | 0.0146 | 0.0111 | 0.0064 | | | | |
| 3 | | 0.0424 | 0.0175 | 0.0316 | | | | | | |
| 4 | | | 0.0225 | 0.0407 | 0.0288 | 0.0167 | 0.0119 | | | |
| 5 | | | | 0.0574 | 0.4061 | 0.0235 | 0.0168 | | 0.0042 | |
| 6 | | | | | 0.0572 | 0.0331 | | | | |
| 7 | | | | | | 0.0667 | 0.0478 | 0.0218 | | |
| 8 | | | | | | | 0.0800 | 0.0365 | 0.0196 | |
| 9 | | | | | | | | 0.0344 | 0.0184 | |
| 10 | | | | | | | | | 0.0187 | 0.7330 |

1998-99

| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 |
|----|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|
| 1 | 0.0000 | | | | | | 0.0007 | 0.0007 | 0.0003 | 0.0008 |
| 2 | 0.3010 | 0.0507 | 0.0147 | 0.0175 | 0.0186 | | | | | |
| 3 | | 0.1488 | 0.0444 | 0.0523 | 0.0526 | 0.0321 | 0.0189 | | | |
| 4 | | | 0.0709 | 0.0835 | 0.0841 | 0.0509 | 0.0300 | | | |
| 5 | | | | 0.1106 | 0.1115 | 0.0675 | 0.0401 | | | |
| 6 | | | | | 0.1550 | 0.0938 | | | | |
| 7 | | | | | | 0.1580 | 0.0937 | | | 0.0978 |
| 8 | | | | | | | 0.1920 | 0.1813 | 0.0739 | 0.2003 |
| 9 | | | | | | | | 0.2257 | 0.0920 | |
| 10 | | | | | | | | | 0.0792 | 0.2148 |

b) 1997-98

| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | |
|----|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|
| 1 | | | | | | | | | | | 0.0125 |
| 2 | 0.1744 | 0.0306 | 0.0136 | | | | | | | | |
| 3 | | 0.0665 | 0.0295 | 0.0787 | | | | | | | |
| 4 | | | 0.0322 | 0.0860 | 0.1744 | | | | | | |
| 5 | | | | 0.0983 | 0.1995 | 0.0825 | | | | | |
| 6 | | | | | 0.2183 | 0.0903 | | | | | |
| 7 | | | | | | 0.0844 | 0.2255 | | | | |
| 8 | | | | | | | 0.1709 | 0.0928 | | | |
| 9 | | | | | | | | 0.0820 | 0.0445 | | |
| 10 | | | | | | | | | 0.0419 | 0.1802 | |

1998-99

| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | |
|----|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--|
| 1 | | | | | | | | | | | |
| 2 | 0.1286 | 0.0250 | 0.0112 | 0.0176 | | | | | | | |
| 3 | | 0.0464 | 0.0209 | 0.0334 | | | 0.0382 | | | | |
| 4 | | | 0.0250 | 0.0400 | | | 0.0459 | | | | |
| 5 | | | | 0.0433 | 0.0654 | 0.0495 | | | | | |
| 6 | | | | | 0.0674 | 0.0510 | | | | | |
| 7 | | | | | | 0.0718 | 0.0737 | | | | |
| 8 | | | | | | | 0.0603 | 0.0471 | | | |
| 9 | | | | | | | | 0.0744 | 0.1970 | 0.5297 | |
| 10 | | | | | | | | | 0.1726 | 0.4640 | |

The highest values of elasticity corresponded to the survival of categories 7-10 (reproductive individuals). For all four elasticity matrices, category 10 had one of the two highest values, the other corresponding to category 7, 8 or 9, depending on the year or site (Table 3.6). Fecundity had the lowest values for all four elasticity matrices. For both populations and both years, the demographic process of greatest importance in the determination of the population growth rate was the survival of the individuals (Fig. 2.5). Adult individuals (category 10) had the highest elasticity values, whereas categories 1-3 had the lowest values (Fig. 2.6).

Table 3.6. Elasticity matrix of *P. gaumeri* for the periods 1997-98 and 1998-99 for two populations: Chumhabin and b) San Antonio. The first column shows the λ values and the relative contribution of the different demographyc processes; stasis (ΣS), growth (ΣG), fecundity (ΣF) and decrease in size (ΣD), to the value of λ . The highest values are in bold and the smallest in italics in each matrix. Only non-zero entries are represented to facilitate reading.

a) 1997-98 $\Sigma S = 0.8557$ $\Sigma G = 0.119$ $\Sigma F = 0.0142$ $\Sigma D = 0.0142$.

| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 |
|----|--------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|--------|
| 1 | 0.0000 | | | | | | | 0.0019 | | 0.0096 |
| 2 | 0.0115 | 0.0082 | 0.0006 | <i>0.0001</i> | 0.0003 | <i>0.0002</i> | | | | |
| 3 | | 0.0126 | 0.0027 | 0.0021 | | | | | | |
| 4 | | | 0.0141 | 0.0212 | 0.0028 | 0.0021 | 0.0004 | | | |
| 5 | | | | 0.0172 | 0.0211 | 0.0015 | 0.0006 | | 0.0003 | |
| 6 | | | | | 0.0165 | 0.0166 | | | | |
| 7 | | | | | | 0.0127 | 0.0333 | 0.0017 | | |
| 8 | | | | | | | 0.0135 | 0.0217 | 0.0013 | |
| 9 | | | | | | | | 0.0111 | 0.0073 | |
| 10 | | | | | | | | | 0.0096 | 0.7234 |

1998-99 $\Sigma S = 0.5461$ $\Sigma G = 0.3679$ $\Sigma F = 0.0343$ $\Sigma D = 0.3679$

| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 |
|----|--------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|--------|---------------|--------|
| 1 | 0.0000 | | | | | | 0.0011 | 0.0039 | 0.0103 | 0.0190 |
| 2 | 0.0343 | 0.0149 | 0.0013 | <i>0.0001</i> | <i>0.0001</i> | | | | | |
| 3 | | 0.0358 | 0.0028 | 0.0029 | 0.0017 | 0.0007 | 0.0006 | | | |
| 4 | | | 0.0404 | 0.0308 | 0.0065 | 0.0047 | 0.0010 | | | |
| 5 | | | | 0.0497 | 0.0514 | 0.0078 | 0.0026 | | | |
| 6 | | | | | 0.0517 | 0.0421 | | | | |
| 7 | | | | | | 0.0385 | 0.0517 | | 0.0035 | |
| 8 | | | | | | | 0.0367 | 0.1264 | 0.0110 | 0.0072 |
| 9 | | | | | | | | 0.0511 | 0.0410 | |
| 10 | | | | | | | | | 0.0297 | 0.1851 |

b) 1997-98 $\Sigma S = 0.7389$ $\Sigma G = 0.2150$ $\Sigma F = 0.0211$ $\Sigma D = .0249$

| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 |
|----|--------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|--------|---------------|---------------|--------|
| 1 | 0.0000 | | | | | | | | | 0.0211 |
| 2 | 0.0211 | 0.0081 | 0.0013 | | | | | | | |
| 3 | | 0.0225 | 0.0031 | 0.0039 | | | | | | |
| 4 | | | 0.0251 | 0.0541 | 0.0069 | | | | | |
| 5 | | | | 0.0280 | 0.1587 | 0.0128 | | | | |
| 6 | | | | | 0.0339 | 0.0565 | | | | |
| 7 | | | | | | 0.0211 | 0.2044 | | | |
| 8 | | | | | | | 0.0211 | 0.0717 | | |
| 9 | | | | | | | | 0.0211 | 0.0234 | |
| 10 | | | | | | | | | 0.0211 | 0.1591 |

1998-99 $\Sigma S = 0.7162$ $\Sigma G = 0.2079$ $\Sigma F = 0.0158$ $\Sigma D = 0.0601$

| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 |
|----|--------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|--------|--------|
| 1 | 0.0000 | | | | | | | | | 0.0159 |
| 2 | 0.0159 | 0.0087 | 0.0002 | 0.0002 | | | | | | |
| 3 | | 0.0163 | 0.0013 | 0.0018 | | 0.0015 | | | | |
| 4 | | | 0.0195 | 0.0187 | | 0.0019 | | | | |
| 5 | | | | 0.0192 | 0.0421 | 0.0040 | | | | |
| 6 | | | | | 0.0232 | 0.0278 | | | | |
| 7 | | | | | | 0.0159 | 0.0579 | | | |
| 8 | | | | | | | 0.0159 | 0.0313 | | |
| 9 | | | | | | | | 0.0159 | 0.1307 | 0.0505 |
| 10 | | | | | | | | | 0.0663 | 0.3977 |

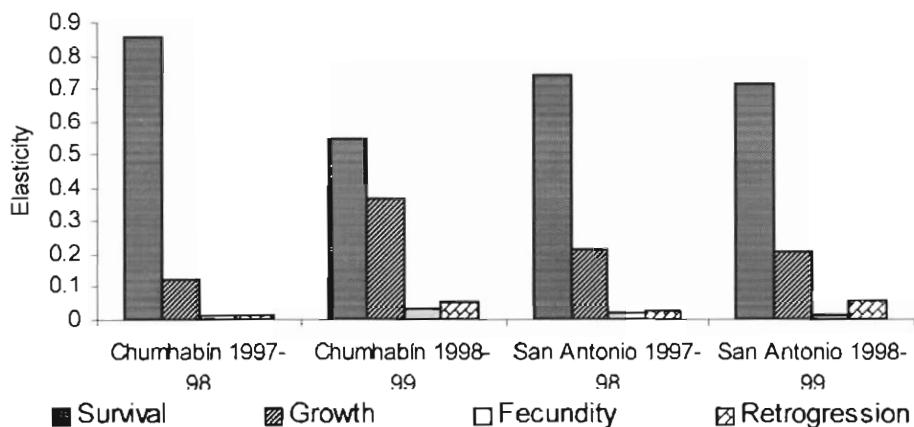


Figure 3.5. Relative importance of demographic processes in the growth and maintenance of the studied populations.

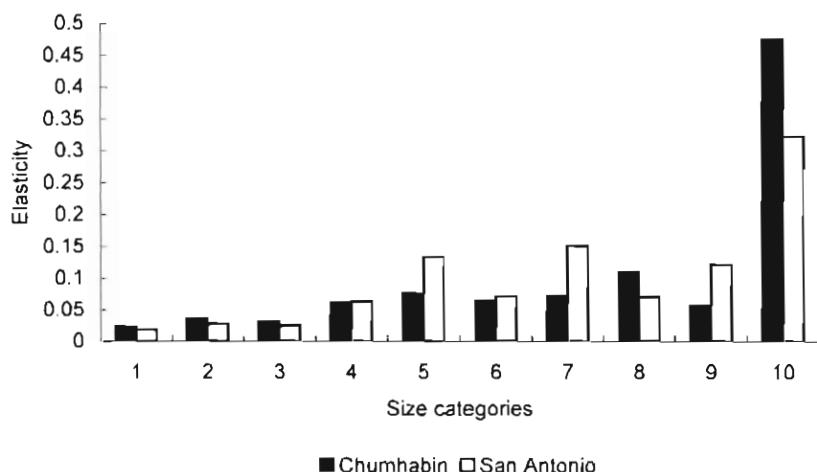


Figure 3.6. Relative importance of life cycle phase in the maintenance and growth of the studied populations

DISCUSSION

In its narrow sense, rarity implies limited abundance or distribution (Gaston 1994). However, species that are considered rare can exist within a large range of abundance and distribution. Rabinowitz (1981) identified seven forms of rarity distinguished by differences in local abundance, geographical range and habitat specificity whereas Fiedler and Ahouse (1992) proposed an alternative scheme with four classes of rare plants based upon differences in spatial distribution and taxon persistence. *Pterocereus gaumeri* has a limited distribution (restricted to the low deciduous forest with columnar cacti of Yucatan, Mexico) and a lower density (ca. 80 plants/ha) than other columnar cacti from the same area (e.g. *Stenocereus laevigatus* with 400 plants/ha and *Pilosocereus gaumeri* with 165 plants/ha).

In contrast to other columnar cacti such as *Stenocereus laevigatus* and *Pilosocereus gaumeri*, *Pterocereus gaumeri* did not reproduce by asexual or vegetative growth and thus relies wholly on sexual reproduction for population growth. In both populations, *P. gaumeri* lost immature fruits by abortion and predation. In consequence, plants of *P. gaumeri* had a very low reproductive success. The fruit set (1.9-24%) was lower than that reported for other columnar cacti such as *Carnegia gigantea* (48%; Mc Gregor et al. 1962), *Pilosocereus mortizianus* (46%), *Subpilosocereus horrispinus* (50%), *Stenocereus griseus* (76 and 82%); *Subpilosocereus repandus* (49 and 100%) (Petit 1995; Nassar et al. 1997), *Pachycereus pringlei* (50%; Fleming et al. 1994) and *Stenocereus stellatus* (71%; Casas et al. 1999).

Seed predation played a fundamental role in the low recruitment of new individuals of *P. gaumeri* to the population. Granivores removed a high percentage of seeds (ca. 95%), similar to the data reported for *Neobuxbaumia tetetzo* (Valiente-Banuet & Ezcurra 1991). In *P. gaumeri*, like other species in dry deciduous forests, flowering and fruiting of plants occur during the dry season, and fruit maturation and seed dispersal are synchronized at the beginning of the rainy season, however the germination obtained in the field (33.7% for a predator-protected site and 1.7% in an unprotected site), was much lower than that in laboratory conditions (97.3%). In

addition to high seed predation, high seedling mortality is another factor that contributes to the limited abundance of *P. gaumeri*. After one year, only 6 experimental seedlings of 3000 seeds sowed in the field survived. High solar radiation, extreme temperatures and soil moisture evaporation may have contributed significantly to the low seedling survival (Nobel 1980; Franco & Nobel 1989; Valiente-Banuet et al. 1991; Nobel 1994; Godínez-Alvarez et al. 1999; Esparza-Olguín et al. 2002). In *P. gaumeri*, low reproductive success, large seed predation, low seed germination and low seedling survival appear to be strong factors that contribute to the rarity of this species, even when compared with other rare columnar cacti (e.g. Esparza-Olguín et al. 2002).

The highest mortality rates in seedlings and saplings (categories 1-4) were recorded during the late dry-season (February to May) when plants are subjected to extreme temperatures (35.5 – 43.5°C) and drought (61.0 – 0.0 mm of rain). During this period, almost all tree species lose their foliage in these forests (Olmsted et al. 1999). Once an individual has reached more than 10 cm height its chance of survival is high due to an increased steam capacitance (Nobel 1988). Although they have the capacity to regenerate a portion of the steam or new branches, stem damages by insects can transmit bacterial or fungal infections that may damage and kill a plant within a few months (M. Méndez unpub. data). Similar causes of death have been reported in the cactus *Hylocereus undatus*, where areoles are infected by the fungus *Dothiorella* sp. The fungal infection combined with a bacterial infection by *Erwinia carotovora*, transmitted by a hemipteran *Leptoglossus* sp., can damage the vascular bundles and kill the plant (Chi-May, 1998).

The results of the matrix analysis indicated that the population growth rates were not significantly different from unity and thus the population sizes were in equilibrium. In general, long-lived species have λ values close to unity, including columnar cacti like *Carnegiea gigantea* (Pierson & Turner 1998), *Neobuxbaumia tetetzo* (Godínez-Alvarez et al. 1999), *N. macrocephala* (Esparza-Olguín et al. 2002) and other cactus species like *Coryphantha robbinsorum* (Schmalzel et al. 1995).

There were no significant differences between the matrices which summarized the demographic parameters behavior even though there was a large difference in population density. This may indicate that the observed similar demographic processes are a response to similar selective pressures on specific life cycle phases. On the other

hand, there were large differences between the observed and the stable structures of both populations, which is reasonable considering matrix models predict long-term stable population structures, something that may not be compatible with environments as variable as the low deciduous forests where *P. gaumeri* occurs.

According to the matrix elasticity values, population dynamics of *P. gaumeri* depend mainly on adult survival, with low values in fecundity and survival of the lowest size categories (seedlings). In general, many long-lived species with λ values close to unity have this kind of elasticity pattern (Oyama 1993; Silvertown *et al.* 1993; Schmalzel *et al.* 1995; Alvarez-Buylla *et al.* 1996; Esparza-Olguin *et al.* 2002). These results suggest that potential changes in matrix entries representing fecundity or seedling survival may have a negligible effect on population growth rate. However, the variance for these values is high and these stages of the life cycle play a critical role in population regulation, therefore the interpretation of these elasticity values for conservation purposes must be cautious (de Kroon *et al.* 2000).

Fortunately, our results do not indicate that the population size for *P. gaumeri* is decreasing. However it is important to note that increasing pressure on land use transformation is one of the most significant factor that threaten the persistence of this species. At the end of the 19th century and during the first half of the 20th, a large portion of the dry tropical forest was used for the cultivation of Sisal (*Agave fourcroydes* Lem.). This activity has declined considerably and the fields have either been abandoned or were burned prior to current use for cattle ranching (González-Iturbe *et al.* 2002). The increasing use of land for cattle ranching has fractured the habitat of this species and slash and burn continues with a current deforestation rate of 3000 ha per year. (Durán *et al.* 2000). Additionally, a major part of the populations of *P. gaumeri* are located on land within ranches or adjacent to them and the presence of livestock most likely reduces the probability of seedling survival. Plans for conservation for *P. gaumeri* should include restricting areas from potential invasion by livestock to protect both seedlings and adults and the introduction of laboratory-germinated seedlings to aid in increased recruitment of this highly restricted, scarce and slow-growing but long-lived species.

REFERENCES

- Alvarez-Buylla, E. and M. Slatkin.** 1991. Finding confidence intervals on population growth rates. Trends in Ecology and Evolution 6: 221-224.
- Alvarez-Buylla, E. and M. Slatkin.** 1994. Finding confidence limits on population growth rates: three real examples revised. Ecology 75: 255-260.
- Alvarez-Buylla, E., R. García-Barrios, C. Lara-moreno, and M. Martínez-Ramos.** 1996. Demographic and genetic models in conservation biology: applications and perspectives for tropical rain forest tree species. Annual Review of Ecology and Systematics 27: 387-421.
- Arias-Montes, S.** 1993. Cactáceas: Conservación y diversidad en México. In R. Gómez-Angáez and E. López-Ochoterená (eds.), Diversidad Biológica en México, 109-115. Sociedad Mexicana de Historia Natural, México.
- Bravo-Hollis, H.** 1978. Las cactáceas de México, vol. I. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Bravo-Hollis, H. and H. Sánchez-Mejorada.** 1978. Las cactáceas de México, vol. II. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Bravo-Hollis, H. and H. Sánchez-Mejorada.** 1991. Las cactáceas de México, vol. III. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Buxbaum, F.** 1958. The phylogenetic division of the subfamily Ceroideae, Cactaceae. Madroño 14: 177-216.
- Byers, D. and T. Meagher.** 1997. A comparison of demographic characteristics in a rare and a common species of Eupatorium. Ecological Applications 7: 519-530.
- Casas, A., A. Valiente-Banuet, A. Rojas-Martínez, and P. Dávila.** 1999. Reproductive biology and the process of domestication of the columnar cactus *Stenocereus stellatus* in Central Mexico. American Journal of Botany 86: 534 – 542
- Caswell, H.** 1989. Matrix population models. Sinauer Associates Inc. Publishers, Sunderland, MA.
- Chi-May, F.** 1998. Etiología y manejo integral de la bacteriosis (*Erwinia caratovora* Smith) en pithaya (*Hylocereus undatus* Britton & Rose). MSc. Thesis, Centro de Investigación y Graduados Agropecuarios, Yucatán, México.
- Durán, R., J. Trejo-Torres y G. Ibarra-Manríquez.** 1998. Endemic phytotaxa of the Peninsula of Yucatán. Harvard Papers in Botany 3: 263 - 314.
- Durán, R. M. Méndez, A. Dorantes, and P. Simá.** 2000. Estudio y conservación de plantas en peligro de extinción en la Península de Yucatán. Gaceta Regional, Sistema de Investigación Justo Sierra Méndez. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, México.
- Ehrlen, J.** 1995. Demography of the perennial herb *Lathyrus vernus*. II. Herbivory and population dynamics. Journal of Ecology 83: 297-308.
- EPA.** 1993. North American Landscape Characterization (NALC): Research Plan. U.S. Environmental Protection Agency (EPA). Environmental Monitoring System Laboratory. USA.
- Esparza-Olguín, I., T. Valverde and I. Vilchis-Anaya.** 2002. Demographic analysis of a rare columnar cactus (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, México. Biological Conservation. 103: 349-359.

- Fielder, P., and S. Jain.** 1992. Conservation biology: the theory and practice of nature conservation, preservation and management. Chapman and Hall, New York, New York, USA.
- Fielder, P., and J. Ahouse.** 1992. Hierarchies of cause: toward an understanding of rarity in vascular plant species. In: P. L. Fiedler and S. K. Jain (eds). Conservation Biology: the theory and practice of nature conservation, preservation and management, 23-47 , Chapman and Hall, London.
- Fleming, T., S. Maurice, S. Buchmann, and M. Tuttle.** 1994. Reproductive biology and relative male and female fitness in a trioeious cactus, *Pachycereus pringlei* (Cactaceae). American Journal of Botany 81: 858 - 867.
- Franco, A., and P. Nobel.** 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. Journal of Ecology 77: 870-886.
- Franco, M., and J. Silvertown.** 1990. Plant demography: what do we know? Evolutionary Trends in Plants 4: 74-76.
- Gaston, K. G.** 1994. Rarity. Chapman and Hall, London.
- Gibson, A., and K. Horak.** 1978. Systematic anatomy and phylogeny of Mexican columnar cacti. Annals of the Missouri Botanical Garden 65: 999-1057.
- Godínez-Alvarez, H., A. Valiente-Banuet and L. Valiente-Banuet.** 1999. Biotic interactions and the population dynamics of the long-lived columnar cactus *Neobuxbaumia tetezo* in the Tehuacan Valley, México. Canadian Journal of Botany 77:1-6.
- González-Iturbe, J. A., I. Olmsted and F. Tun-Dzul.** 2002. Tropical dry forest recovery after long term Henequen (sisal, *Agave fourcroydes* Lem.) plantation in northern Yucatan, Mexico. Forest Ecology and Management, 167: 67-82
- Harper, J.** 1981. The meanings of rarity. In H. Synge (ed.), The biological aspects of rare plant conservation, 189-203. John Wiley & Sons. USA.
- Harrison, S.** 1993. Species diversity, spatial scale, and global change. In P. Kareiva, J. Kingsolver and R. Huey (eds.), Biotic interactions and global change, 388-401. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, USA.
- Harvey, H.** 1985. Population biology and the conservation of rare species. In J. White (ed.), Studies on Plant Demography. A Festschrift for John L. Harper, 111-121. Academic Press.
- Hernández, H. and H. Godínez.** 1994. Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. Acta Botanica Mexicana 26: 33-52.
- Holdridge, I.** 1967. Life Zone Ecology. Tropical Science Center, San José, Costa Rica, 206.
- Horvitz, C., and D. Schemske.** 1995. Spatio-temporal variation in demographic transitions of a tropical understory herb: projection matrix analysis. Ecological Monographs 65: 155-192.
- de Kroon H., A. Plaiser, J. van Groenendaal, and H. Caswell.** 1986. Elasticity: The relative contribution of demographic parameters to population growth rate. Ecology 67: 1427-1431.
- de Kroon H., J. van Groenendaal, J. Ehrlén.** 2000. Elasticities: a review of methods and model limitations. Ecology 81: 607-618.
- Lande, R.** 1988. Genetics and demography in biological conservation. Science 241: 1455-1460.

- Lefkovich, L.** 1965. The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics* 21: 1-18.
- Martínez, R. & E. Alvarez-Buylla.** 1995. Ecología de poblaciones de plantas en una selva húmeda de México. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 56: 121-153.
- McGregor, S., s. Alcorn, and g. Olin.** 1962. Pollination and pollinating agents of the Saguaro. *Ecology* 43: 259 - 267.
- Mehrhoff, L.** 1989. The dynamics of declining populations of an endangered orchid, *Isotria medeoloides*. *Ecology* 70: 783-786.
- Miranda, F., E. Hernández-X.** 1964. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boll. Soc. Bot. Mex.* 28: 29-179.
- Nassar, J., M. Ramírez, and O. Linares.** 1997. Comparative pollination biology of Venezuelan Columnar cacti and the role of nectar feeding bats in their sexual reproduction. *American Journal of Botany* 84: 918-927
- Nobel, P.** 1980. Morphology, nurse plants and minimum apical temperatures for young *Carnegiea gigantea*. *Botanical Gazette* 141: 188-191.
- Nobel, P.** 1988. Environmental biology of agaves and cacti. Cambridge University Press, New York, USA.
- Nobel, P.** 1994. Remarkable agaves and cacti. Oxford University Press, Oxford U.K.
- Olmsted, I., and E. Álvarez-Buylla.** 1995. Sustainable harvesting of tropical trees: Demography and matrix models of two palm species in Mexico. *Ecological Applications* 5: 484-500.
- Olmsted, I., J. A. González-Iturbe, J. Granados-Castellanos, R. Durán, and F. Tun-Dzul.** 1999. Vegetación de la Península de Yucatán. In P. Chico-Ponce de León and A. García (eds.), *Atlas de Procesos Territoriales de Yuactán*, 183-194. Universidad Autónoma de Yucatán, México.
- Oyama, K.** 1993. Conservation Biology of Tropical Trees: Demographic and genetic considerations. *Environment Update* 18: 648-663.
- Petit S.** 1995. The pollinators of two species of columnar cacti on Curacao, Netherlands Antilles. *Biotropica* 27: 538 - 541.
- Pierson, E., and R. Turner.** 1998. An 85-year study of Saguaro (*Carnegiea gigantea*). *Ecology* 79; 2676-2693.
- Pyke D. A. and J. N. Thompson.** 1986. Statistical analysis of survival and removal rate experiments. *Ecology* 67 (1): 240-245.
- Rabinowitz, D.** 1981. Seven forms of rarity. In H. Synge (ed.), *The Biological Aspects of Rare Plant Conservation*, 205-218. Wiley, New York, New York, USA.
- Schemske, D., B. Husband, M. Ruckelshaus, C. Goodwillie, I. Parker, and J. Bishop.** 1994. Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology* 75: 584-606.
- Schmalzel, R. J., F. W. Reichenbacher, and S. Rutman.** 1995. Demographic study of the rare *Coryphantha robbinsorum* (Cactaceae) in Southeastern Arizona. *Madroño* 42: 332 -348.
- Silva, J., j. Raventos, and H. Caswell.** 1990. Fire and fire exclusion effects on the growth and survival of two savanna grasses. *Acta Oecologica* 11: 783-800.
- Silvertown, J., M. Franco, I. Pisanty, and A. Mendoza.** 1993. Comparative plant demography, relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology* 81: 465-476.

- Silvertown, J., M. Franco, and E. Menges.** 1996. interpretation of elasticity matrices as an aid to the management of plant populations for conservation. *Conservation Biology* 10: 591-597.
- Steenberg, W., and C. Lowe.** 1983. Ecology of the Saguaro III. Growth and Demography. Scientific Monographs Series 17. National Park Service, Washington, D.C., USA.
- Valiente-Banuet, A., and E. Ezcurra.** 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacán Valley, México. *Journal of Ecology* 79: 961-971.
- Valiente-Banuet, A., F. Vite, and A. Zavala-Hurtado.** 1991. Interaction between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse shrub *Mimosa luisana*. *Journal of Vegetation Science* 2: 11-14.
- Valverde, T., and J. Silvertown.** 1998. Variation in the demography of a woodland understory herb (*Primula vulgaris*) along the forest regeneration cycle: projection matrix analysis. *Journal of Ecology* 86: 545-562.
- Walter, K.S., and H.J. Gillett** (eds.). 1998. 1997 IUCN Red List of Threatened Plants. Compiled by the World Conservation Monitoring Center. IUCN-The World Conservation Union, Gland, Switzerland and Cambridge, UK. 862 pp.
- Wilson, E.** (ed.). 1988. Biodiversity. National Academy Press, Washington D.C.
- Zar, J.** 1984. Biostatistical analysis, 2nd ed. Prentice Hall, NJ.

CAPÍTULO 4

Floral demography and reproductive system of *Pterocereus gaumeri*

Mexico is the most important diversification center of the Cactaceae family. 563 cacti are distributed in Mexico, and 197 out of the 450 endemic species are somewhat endangered (Hernandez & Godinez 1994). The main causes of endangerment are low rates of individual growth and long life cycles. Besides, for many species, the recruitment of new individuals is an infrequent event, making them vulnerable to disturbances (Hernandez & Godinez 1994).

In the life cycle, reproduction is one of the processes that models population size and dynamics. The study of the reproductive effort at the population level, as well as the loss of reproductive units and their possible spatial and temporal variations, allows us to correlate the dynamics of the reproductive system with abundance, as the former might be one of the factors taking part in the recruitment of new individuals in wild populations.

Many cacti have highly specialized pollination systems, as their flowers are strongly associated with animal pollinators (Grant & Grant 1979; Valiente-Banuet et al. 1996). Some species of the genus *Opuntia* are associated with bees (Grant & Hurd 1979); species of *Epiphyllum*, *Cereus*, *Trichocereus*, *Acanthocereus* and *Selenicereus* are associated with sphingids (Grant & Grant 1979; Silva & Sazima 1995); and species of *Rathbunia*, *Peniocereus*, *Nopalea* and *Pachycereus* are associated with hummingbirds (Gibson & Nobel 1986). Particularly, for some species of the Pachycereeae tribe, mainly distributed in Mexico with some species present in northern Venezuela (Gibson & Nobel 1986), a bat-dependent pollination has been described (Valiente-Banuet et al. 1996; Nazar et al. 1997).

In Mexico, two distribution areas of columnar cacti, the Sonora Desert (out of the limits of the Tropic of Cancer) and the Tehuacan-Cuicatlán Valley (intertropical), have been studied in detail. In the former, the number of diurnal (mainly bees and birds) and nocturnal (bats) visitors during the flowering season was significantly higher than in the latter. In the Sonora Desert, the fruit set induced by bees and birds fluctuated between 58 and 81% (Alcorn et al. 1959, 1961, 1962; Fleming et al. 1994,

1996). In the Tehuacan-Cuicatlán Valley, where most of the species depend on bats as pollinators, the fruit set induced by bats fluctuated between 90 and 98% (Valiente-Banuet *et al.* 1996, 1997a, 1997b). For columnar cacti growing in the northern limit of their distribution range, the pollination system is considered to be generalist, as the pollinators are mainly diurnal visitors such as birds and bees. In contrast, columnar cacti growing in Central Mexico have a tendency for a more specialized bat pollination system (Valiente-Banuet 2002). There are higher fluctuations in bat populations in the Sonora desert than in the Tehuacan-Cuicatlán Valley and it has been proposed that geographical differences in the availability of bat pollinators throughout the distribution range of columnar cacti could explain the northern generalist system and the central more specialized system (Valiente-Banuet 2002).

Pterocereus gaumeri (Britton & Rose) Mac Dougall & Miranda is an endemic columnar cactus of Yucatan (Mexico). It is restricted to the northern band of tropical dry forest of the Yucatan Peninsula and it is considered a rare species by the Mexican government agency for environment protection (NOM-059). Besides its restricted distribution range, *Pterocereus gaumeri* has lower population densities (about 80 individuals/Ha) than other co-occurring columnar cacti such as *Stenocereus eichlamii* (Salm-Dyck) F. Buxbaum (400 individuals/Ha), and *Pilosocereus gaumeri* (Britton & Rose) Backeb (165 individuals/Ha). Like in many cactus species, the life cycle of *Pterocereus gaumeri* is long and the recruitment of new individuals is scarce.

Considering that *Pterocereus gaumeri* is a rare species, with few populations and distributed in a geographical area historically subjected to human disturbances, we focused on its reproductive biology taking in account three aspects: a) floral demography, b) reproductive phenology, and c) breeding system and pollination mechanisms, in order to explore possible factors affecting the low recruitment of new individuals and to investigate the pollination biology of this species.

MATERIALS AND METHODS

The species

Pterocereus gaumeri (Britton & Rose) McDougal & Miranda is a rare columnar cactus endemic to the Peninsula of Yucatan, with a distribution restricted to low dry deciduous forest in the northern part of the Peninsula. Adult individuals can attain a height of up to 8 m, with branched stems with four to seven ribs; when young they have single stems with three ribs. The flowers are hermaphroditic, approximately 5 cm long, pale yellow or greenish yellow, sub-apical and lateral; only one flower grows per areola and the anthesis is nocturnal. The fruit is globe-shaped (3-4 cm in diameter) and red when mature. The seeds are numerous and black.

Study area

Two permanent plots of 1 ha each were established in Chumhabin ($21^{\circ} 18' N$; $89^{\circ} 10' W$) and San Antonio ($21^{\circ} 18' N$; $89^{\circ} 19' W$), Yucatan, Mexico, defining the two study populations. Both regions are in dry deciduous forests dominated by *Acacia gaumeri*, *Hampea trilobata*, *Bursera simaruba*, *Metopium brownei*, *Senna racemosa*, *Alvaradoa amorphoides* and *Pithecellobium dulce*. These forests also include several cacti species such as *Acanthocereus pentagonus*, *Stenocereus eichlamii*, *Nopalea gaumeri*, *N. inaperta*, *Mammillaria gaumeri*, *Opuntia stricta*, *Hylocereus undatus* and *Selenicereus donkelaarii*. Co-occurring are also numerous species endemic to the Yucatan Peninsula (Durán *et al.* 1998). This region has an annual mean temperature of $26^{\circ}C$ and an annual mean precipitation of 528.5 mm. Litosol with redzina soils predominate with some calcareous rocks in a flat terrain.

Floral demography

All adult individuals within each 1 ha plot were tagged and periodically censused for three years (1997 to 1999). In order to record the production and loss of reproductive structures, each bud produced was tagged and re-examined every week. The duration of four phenological stages was recorded: bud, flower, immature fruit and mature fruit. In addition, we divided the individuals into four categories of size, based the sum of the main stem length and all its branches (Table 4.1). The data obtained for

each population allowed us to estimate the fruit set, the probability of reproduction, defined as the proportion of individuals that reproduced each year in relation to the total number of adults, as well as the reproductive success, defined as the proportion of individuals that contributed with seeds to the population. A three-way contingency table was constructed to compare the production of the different reproductive structures per size category among the two populations (Chumhabín and San Antonio) and the three years of study (1997, 1998 and 1999).

Table 4.1. Size categories and number of individuals studied in the floral demography of *P. gaumeri*.

| Size category | Length in meters | Chumhabín | | | San Antonio | | |
|---------------|------------------|-----------|------|------|-------------|------|------|
| | | 1997 | 1998 | 1999 | 1997 | 1998 | 1999 |
| 1 | 1.1 – 2 | 7 | 3 | 1 | 11 | 4 | 2 |
| 2 | 2.1 – 3 | 13 | 11 | 9 | 14 | 9 | 6 |
| 3 | 3.1 – 4 | 15 | 12 | 9 | 3 | 8 | 11 |
| 4 | More than 4 | 9 | 8 | 9 | 9 | 11 | 13 |
| | Total | 44 | 34 | 28 | 37 | 32 | 32 |

Reproductive system

In 1999, 70 reproductive individuals were randomly selected from the population of Chumhabín. During the months of February and March, we covered with exclusion bags one flower per individual the afternoon prior to anthesis. Exclusion bags consisted of wire structures covered with cotton mesh material that was not allowed to touch the flower. These structures were kept in place until the fruits matured to prevent predation. Following the methodology developed by Valiente-Banuet *et al.* (1996), seven experimental treatments were applied using ten flowers for each. The treatments were: (1) Self-pollination without manipulation: the closed flowers were bagged and monitored until their death or the production of mature fruit. (2) Self-

pollination with manipulation: the bagged flowers were hand-pollinated with pollen from the same flower using a brush at 0200, when the stigma was receptive, the flowers were then bagged and monitored. (3) Cross-pollination: when the previously bagged flowers opened, they were emasculated and hand-pollinated at 0200 with fresh pollen from another plant using a brush; in no case was the same pollen used to pollinate more than one individual. The pollinated flowers were then bagged for further monitoring. (4) Geitonogamy: the same procedure was used as for cross-pollination, but using pollen from a flower of the same plant. (5) Nocturnal pollination: the flowers were covered with bags before the anthesis, these were removed during the night, a little before the flowers opened exposing them to the pollinators between 1900 and 0500, one hour before sunrise. At that time the flowers were bagged again and their development monitored. (6) Diurnal pollination: flowers covered before the anthesis were exposed to pollinators from 0600 (sunrise) to 1000 (when the flower closed), the flowers were then bagged and monitored. (7) Control: flowers were left uncovered (open to pollinators) and were bagged only after they had closed, to monitor their development.

Floral visitors

For seven, 3 in April and 4 in May, we hung four nets (10 meters long and 3 meters high each one) to capture bats close to individuals with open flowers. The nets were kept in place from 1800 to 0500. They were inspected every 30 minutes and a record was kept of the capture of the individuals, which were subsequently identified in our laboratory. To identify the diurnal visitors, we conducted observations at ten-minute intervals, from 0600 to 1000 until the flowers had closed; we observed a total of 8 flowers, each one from a different individual. Insects were collected for subsequent identification in a jar containing a filter paper moistened with ethyl acetate.

RESULTS

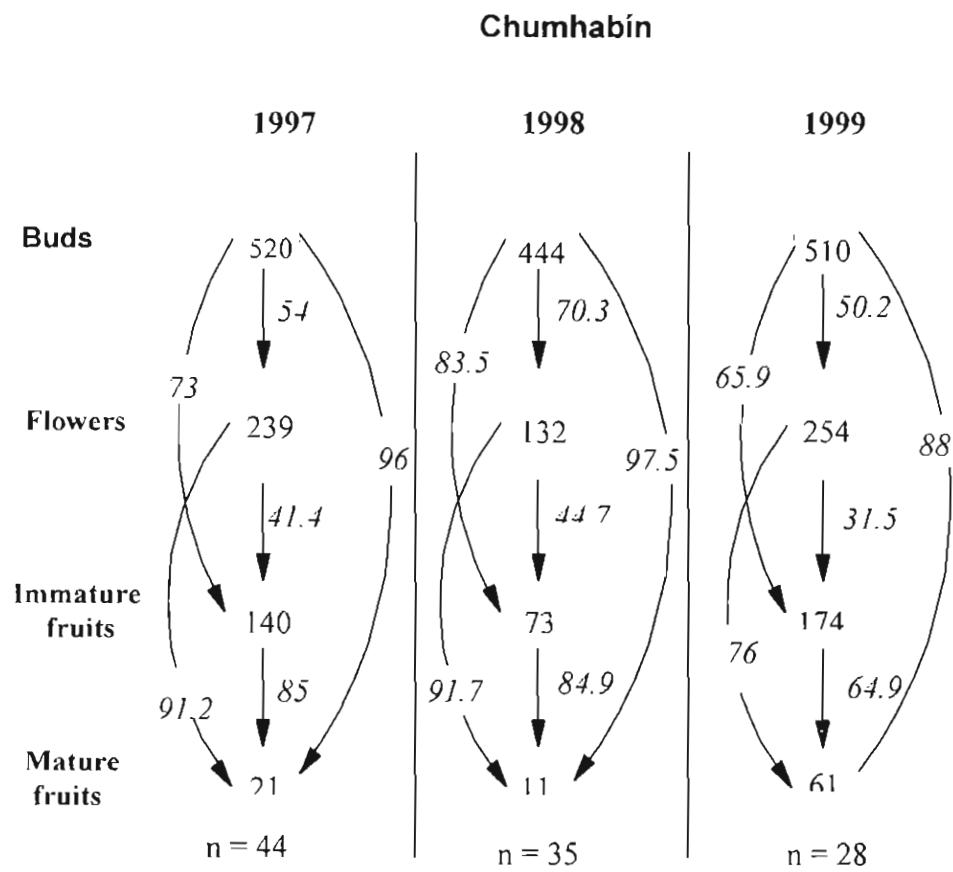
Floral demography

Of 520 buds marked during the month of January in 1997 in the population of Chumhabín, 46% reached the flowering phase. Of the total number of flowers which

opened only 58.6% produced mature fruit. During fruit maturation, significant losses occurred; only 21 fruits reached maturity, representing 15% of immature fruit and 4% of the total quantity of marked buds. We found similar results for the population of San Antonio: of the 530 buds marked in 1997, 20.4% reached the flowering phase and 77.8% of these produced immature fruit. In this population the loss of immature fruit was higher than in Chumhabín: only 2 immature fruits (2.4%) attained maturity, representing 0.4% of buds marked in this population.

Similar patterns were obtained for both populations in 1998 and 1999 (Figure 4.1). For all three years of the study and for both populations, the highest losses of reproductive structures were recorded in the transition from immature fruit to mature fruit. The lowest percentage of losses was recorded in the transition from flower to immature fruit.

a)



b)

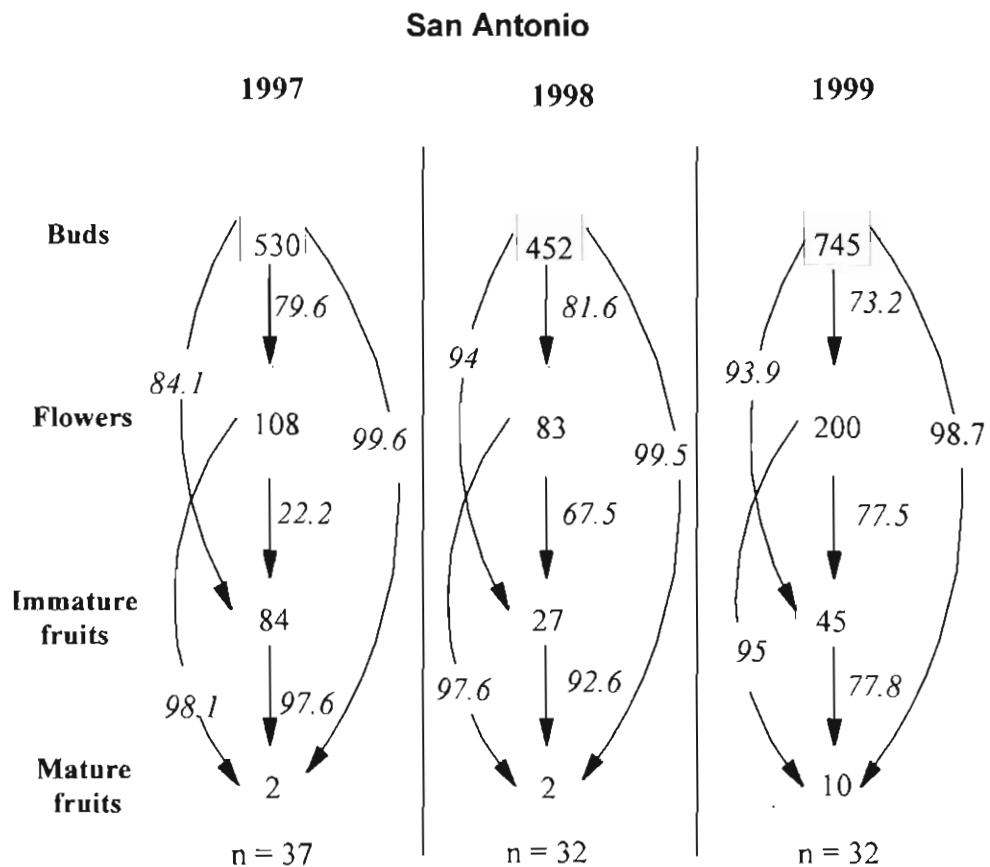


Figure 4.1. Floral demography of *P. gaumeri*. Number of reproductive structures produced in each phenological stage and percent (%) of structures that are lost in the transition from one stage to the next, during the three year study (1997-99) in (a) Chumhabin and (b) San Antonio.

The number of buds per individual varied from 1 to 186, the number of flowers from 0 to 74 and the number of mature fruits from 0 to 13. The smallest stem found among reproductive individuals was 1 meter long. The size of the individual was directly proportional to the production of buds, flowers and immature fruit, after a log-log transformation, but was unrelated to the production of mature fruit (Table 4.2).

Table 4.2. Coefficient of correlation (r^2), for the linear regressions between the log of production of reproductive structures and the log of the length of individuals (L) of *P. gaumeri* in Yucatán. * $P < 0.05$; n = 205 in all categories.

| Linear regression | r^2 | P |
|-----------------------|--------|------|
| Buds vs. L | 0.373 | * |
| Flowers vs. L. | 0.145 | * |
| Immature fruits vs. L | 0.0568 | * |
| Mature fruits vs. L. | 0.0036 | n.s. |

In Chumhabín, during 1997, of the 44 individuals that produced buds, only 10 contributed with seeds to the population. During 1998, 6 out of the 35 adult individuals produced seeds and during 1999, 18 out of 28 individuals produced seeds. In San Antonio the proportion of adults that produced seeds was considerably lower. During 1997, only two of the 37 individuals that produced buds had mature fruit; in 1998 only one individual contributed with seeds to the population and in 1999 the number increased to 5 individuals of out of a total of 32 (Figure 4.2).

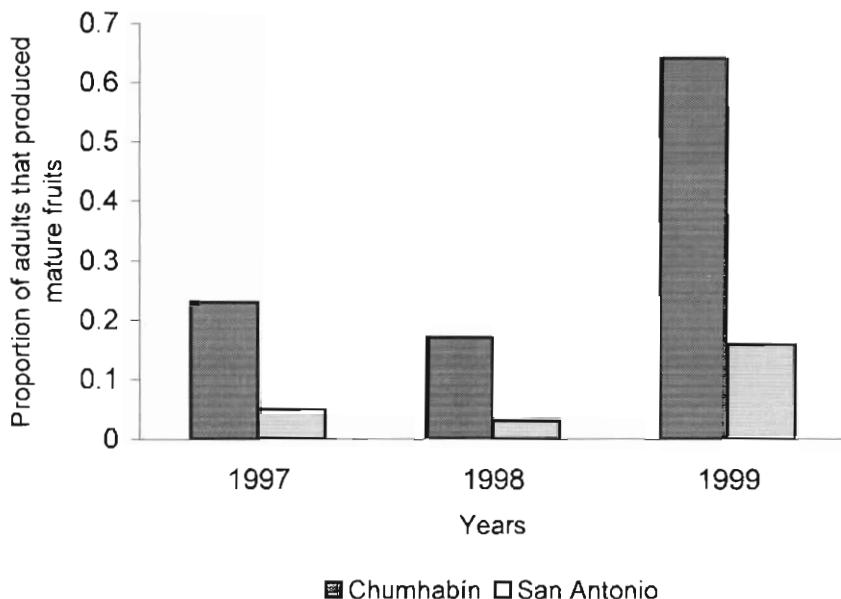
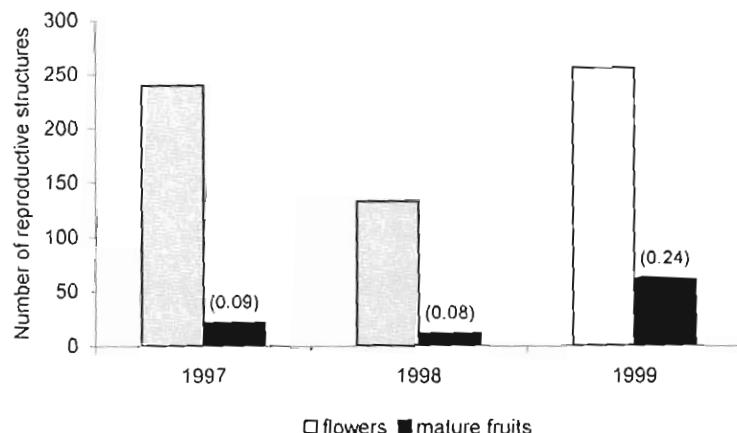


Figure 4.2. Proportion of adult individuals that produced mature fruit in the populations under study during the three year study (1997-99).

No statistically significant differences were observed between populations ($\chi^2 = 0.25$; $df = 4$; $P = 0.99$) or between years ($\chi^2 = 0.36$; $df = 3$; $P = 0.99$) in the proportion of flowers that produced mature fruit (Figure 4.3). In 1997, the reproductive probability for both populations was 1; in 1998 for Chumhabin it was 0.8 and in 1999 it fell to 0.63. For San Antonio, the reproductive probability was 0.86 for the last two years of the study.

(a)



(b)

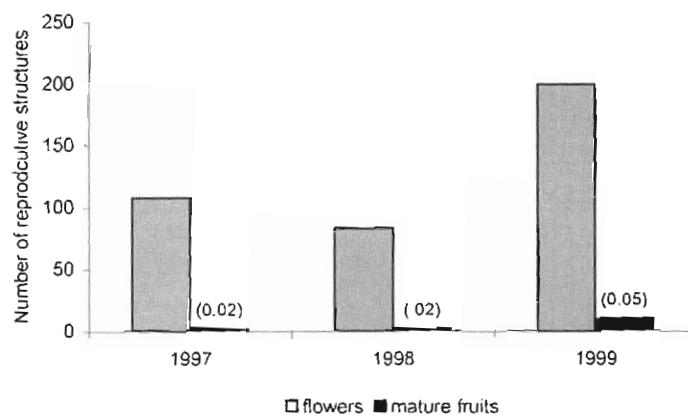


Figure 4.3. Production of flowers (hatched bars), and mature fruits (black bars) in *Pterocereus gaumeri* for two populations a) Chumhabin and b) San Antonio. Numbers in parenthesis indicate the proportion of flowers that yielded mature fruits.

A consistent trend in the loss of reproductive units from bud to mature fruit was observed in both populations over the 3-year study period (Figure 4.4). The two populations differed in the production of reproductive structures. More buds were produced per individual in each size category in San Antonio than in Chumhabin ($\chi^2 = 508.07$; $df = 3$; $P < 0.0001$). However, the production per individual and size category was higher in Chumhabin for flowers ($\chi^2 = 121.33$; $df = 3$; $P < 0.0001$), immature fruits ($\chi^2 = 37.24$; $df = 3$; $P < 0.001$) and mature fruits ($\chi^2 = 9.01$; $df = 3$; $P < 0.05$).

In general, the production of reproductive structures varied with time (Figure 4.4). Significant among-year differences were observed in the number of buds ($\chi^2 = 86.7$ $df = 6$; $P < 0.001$), flowers ($\chi^2 = 39.72$; $df = 6$; $P < 0.001$) and immature fruits ($\chi^2 = 39.35$; $df = 6$; $P < 0.001$), but not in the production of mature fruits ($\chi^2 = 9.53$; $df = 6$; $P < 0.25$).

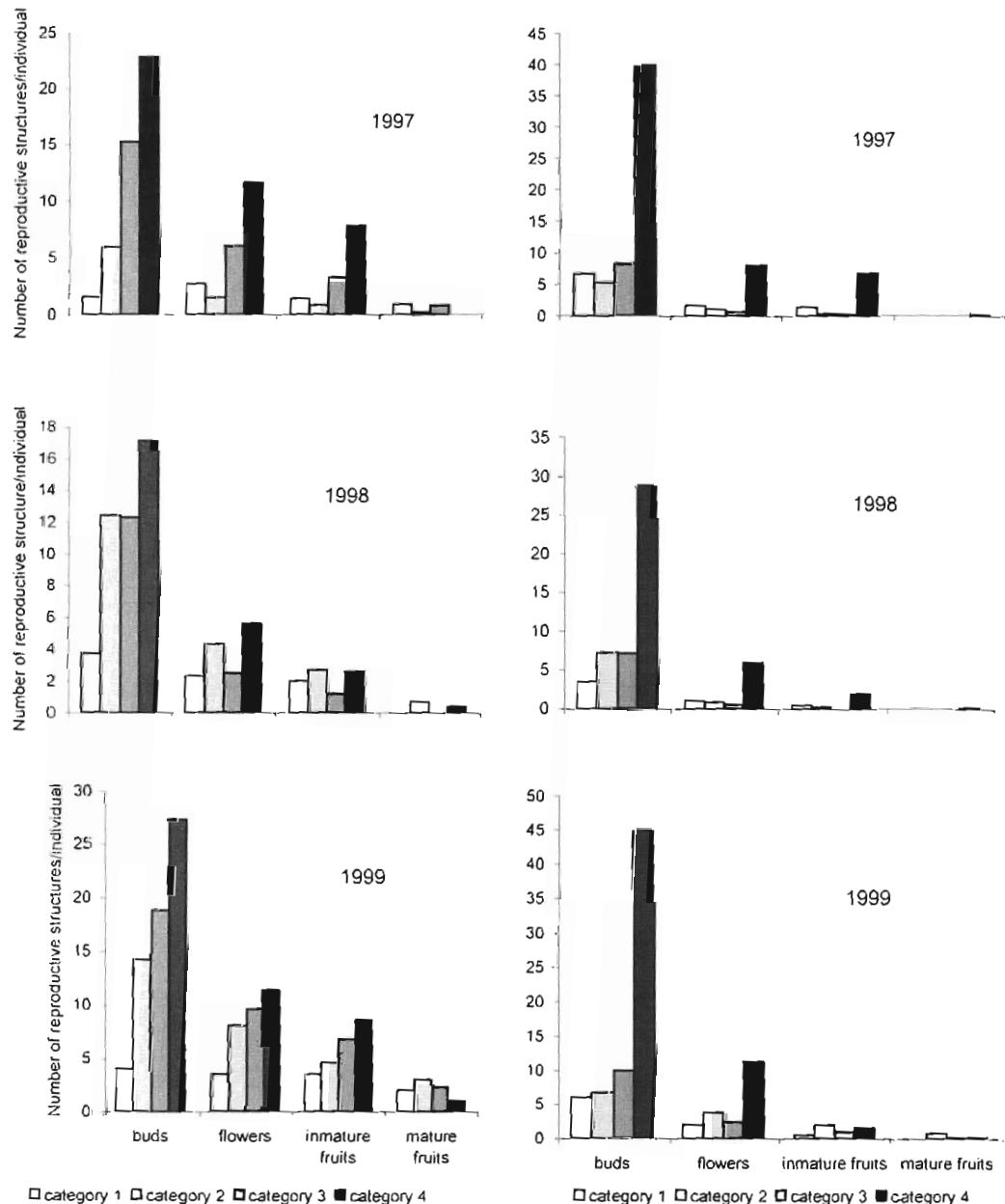


Figure 4.4. Number of reproductive structures produced per individual in each size category throughout the three year study, in the populations of Chumhabin (left) and San Antonio (right).

Reproductive phenology

Anthesis for *P. gaumeri* occurs in the afternoon around six; flowers remain open all night, and close around ten in the morning. On average one or two flowers open per individual per night. The production of buds was initiated at the beginning of January and it increased to a maximum during the second half of February. Subsequently bud production decreased, ending in the first half of May. The period of flower production extended from the second half of January to the second half of May, with a flowering peak occurring during the first two weeks of March. The production of immature fruit began in the first days of February and ended at the beginning of June, with a peak production during the first two weeks of April. Mature fruit was produced from the second half of March to the end of June, with a maximum production during the first half of May (Figure 4.5).

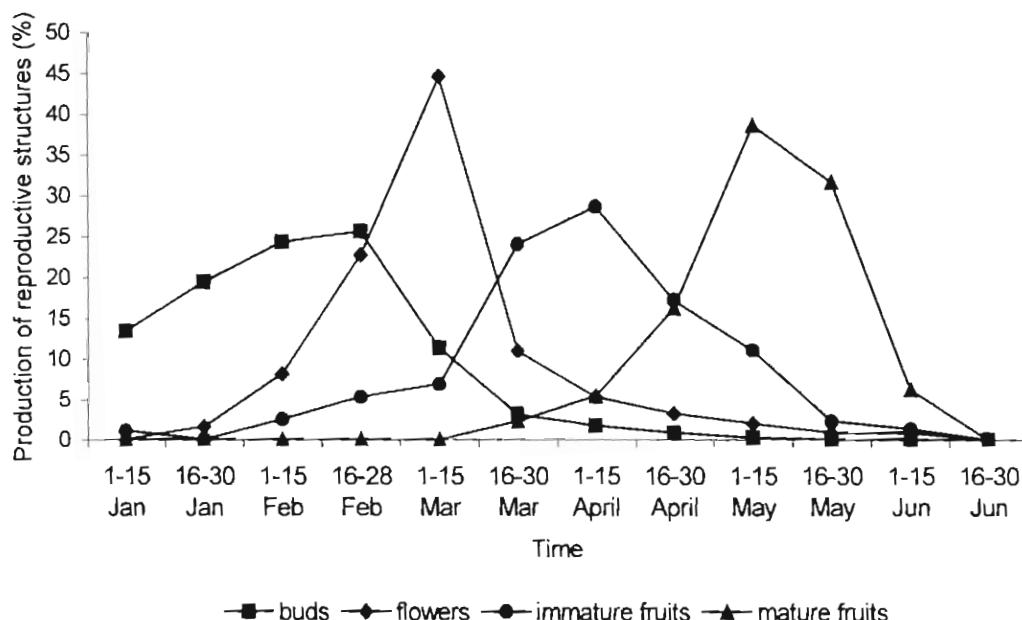


Figure 4.5. Reproductive phenology of *P. gaumeri* as the average number of structures produced during the reproductive cycle, throughout the three year study.

Reproductive system

For both self-pollination treatments and the geitonogamy treatment, all the hermaphroditic flowers of *P. gaumeri* aborted. In contrast, the cross-pollination treatments with manipulation produced a fruit set of 0.8, higher than the control (0.6), although the number of seeds per fruit was slightly higher in the open-pollinated flowers. With respect to the efficiency of pollinators, the nocturnal pollination treatment was found to be the most successful with only one flower aborted and the highest average number of seeds per fruit produced. In contrast, all the flowers exposed to diurnal visitors aborted (Table 4.3). To summarize, *P. gaumeri* appears to be a species that is not apomictic, is exclusively outcrossing, self-incompatible and remarkably dependent on nocturnal pollinators for its successful reproduction.

Table 4.3. Number of fruits and number of seeds produced (means \pm 1 SD), per fruit under the experimental treatments of the breeding system of *P. gaumeri*. In each treatment we used 10 flowers.

| Treatment | Number of fruit | Fruit set | Number of seeds per fruit |
|---------------------------------|-----------------|-----------|---------------------------|
| Nonmanipulated self-pollination | 0 | 0 | 0 |
| Manipulated self-pollination | 0 | 0 | 0 |
| Cross pollination | 8 | 0.8 | 265.5 ± 72.4 |
| Geitonogamy | 0 | 0 | 0 |
| Nocturnal pollination | 9 | 0.9 | 312.9 ± 75.5 |
| Diurnal pollination | 0 | 0 | 0 |
| Nonmanipulated open flowers | 6 | 0.6 | 280.7 ± 87.1 |

Floral visitors

Captured bats consisted of six individuals of *Glossophaga soricina*, one individual of *Artibeus jamaicensis* and one *Stumira lilium*, however, individuals of *G. soricina* were the only ones with pollen on their bodies. The only diurnal visitor of *P. gaumeri* was a native bee of the genus *Melipona*.

DISCUSSION

The striking loss of reproductive units recorded in the populations under study (88 – 99.6%) agrees with losses reported for a great variety of plant species, in which only a very small proportion of buds turn into mature fruit during a reproductive period (Stephenson 1981; Durán 1992). It should also be noted that the levels of flower and fruit abortion vary considerably among species, among populations of the same species, among individuals of the same population and, from one year to another, among individuals of iteroparous species (Stephenson 1981).

Over the three year study, the reproductive process of *P. gaumeri* was similar in Chumhabin and in San Antonio: the critical phases were the transition from bud to flower and the very low formation of mature fruits from the immature fruits. The great loss of buds in both populations (50.2% - 81.6%) was the combined result of abortion and predation. The loss of immature fruit could be attributed mainly to predation: in the floral demography study we observed a large amount of immature fruit partially predated, whereas, in the experimental treatments in which the flowers and fruits were protected, 100% of the developing fruits reached maturity.

Pollination does not appear to be a determining factor in the loss of reproductive units, since the transition from flower to immature fruit consistently showed the lowest losses in the reproductive cycle (Figure 4.1). However, the fruit set was very low (0.02 – 0.24) compared to those reported for other chiropterophilous species (Petit 1995; Nassar *et al.* 1997; Valiente-Banuet *et al.* 1997a y 1997b). Pollination experiments, where fruits were protected from predation yielded a high (0.6–0.9) fruit set (Table 4.2), suggesting that predation is a determining factor in the reproductive success of this species.

The proportion of individuals contributing with seeds to the population is also quite low (Figure 4.2). In particular, in San Antonio during the first two years, very few adults contributed with seeds (2 in 1997 and 1 in 1998). This might reduce the genetic variability of the population.

For some species of cacti, reproduction has been described as either a linear (Racine & Downhower 1974), or sigmoidal function (Bullock & Martijena 1998) of the size of individuals. Even for some tree species in the tropical dry forest a linear

relationship has been reported between the number of fruits produced and the size of reproducers (Bullock 1985). In *P. gaumeri*, size-dependent variation was detected in the production of buds, flowers and immature fruit. However a log-linear analysis showed no differences in the production of mature fruit between size categories. Variation was also detected between populations in the production of buds, flowers and immature fruit, but not in fruit maturity. The temporal variation observed in the production of buds, flowers and immature fruit per individual was not reflected in the production of mature fruit. However, at the population level, total production of mature fruits increased in the last year, when a larger number of individuals contributed with seeds to the population (Figure 4.2). Because spatial and temporal variation in the production of buds, flowers and immature fruit was not reflected in the production of mature fruit, the populations did not differ in their reproductive success, and larger individuals did not contribute more than smaller ones to the production of new offspring. Also, fruit production in both populations was higher in the last year (Figure 4.1) than in the first two years, suggesting that this may contribute to a sporadic recruitment in this species.

Flowering in the populations studied was clearly annual with a regular pattern (Newstrom & Frankie 1994). The duration of the flowering period extended from the second half of January until the middle of May, representing almost four months of flowering, although the florescence is neither massive nor spectacular, since on average only one or two flowers per individual opened per night. Flowering occurs in the dry season when forage for herbivores is scarce, which leads to the consumption of buds, flowers, immature fruit and mature fruit. Our data showed that immature fruits particularly, suffered great predation mainly from the squirrel *Sciurus yucatanensis*.

The results of the pollination experiments showed that *P. gaumeri* is an obligate cross-pollinator, which concurs with reports on diverse species of columnar cacti (Alcorn *et al.* 1959 1961; McGregor *et al.* 1962; Valiente-Banuet *et al.* 1997a; Nassar *et al.* 1997; Casas *et al.* 1999). In the plants studied, self-pollination with and without manipulation did not produce fruit. Although self-compatibility has been reported for other columnar cacti, such as *Pachycereus pringlei* (Murawski *et al.* 1993) and *Pilosocereus mortizianus* (Nassar *et al.* 1997). In the case of *P. gaumeri*, the high level of self-incompatibility seems to be one of the principal mechanisms assuring the cross-breeding of individuals.

The flowers of this species are characteristic of the syndrome of pollination by bats; seeds were not produced in the absence of pollinators and only nocturnal pollination was important in the reproductive success of the plants. Flowers exposed to diurnal pollination did not produce fruit, which agrees with reports on other columnar cacti, such as *Stenocereus griseus*, (Petit 1995; Nassar et al. 1997), *Subpilocereus repandus* (Petit 1995; Nassar et al. 1997), *Neobuxbaumia tetetzo*, *N. mezcalensis* y *N. macrocephala* (Valiente-Banuet et al. 1997a; 1997b) *Subpilocereus horispinus* (Nassar et al. 1997) and *Stenocereus stellatus* (Casas et al. 1999). As *P. gaumeri*, these species, depend mainly, on bats as pollinators, differing from other species such as *Carnegiea gigantea*, *Pachycereus pringlei* and *Stenocereus thuberi* (Alcorn et al. 1959, 1961, 1962; Fleming et al. 1994, 1996) whose pollination systems are more generalist.

In the northern limit of the distribution range, columnar cacti have a more generalist pollination system, depending on birds and insects (Fleming et al. 1996). Species from Central Mexico, in contrast, have a more specialized pollination system, depending on nectarivorous bats as vectors (Valiente-Banuet et al. 1996). The latter is the case for *P. gaumeri*, it has a specialized bat pollination system.

The degree of specialization of pollinators has important implications for species conservation. Pollination systems involving animals are in risk due to human disturbances. Habitat fragmentation, changes in land use, modern agricultural practices involving the use of pesticides and herbicides have reduced the population of animal vectors (Kearns et al. 1998). The susceptibility of plant populations to human disturbances will depend upon the specialization degree of the pollination systems (Valiente-Banuet 2002).

Pterocereus gaumeri has a limited distribution (restricted to the low deciduous forest with columnar cacti of Yucatan, Mexico). Increasing pressure on land use transformation is one of the most significant factors that might threaten the density of pollinators. At the end of the 19th century and during the first half of the 20th, a large portion of the dry tropical forest was used for the cultivation of Henequen (*Agave fourcroydes* Lem.). This activity has declined considerably and the fields have either been abandoned or were burned prior to current use for cattle ranching (González-Iturbe et al. 2002). The increasing use of land for cattle ranching has fractured the habitat of this species and slash and burn continues with a current deforestation rate of 3000 ha per

year. (Durán *et al.* 2000). Another problem is the reduction of nectar-feeding bat populations. If population densities of nectarivorous bats are severely affected, the consequences for *P. gaumeri* populations might be serious. *P. gaumeri* has no alternative pollinators, and sexual reproduction could not be maintained, therefore there will be a loss of genetic variation.

It is of great importance to develop a conservation strategy at the ecosystem level, that allows the maintenance of *P. gaumeri* populations, by protecting forest fragments that still remain undisturbed. It is also necessary to initiate the recovery of *P. gaumeri* populations, through the reintroduction of individuals in areas well preserved and, at the same time, to restore areas severely disturbed. Due to the high predation of immature fruits, a strategy that could favor the population growth of *P. gaumeri* is the protection of fruits with paper bags during the maturation process.

REFERENCES

- Alcorn, S., McGregor, S., Butler G., and Kurtz, E. 1959. Pollination requirements of the saguaro (*Carnegiea gigantea*). Cactus and Succulent Journal 31: 39 – 41.
- Alcorn, S., McGregor, S., and Olin, G. 1961. Pollination of Saguaro cactus by doves, nectar-feeding bats and honey bees. Science 132: 1594 - 1595.
- Alcorn, S., McGregor, S., and Olin, G. 1962. Pollination requirements of the Organpipe cactus. Cactus and Succulent Journal 34: 134 - 138.
- Bullock, S.H. 1985. Breeding systems in the flora of a tropical deciduous forest in Mexico. Biotropica 17: 287-301.
- Bullock, S.H., and Martíneja, N. 1998. Growth and reproduction in forest trees of the cactus *Opuntia excelsa*. Biotropica 30: 553-558.
- Casas, A., Valiente-Banuet, A., Rojas-Martínez A., and Dávila, P. 1999. Reproductive biology and the process of domestication of the columnar cactus *Stenocereus stellatus* in Central Mexico. American Journal of Botany 86: 534- 542
- Durán, R. 1992. Variabilidad intra-específica y dinámica poblacional de *Pseudophorix sargentii*. PhD. thesis, Universidad Autónoma de México. México, D.F.
- Durán, R., Trejo-Torres . J.C., and Ibarra-Manríquez, G. 1998. Endemic phytotaxa of the Peninsula of Yucatán. Harvard Papers in Botany 3: 263 - 314.
- Durán, R., M. Méndez, A. Dorantes & P. Simá. 2000. Estudio y conservación de plantas en peligro de extinción en la Península de Yucatán. Gaceta Regional, Sistema de Investigación Justo Sierra Méndez. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, México.
- Fleming, T., Maurice, S., Buchmann, S., and Tuttle, M. 1994. Reproductive biology and relative male and female fitness in a trioecious cactus, *Pachycereus pringlei* (Cactaceae). American Journal of Botany 81: 858 - 867.

- Fleming, T., Tuttle, M., and Horner, M.** 1996. Pollination biology and the relative importance of nocturnal and diurnal pollinators in three species of Sonoran Desert columnar cacti. *Southwestern Naturalist* 41: 257 – 269.
- Gibson, A. C. and P. Nobel.** 1986. The cactus primer. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. 286 pp.
- González-Iturbe, J. A., I. Olmsted & F. Tun-Dzul.** 2002. Tropical dry forest recovery after long term Henequen (*sisal, Agave fourcroydes* Lem.) plantation in northern Yucatan, Mexico. *Forest Ecology and Management* 167: 67-82.
- Hernández, H. & H. Godínez.** 1994. Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. *Acta Botanica Mexicana* 26:33-52.
- Grant, V. and K. A. Grant.** 1979. The pollination spectrum in the southwestern American cactus flora. *Plant Systematics and Evolution* 133: 15-28.
- McGregor, S., Alcorn, S., and Olin, G.** 1962. Pollination and pollinating agents of the Saguaro. *Ecology* 43: 259 - 267.
- Murawski, D.A., Fleming, T.H., Ritland, K., and Hamrick, J.L.** 1993. Mating system of *Pachycereus pringlei*: an autotetraploid cactus. *Heredity* 72: 86-94.
- Nassar, J., Ramirez, M., and Linares, O.** 1997. Comparative pollination biology of Venezuelan Columnar cacti and the role of nectar feeding bats in their sexual reproduction. *American Journal of Botany* 84: 918 – 927.
- Newstrom, L., and Frankie, G.** 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* 26: 141-159.
- Petit S.** 1995. The pollinators of two species of columnar cacti on Curazao, Netherlands Antilles. *Biotropica* 27: 538 - 541.
- Racine, C. H., and Downhower, J. F.** 1974. Vegetative and reproductive strategies of *Opuntia* (Cactaceae) in the Galapagos Islands. *Biotropica* 6: 175-186.
- Silva, W., and Sazima, M.** 1995. Hawkmoth pollination in *Cereus peruvianus*, a columnar cactus from southeastern Brazil. *Flora* 190: 339 – 343.
- Stephenson, A. G.** 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Annual Review in Ecology and Systematic* 12: 253-279.
- Sutherland, S.** 1986. Patterns of fruit set: What controls fruit-flower ratios in plants? *Evolution* 40: 117-128.
- Valiente-Banuet, A., Arizmendi, M., Rojas Martínez, A., and Domínguez Canseco, L.** 1996. Ecological relationships between columnar cacti and nectar-feeding bats in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 12: 103 - 119.
- Valiente-Banuet, A., Rojas Martínez, A., Arizmendi, M., and Dávila, P.** 1997a. Pollination biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalensis* and *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, Central Mexico. *American Journal of Botany* 84: 452 - 455
- Valiente-Banuet, A., Casas, A., Arizmendi, M. and Dávila, P.** 1997b. Pollination biology of two winter-blooming gigant columnar cacti in the Theuacan Valley, Mexico. *Journal of Arid Environments* 37: 331 – 342.
- Valiente-Banuet, A.** 2002. Vulnerabilidad de los sistemas de polinización de cactáceas columnares de México. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 99-104.
- Winsor, J., Davis, L., and Stephenson, A.** 1987. The relationship between pollen load and fruit maturation and the effect of pollen load on offspring vigor in *Cucurbita pepo*. *American Naturalist* 129: 643 – 97

CAPÍTULO 5

Germinación y establecimiento de *Pterocereus gaumeri**^{*}

El conocimiento de los factores y procesos que determinan la germinación de las semillas y el establecimiento de las plántulas es fundamental para el entendimiento de la dinámica de las poblaciones vegetales. En el caso de las cactáceas, las cuales se distribuyen en un gradiente que va de ambientes desérticos y áridos a los semiáridos, como los matorrales y las selvas bajas tropicales, los individuos en las primeras fases de su ciclo de vida se ven expuestos a condiciones ambientales extremas, de sequía, suelos con altas temperaturas y bajos contenido de agua, así como a las altas tasas de depredación (Valiente-Banuet & Escurra 1991). Por ello, tanto los desiertos, como la selva baja caducifolia han sido modelos de estudio de interacciones entre especies vegetales, en las cuales las plántulas de una especie se establecen bajo el dosel de otra especie.

En términos generales se sabe que los árboles y los arbustos modifican el micro-ambiente debajo de su copa y actúan como plantas nodrizas, facilitando el establecimiento de plantas anuales y perennes. A este tipo de interacción se le conoce comúnmente como nodricismo. Al parecer, este tipo de asociación juega un papel fundamental en la germinación y dinámica del establecimiento de plántulas de algunas especies de cactáceas. Las plantas nodrizas propician la modificación de factores que tienen gran impacto en el balance hidrico de los organismos y en la disponibilidad del agua en el suelo, ya que alejadas de su copa, las plántulas se encuentran sometidas a condiciones extremas de temperatura y radiación (Shreve 1931, McAuliffe 1988, Fowler 1986, Valiente-Banuet et al. 1991a).

* Parte de los datos generados en el desarrollo del presente capítulo se publicaron en el artículo: Dorantes, A., M. Méndez, R. Durán and R. K. Maiti. 2003. Methods to promote germination of endangered species of high economic potential in Yucatan, Mexico. Research on Crops 4: 117-126. Corresponding author. E-mail: mar@cicy.mx.

Se han propuesto diversas explicaciones a este fenómeno, una de las cuales es que las plantas nodrizas proveen protección contra la radiación y la pérdida excesiva de agua (Shreve 1931 Turner *et al.* 1966; Nobel 1980), o bien brindan protección a semillas y plántulas contra un posible daño mecánico y depredación (Niering *et al.* 1963; Steenbergh & Lowe 1977; McAuliffe 1984). También se ha propuesto que, eventualmente, hay un incremento en la concentración de nitrógeno del suelo bajo la copa de las plantas perennes, lo cual facilitaría el establecimiento de plántulas (Garcia-Moya & McKell 1970). Sin embargo, se ha encontrado que en algunos casos la fertilidad del suelo es menor debajo de la copa de las nodrizas que en los espacios abiertos (Valiente-Banuet *et al.* 1991b).

El fenómeno de nodricismo ha sido explorado en diversas regiones áridas y semiáridas del planeta, principalmente en los desiertos Sonorense (Shreve 1931; Turner *et al.* 1966; Steenbergh & Lowe 1977; Jordan & Nobel 1979; Vandermeer 1980; Nobel 1980; McAuliffe 1984; 1984^a; McAuliffe & Janzen 1986; Hutto *et al.* 1986; Franco & Nobel 1989), Chihuahuense (Yeaton 1978; Yeaton & Romero-Manzanares 1986), el de California (Shmida & Whittaker 1981) y los desiertos de África (Larmuth & Harvey 1978; Yeaton & Esler 1990). Asimismo, en las zonas semiáridas de Chile (Jaksic & Fuentes 1980), del centro de México (Valiente-Banuet *et al.* 1991, 1991a, 1991b) y en la selva baja caducifolia de Baja California (Arriaga *et al.* 1993).

Para las cactáceas columnares se ha reportado una asociación con plantas perennes nodrizas para *Carnegiea gigantea* (Niering *et al.* 1963; Turner *et al.* 1966; Steenberg & Lowe 1977, 1983; Nobel 1980; Vandermeer 1980; Hutto *et al.* 1986; Franco & Nobel 1989), en *Cephalocereus hoppenstedii* (Valiente-Banuet *et al.* 1991a), en *Neobuxbaumia tetetzo* (Valiente-Banuet *et al.* 1991a, 1991b), en *Stenocereus thurberi* (Arriaga *et al.* 1993) y en *Pachycereus holianus* (Godínez-Alvarez & Valiente-Banuet 1998).

El proceso de la germinación de diversas especies de cactáceas ha sido abordado a través de experimentos bajo condiciones controladas, con el fin de explorar el efecto de los factores medioambientales en la inducción de este proceso. Así, se ha demostrado que algunas especies requieren de luz para inducir la germinación como *Carnegiea gigantea* (Alcorn & Kurtz 1959), *Stenocereus thurberi* (McDonough 1964) *Melocactus caesius* (Arias & Lemus 1984) *Stenocereus griseus*

(Martínez-Olguín 1983), *Echinocactus platyacanthus*, *Ferocactus recurvus*, *F. Robustus* y *F. flavovirens* (Rojas-Aréchiga et al. 1997). En contraste, algunas especies de cactáceas columnares no presentan requerimientos específicos de luz para germinar, como son, *Pachycereus hollianus*, *Cephalocereus chrysacanthus* y *Neobuxbaumia tetetzo* (Rojas-Aréchiga et al. 1997) y *Pterocereus gaumeri* (Dorantes et al. 2003).

Por otra parte, los estudios sobre germinación de semillas y establecimiento de plántulas de cactáceas columnares en zonas áridas y semiáridas, han mostrado que estas fases críticas del ciclo de vida sólo ocurren debajo de la copa de plantas perennes (Turner et al. 1966; Steenbergh & Lowe 1977; Valiente-Banuet et al. 1991a; Godínez-Alvarez & Valiente-Banuet 1998).

Pterocereus gaumeri es una cactácea columnar que habita en la selva baja caducifolia, localizada en la parte norte de la Península de Yucatán. De las fases del ciclo de vida de *P. gaumeri*, la germinación y el establecimiento de plántulas, son períodos críticos en la dinámica de las poblaciones de esta especie que, además de presentar bajas densidades poblacionales, se encuentra sujeta a otras presiones debido a las actividades antropogénicas y al fraccionamiento de su hábitat.

Aunque la selva baja caducifolia de Yucatán no presenta condiciones tan extremas como los desiertos, el período de sequía es muy prolongado, abarcando 7 meses; además, alrededor del 95% de los árboles y arbustos pierden las hojas, creando condiciones extremas de insolación y temperatura en el piso de la selva. En este estudio se pretenden explorar los mecanismos que limitan el reclutamiento de los nuevos individuos a las poblaciones de *Pterocereus gaumeri*.

Tomando en cuenta que el fenómeno del nodricismo ha sido reportado para otras cactáceas columnares, se pretende evaluar el papel de este fenómeno para la germinación y el establecimiento de los nuevos individuos de *P. gaumeri* y determinar su importancia para la sobrevivencia de los mismos. Además, de forma colateral, se pretende analizar qué papel juega la depredación en el reclutamiento de los nuevos individuos y cuál es la importancia relativa de este fenómeno con respecto al nodricismo. Adicionalmente, se explorará si la orientación de las plántulas con relación a la planta nodrizas es un factor determinante tanto para la germinación como para el establecimiento y sobrevivencia en las primeras etapas del ciclo de vida.

METODOLOGÍA

Área de estudio

El estudio fue conducido en la selva baja con cactáceas candelabriformes en el sitio denominado Chumhabín, el cual ha sido ampliamente descrito en los capítulos anteriores. Al inicio del mes de agosto de 1998, en un cuadro de 5000 m², se llevó a cabo la evaluación de la abundancia relativa de las especies de árboles y arbustos adultos presentes en el área. A partir de esta evaluación, se seleccionaron las dos especies más abundantes de árboles (*Amyris atenuata* y *Guaiacum sanctum*) y de arbustos (*Acacia gaumeri* y *Malpighia punicifolia*), las cuales fueron seleccionadas como plantas nodrizas experimentales. De cada una de las especies se eligieron al azar 10 individuos. Además, se ubicaron dentro de la misma área, cinco claros del bosque.

Diseño experimental

Para conocer el efecto de las plantas nodrizas en la germinación y establecimiento de los individuos, se marcaron al azar 10 individuos de cada una de las especies previamente seleccionadas, dos árboles perennifolios (*Amyris atenuata* y *Guaiacum sanctum*) y dos arbustos caducífolios (*Acacia gaumeri* y *Malpighia punicifolia*). En la base de cada uno de los 40 individuos marcados, se sembraron cuatro lotes de 30 semillas cada uno, ubicados en dirección a los cuatro puntos cardinales, los cuales se determinaron con auxilio de una brújula. Lo mismo se hizo para los cinco claros seleccionados, en los cuales se sembraron 8 lotes de semillas en cada uno de ellos. La condición de claros fue probada debido a que en la selva baja con cactáceas candelabriformes, su presencia es muy común, éstos se caracterizan por tener suelo somero y con laja. Las semillas se sembraron de forma superficial en áreas de aproximadamente 10 cm de lado, teniendo mucho cuidado de no modificar la estructura del suelo.

Para la evaluación de la depredación de semillas, en cinco individuos de cada especie y en la mitad de los lotes sembrados en los claros, las semillas se protegieron de los depredadores con jaulas elaboradas con malla metálica de 4 mm de luz. Para excluir a las hormigas, se aplicó cada semana, paratón metilico alrededor de las

jaulas. Los lotes de semillas sembradas alrededor de los 20 individuos restantes (cinco por cada especie seleccionada), así como la mitad de los lotes sembrados en los claros, se dejaron descubiertos y expuestos a la depredación. En total se establecieron 200 unidades experimentales de 30 semillas cada una.

La siembra se llevó a cabo el 5 de agosto de 1998, durante la época de lluvias. Durante el mes siguiente, cada semana se registró la germinación de las semillas, y posteriormente cada 10 días. El experimento concluyó cuando, no se observó ningún incremento en el número de semillas germinadas durante 20 días seguidos. Las últimas semillas germinaron el 6 de octubre del mismo año.

Para evaluar la viabilidad de las semillas, de forma paralela se pusieron a germinar semillas en condiciones de laboratorio. Del mismo lote de semillas que se sembraron en el campo, se tomaron 5 lotes de 30 semillas cada uno y se colocaron en una cámara de germinación con una temperatura de 35°/30° C y un fotoperiodo de 12 h, regándolas cada tercer día para mantener la humedad del sustrato. Adicionalmente se llevaron a cabo experimentos de germinación probando tres sustratos: agrolita, arena y una mezcla de arena y tierra, tanto en condiciones controladas (cámara de germinación), como en condiciones de invernadero.

Una vez concluida la germinación de las semillas en el campo, en el mes de octubre, se registró la mortalidad de las plántulas y sus posibles causas; ésto nos permitió registrar el éxito en el establecimiento de las plántulas, así como la mortalidad que se presentó en cada uno de los tratamientos establecidos. La sobrevivencia de las plántulas fue evaluada, cada semana durante el primer mes de estudio, posteriormente de forma mensual durante el primer año y anualmente durante el período subsecuente, abarcando un período total de estudio de poco más de tres años.

Las condiciones climáticas prevalecientes para el período de estudio, se obtuvieron de los datos de precipitación y temperatura registrados en la estación meteorológica de Telchac, la más cercana al sitio de estudio.

Análisis de datos

Las diferencias en la proporción (p) de semillas germinadas en cada tratamiento se analizaron mediante un análisis de varianza; para que los datos se acercaran a la normalidad, se llevó a cabo una transformación arcosénica ($p' = \text{arsin } \sqrt{p}$).

Con el fin de analizar el establecimiento de las plántulas, se elaboraron curvas de sobrevivencia ($\ln Ix$) para cada uno de los tratamientos aplicados; las curvas obtenidas se compararon mediante el análisis de rangos logarítmicos de Peto y Peto (Pyke y Thompson 1986). Para evaluar el efecto de la depredación en la sobrevivencia de las plántulas, se compararon las curvas de sobrevivencia obtenidas para los individuos protegidos de la depredación y la de aquellos expuestos a los depredadores; para evaluar este factor se consideraron tanto las plantas colocadas bajo las plantas nodrizas, como las que crecieron en los claros.

La asociación de las plántulas con las nodrizas se evaluó comparando la sobrevivencia de las plantas creciendo bajo las nodrizas con la sobrevivencia de las plantas en los claros, incluyendo a las plantas protegidas y expuestas en ambos tratamientos. Con el fin de explorar si se presentó una sobrevivencia diferencial de las plántulas como producto de las características de las especies seleccionadas como nodrizas (ya que entre ellas se encontraban dos arbustos y dos árboles de los cuales la mitad son caducifolios), se compararon las curvas de sobrevivencia obtenidas para las diferentes plantas nodrizas. Debido al escaso número de sobrevivientes, en este análisis se incluyeron tanto a las plantas protegidas de la depredación como aquellas expuestas a la misma.

El efecto de la orientación en la probabilidad de sobrevivencia de las plántulas se obtuvo tomando en cuenta la sobrevivencia de las plantas en cada punto cardinal, incluyendo a todos los tratamientos.

RESULTADOS

Los porcentajes promedio de germinación obtenidos en el experimento con las semillas protegidas de la depredación oscilaron entre 18.7 y 44.7%. En el experimento de las semillas expuestas a la depredación los porcentajes de germinación fueron muy bajos: el porcentaje más alto que se obtuvo fue de 4.7% y en muchos de los lotes no germinó ninguna semilla (Cuadro 5.1).

Se encontraron diferencias significativas en la germinación de las semillas protegidas de la depredación y las expuestas a este factor ($F = 185.8754; P < 0.001$). En todas las especies probadas, tanto caducifolias como perennifolias y en los claros, la depredación fue muy alta, perdiéndose en algunos de los lotes todas las semillas (Figura 5.1). Los principales depredadores observados fueron las hormigas.

Cuadro 5.1. Valores promedio ± 1 error estandar del porcentaje de germinación de semillas de *P. gaumeri* obtenido en los diferentes tratamientos aplicados.

| | ORIENTACIÓN | <i>Amyris attenuata</i> | <i>Guaiacum sanctum</i> | <i>Malpighia punicifolia</i> | CLAROS |
|---------------------------------|-------------|-------------------------|-------------------------|------------------------------|-----------------|
| | N | 30 \pm 14.72 | 35.3 \pm 12.4 | 30.7 \pm 20.47 | 35.3 \pm 19.9 |
| PROTEGIDAS DE LA DEPREDACION | S | 32 \pm 16.4 | 35.3 \pm 8.3 | 26.7 \pm 14.3 | 44.7 \pm 21.6 |
| | E | 29.3 \pm 1.8 | 30 \pm 3.3 | 36.7 \pm 6.2 | 32 \pm 21.6 |
| | W | 33.3 \pm 15 | 42 \pm 16 | 24 \pm 18.3 | 43.3 \pm 21.9 |
| | N | 1.3 \pm 1.8 | 2.7 \pm 5.9 | 0 | 2.7 \pm 5.9 |
| EXPUESTAS A LA DEPREDACION | S | 2 \pm 2.9 | 0.7 \pm 1.4 | 1.3 \pm 1.8 | 0.7 \pm 1.4 |
| | E | 0 | 2 \pm 2.9 | 4.6 \pm 6.9 | 4.7 \pm 7.3 |
| | W | 4 \pm 7.2 | 2.7 \pm 5.9 | 0 | 4 \pm 8.9 |

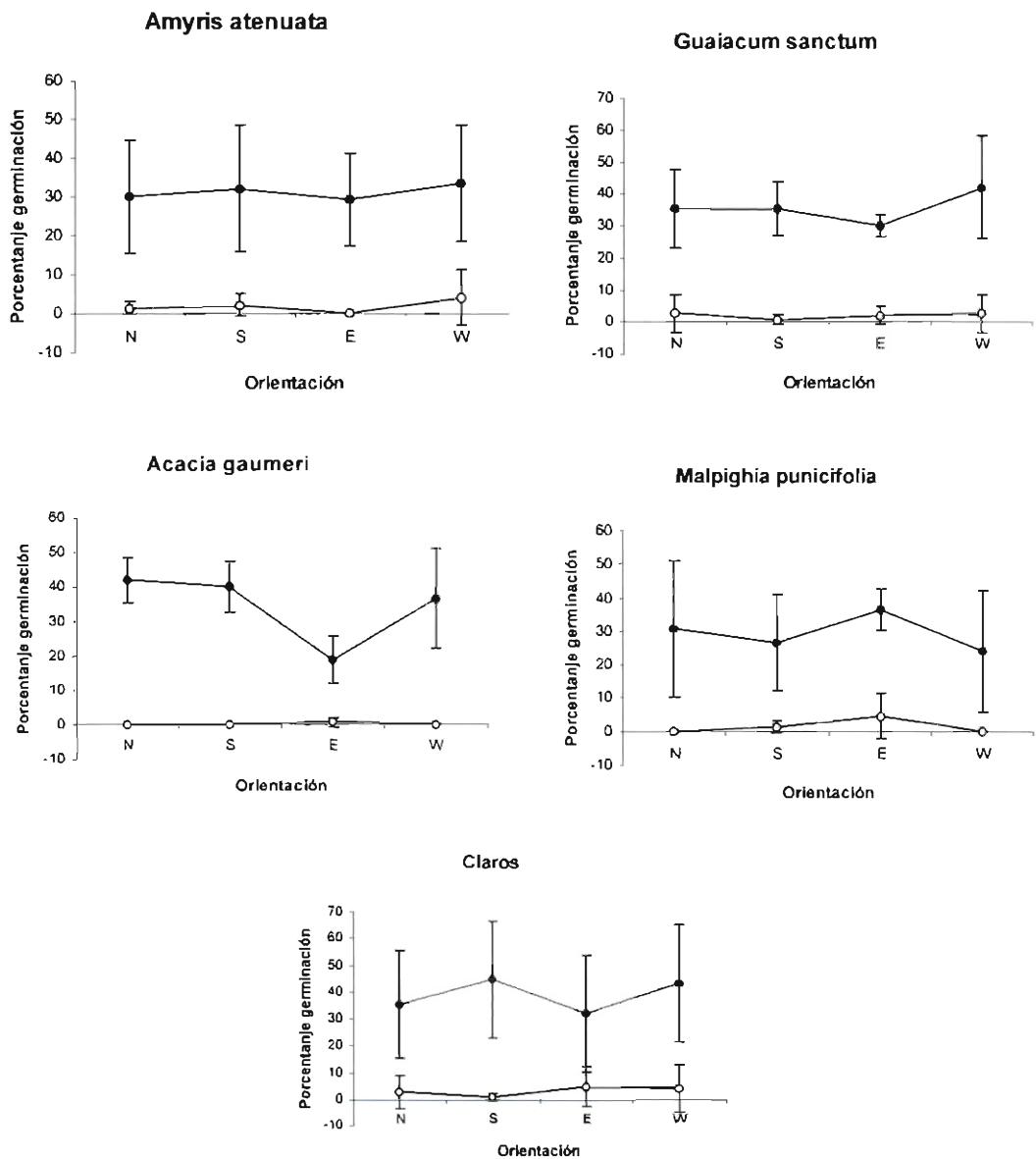


Figura 5.1. Porcentajes de germinación obtenidos para cada una de los tratamientos. Los símbolos cerrados corresponden a las plantas protegidas de la depredación; los abiertos a las plantas expuestas a los depredadores. Las barras corresponden a ± 1 error estandar

No se encontraron diferencias significativas entre la germinación en los claros y debajo de la copa de los árboles ($F = 1.6383$; $P = 0.2051$). En cuanto a la orientación de los lotes hacia los diferentes puntos cardinales, este factor no mostró un efecto significativo en la germinación ($F = 0.4973$; $P = 0.6854$). Por otra parte, la germinación obtenida para las semillas germinadas bajo condiciones controladas, en el laboratorio fue en promedio 97.3%, no encontrándose diferencias significativas en los porcentajes de germinación obtenidos en los diferentes sustratos probados.

Con relación a la sobrevivencia de plántulas, la depredación mostró un efecto importante en su mortalidad. Al término del primer año de estudio, los porcentajes de sobrevivencia registrados en los lotes de semillas protegidas de la depredación (35-45%) fueron significativamente mayores que los de los lotes expuestos a los depredadores (0-22%); ($LR = 11.90$, d.f. =1, $P < 0.05$; Figura 5.2).

Por otra parte, se encontraron diferencias significativas en las curvas de sobrevivencia obtenidas en las plántulas creciendo bajo nodrizas y las que se encontraban expuestas a la radiación creciendo en los claros ($LR = 67.088$, d.f.=1, $P < 0.05$). Durante los meses de octubre a enero la mortalidad de las plántulas en los claros fue similar a la de las que se encontraban debajo de las nodrizas, pero a partir del mes de febrero, la mortalidad de las plántulas en los claros se incrementó significativamente (Figura 5.3).

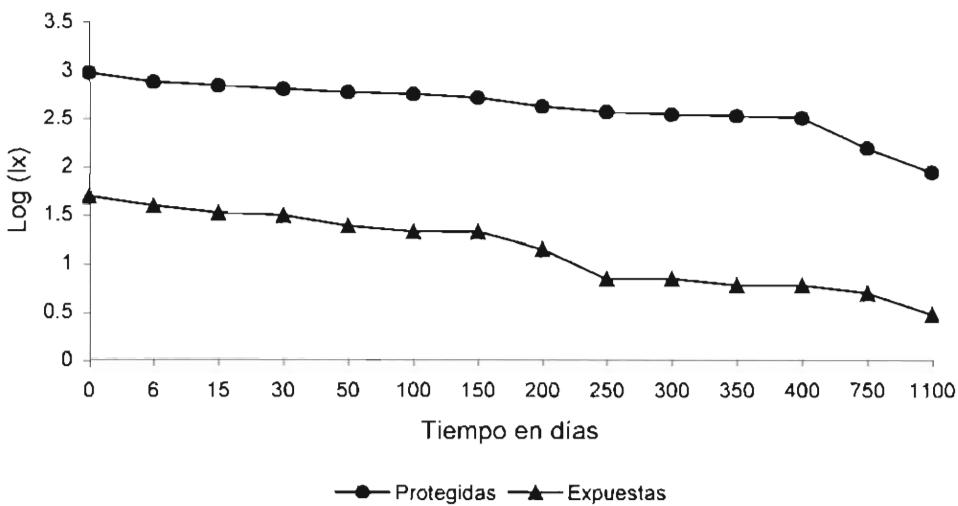


Figura 5.2. Curvas de sobrevivencia de las cohortes localizadas debajo de las plantas Nodirza, protegidas y expuestas a los depredadores durante un período de estudio de 1100 días.

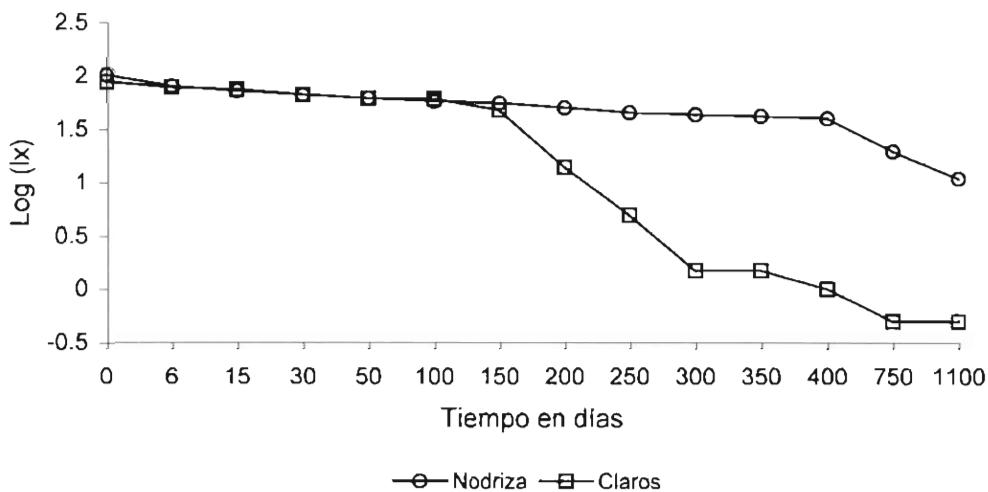


Figura 5.3. Curvas de sobrevivencia de las plantas creciendo bajo las plantas nodirza y las que se encontraban creciendo en los claros durante un período de 1100 días (LR = 67.088, d.f.=1, p <0.05).

Durante el periodo de febrero a junio el 90% de las plántulas que se encontraban en los claros murieron, lo cual coincide con la época más fuerte de sequía (febrero a mayo). Durante esta época se registró solamente el 12% de la precipitación total del primer año de estudio, siendo notable que durante febrero no hubo precipitación (Figura 5.4). Así mismo, la temperatura máxima (43.5°C) se registró en el mes de mayo.

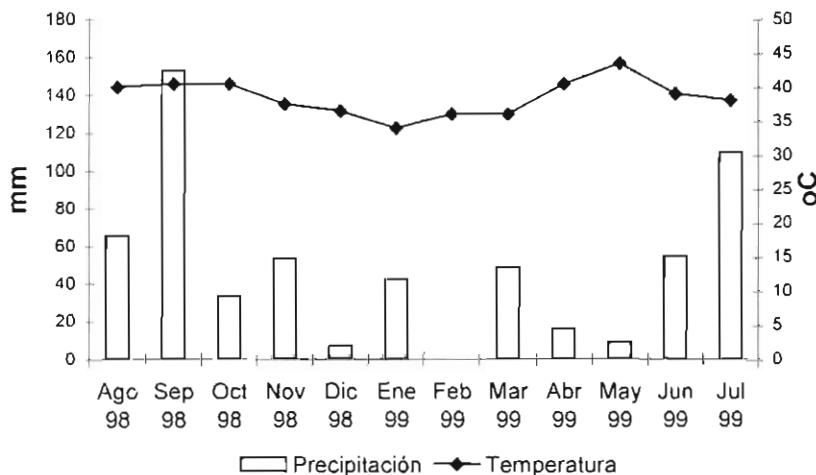


Figura 5.4. Precipitación y temperatura máxima mensual registradas en la estación meteorológica de Telchac durante el primer año de estudio (agosto 1998 - julio de 1999).

Por otra parte, no se encontró una mortalidad diferencial entre las plantas creciendo bajo las cuatro especies seleccionadas como nodrizas, *Amyris atenuata*, *Guaiacum sanctum*, *Acacia gaumeri* y *Malpighia punicifolia* ($\text{LR} = 6.51$, d.f.=3, $p < 0.05$) (Figura 5.5), así como tampoco se observó ningún efecto significativo de la orientación de las plantas (Norte, Sur, Este y Oeste) en la sobrevivencia de las mismas ($\text{LR}=2.82$, d.f. = 1, $p < 0.05$) (Figura 5.6).

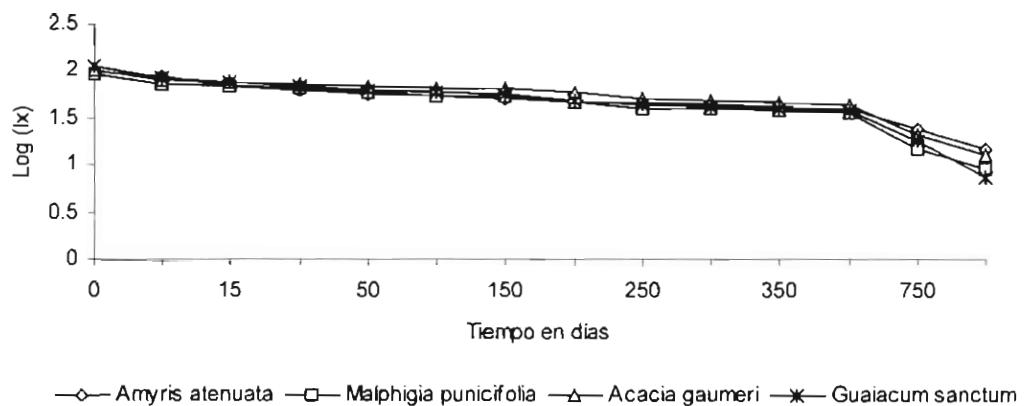


Figura 5.5. Curvas de sobrevivencia de los lotes de plantas creciendo bajo las diferentes especies de nodrizas a lo largo de 1100 días.

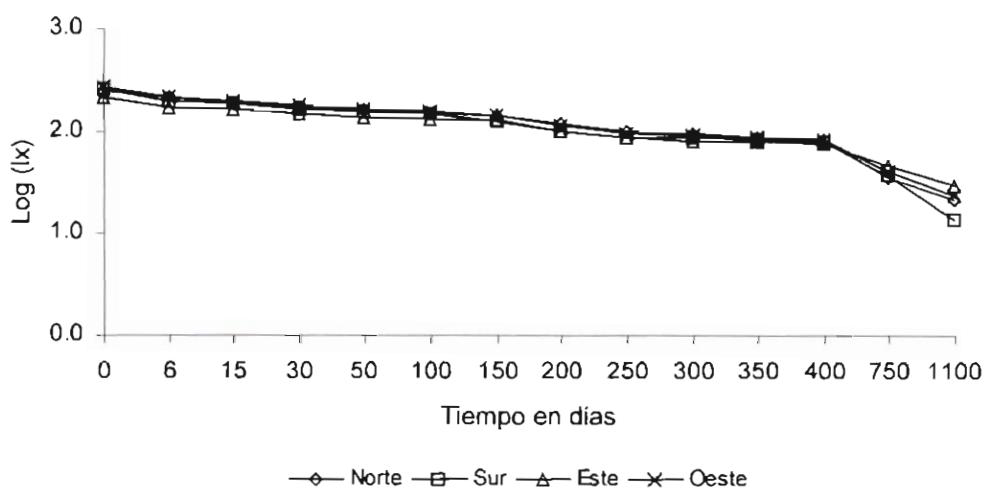


Figura 5.6. Curvas de sobrevivencia de los lotes experimentales que se colocaron en los diferentes puntos cardinales. Se incluyeron todos los tratamientos (plantas nodrizas, claros, expuestas y protegidas de la depredación).

DISCUSIÓN

En algunas especies de cactáceas la depredación de semillas representa un fenómeno sumamente importante en la dinámica de sus poblaciones, ya sea que éstas sean removidas del fruto cuando aún se encuentran en la planta madre o bien cuando ya cayeron al suelo (Steenbergh & Lowe 1969, 1977; Valiente-Banuet & Ezcurra 1991). En el caso particular de *P. gaumeri* se ha observado que alrededor del 85% de los frutos son depredados cuando aún están verdes. El fruto cuando madura presenta un endocarpo de color rojo, siendo éste un color muy atractivo para los pájaros, los cuales podrían estar jugando un papel importante en la dispersión de las semillas. Aunque se desconoce el destino de estas semillas, es posible que en *P. gaumeri* se presente el mismo fenómeno que en *Carnegiea gigantea*, para la cual se ha reportado que los pájaros contribuyen al fenómeno del nodricismo, depositando las semillas debajo de la copa de los arbustos y árboles en los cuales se perchan (Hutto et al. 1986; Ollin & Alcorn 1989).

Contrario a lo encontrado para otras especies de cactáceas, como *Neobuxbaumia tetetzo*, las semillas de *P. gaumeri* no se pueden encontrar de manera abundante en el piso de la selva, pero las que llegan sufren una depredación importante. Los resultados obtenidos mostraron que en los experimentos de las semillas expuestas a la depredación solamente germinó en promedio el 1.7%. La gran depredación de semillas encontrada constituye un factor limitante para el reclutamiento de nuevos individuos a las poblaciones de *P. gaumeri*. Es importante tomar en cuenta que estos resultados puede presentar un sesgo debido a la alta densidad de semillas que se emplearon en los experimentos, ya que esto pudo atraer a los depredadores.

A diferencia de otras especies de cactáceas (Turner et al. 1966; Nobel 1980; Franco & Nobel 1989; Valiente-Banuet y Ezcurra 1991; Esparza-Olgún et al. 2002), en nuestros experimentos no se registró una mortalidad diferencial de semillas asociada a los diferentes microambientes, es decir que el efecto de los claros y sus factores asociados, la radiación, temperatura y la evaporación, no fueron determinantes para encontrar diferencias significativas en la germinación bajo la copa de las plantas y en los claros, y tampoco entre especies. De igual manera no se

encontraron diferencias significativas en los porcentajes de germinación entre los diferentes puntos cardinales, lo cual sugiere que, para la germinación de *P. gaumeri*, no es indispensable que las semillas se encuentren al abrigo de las plantas nodrizas. Esto probablemente se deba a que, durante el período de lluvias, época en la que germinan las semillas de *P. gaumeri*, las condiciones ambientales no son tan drásticas como durante el estío (Figura 5.4).

Por otra parte, los resultados de este estudio experimental no apoyan la hipótesis que propone que las plantas nodrizas pueden brindar protección a las semillas contra la depredación. No se presentó una depredación diferencial de semillas de *P. gaumeri* entre claros y árboles o arbustos nodrizas, de igual manera, no hubo diferencias en la sobrevivencia entre nodrizas, aún y cuando entre las especies seleccionadas se encontraba *Malpighia punicifolia* que es un arbusto con hábito semirastrero. Por otra parte, tampoco se encontraron diferencias significativas en los porcentajes de germinación entre los diferentes puntos cardinales, por lo que la orientación tampoco tuvo efecto alguno en la germinación de las semillas de *P. gaumeri*.

Con relación a la sobrevivencia de las plántulas, los resultados son completamente diferentes; la mortalidad de las plántulas ubicadas debajo de las plantas nodrizas fue significativamente menor que las ubicadas en los claros; al cabo de un año prácticamente todos los individuos establecidos en los claros se murieron. Esto coincide con lo reportado para otras especies de cactáceas como *Carnegia gigantea* (Niering et al. 1963; Turner et al. 1966; Steenbergh & Lowe 1977, 1983; Nobel 1980; Vandermeer 1980; Hutto et al. 1986; Franco y Nobel 1989), *Cephalocereus hoppenstedtii* (Valiente-Banuet et al. 1991a), *Neobuxbaumia tetetzo* (Valiente-Banuet & Ezcurra 1991), *Stenocereus thurberii* (Arriaga et al. 1993) y *Neobuxbaumia macrocephala* (Esparza-Olgún et al. 2002).

Los datos de mortalidad registrados durante los meses de mayor sequía, sugieren que la radiación y sus factores asociados, temperatura y evaporación, además de la escasa precipitación, crearon condiciones microambientales muy diferentes entre los claros y debajo de la copa de los árboles y arbustos, las cuales se reflejaron en la mortalidad diferencial de las plántulas que crecieron en cada condición. Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas en la

sobrevivencia de las plántulas entre especies, lo cual sugiere que las condiciones microclimáticas no difirieron entre especies, en comparación con los claros, aún cuando dos de las especies estudiadas son caducifolias. En este sentido, es importante señalar que muchas de las especies caducifolias de la selva baja yucateca, tienen la capacidad de producir hojas como respuesta a eventos de precipitación que se presentan durante el periodo de sequía. Durante el período de estudio, en marzo se registraron 48 mm de precipitación (Figura 5.4), con lo cual las hojas pudieron rebrotar, amortiguando las condiciones microclimáticas debajo de su copa; además las hojas que caen al piso de la selva contribuyen a la protección de las plántulas. Aunado a esto, la mayor complejidad estructural de la selva baja caducifolia con relación a la vegetación de las zonas desérticas, podría explicar el porqué no se encontraron diferencias significativas en la sobrevivencia de las plantas creciendo bajo las diferentes especies seleccionadas como nodrizas. Sin embargo, los individuos que crecieron debajo de *Acacia gaumeri*, presentaron las tasas de sobrevivencia más bajas. Esta especie como la mayoría de las especies de este género, funciona como hospedero de diversas colonias de hormigas.

Aunque se ha reportado que el fenómeno de nodricismo, no tiene para las cactáceas, la misma importancia en las selvas bajas que en las regiones desérticas (Arriaga *et al* 1993), en el caso de *P. gaumeri*, las sobrevivencia de las plántulas fue mayor bajo las plantas nodriza que en los claros.

Las nodrizas proporcionan a las plántulas microambientes con menos radiación solar directa que en los sitios abiertos, y consecuentemente, con temperaturas más bajas y menor demanda evaporativa, lo cual pudo ser crucial para especies CAM, las cuales tienen cerrados sus estomas durante el dia y no son capaces de termoregularse por transpiración en las horas que la temperatura llega al máximo.

Se ha reportado que para algunas cactáceas expuestas a la radiación solar directa, su temperatura puede incrementarse de 10 a 15°C por encima de la temperatura del aire, lo que para las plántulas podría ser una condición muy peligrosa, ya que no tienen tanta capacidad de acumular calor en el tallo como los individuos adultos. En este sentido, es importante avanzar en el conocimiento de los mecanismos fisiológicos que permiten la termorregulación de los individuos de las

especies sometidas a condiciones de radiación extremas, en esta fase de su ciclo de vida.

Otro aspecto interesante a explorar es el compromiso de las plántulas entre crecer y sobrevivir, ya que si bien la sobrevivencia de las cactáceas bajo la sombra de otras especies puede ser mayor, su crecimiento podría ser menor. Franco y Nobel (1989) han sugerido que el déficit de luz (RFA) experimentado por cactáceas bajo sombra puede ser compensado por niveles altos de fertilidad encontrados en estos microambientes, aunque esta hipótesis no ha sido probada en todos los ambientes que se han estudiado (Valiente-Banuet y Ezcurra 1991). Por otra parte, se ha reportado que las plántulas de algunas especies de cactáceas pueden modificar su metabolismo fotosintético bajo condiciones adecuadas de agua (Szarek y Ting 1975). Sería importante explorar si este mecanismo se presenta en las plántulas de *P. gaumeri*.

En conclusión, a diferencia de los resultados que se han encontrado para otras especies de cactáceas columnares, las semillas de *P. gaumeri* no requieren de plantas nodrizas para su germinación y establecimiento. Sin embargo para la sobrevivencia de las plántulas, la protección que brindaron las plantas de la selva fue fundamental, ya que la mortalidad de las plantas que crecieron debajo de las nodrizas fue significativamente menor que las que crecieron en los claros. Cuando la precipitación disminuyó drásticamente, la mortalidad de las plantas creciendo en los claros se incrementó sustancialmente. Por tanto, para la sobrevivencia de las plántulas e infantiles, la protección que proporcionan las plantas nodrizas a los individuos parece ser importante para estas fases críticas, del ciclo de vida de *P. gaumeri*. Sin embargo, la orientación no es importante ni para la germinación de las semillas, ni para la sobrevivencia de los individuos. Finalmente, al parecer, la depredación de las semillas y plántulas parece jugar un papel importante en el reclutamiento de nuevos individuos a las poblaciones de *P. gaumeri*.

BIBLIOGRAFÍA

- Alcorn, S. M. and E.B. Kurtz.** 1959. Some factors affecting the germination of seed of the saguaro cactus (*Carnegiea gigantea*). American Journal of Botany 46: 526-529
- Arias, I. and L. Lemus.** 1984. Interaction of light, temperature and plant hormones in the germination of seed of *Melocactus caesius* Went (Cactaceae). Acta Cientifica Venezolana 35:151-155
- Arriaga, L., Y. Maya, S. Díaz and J. Cancino.** 1993. Association between cacti and nurse perennials in a heterogeneus tropical dry forest in northwestern Mexico. Journal of Vegetation Science 4: 349-356.
- Dorantes, A., M. Méndez, R. Durán and R. K. Maiti.** 2003. Methods to promote germination of endangered species of high economic potential in Yucatan, Mexico. Reserch on Crops 4: 117-126.
- Esparza-Olguín I., T. Valverde and I. Vilchis-Anaya.** 2002. Demographic análisis of a rare columnar cactus (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, México. Biological Conservation 103: 349-359.
- Fowler, N.** 1986. The role of competition in plant communities in arid and semiarid regions. Annual Review in Ecology and Systematics 17: 89-110.
- Franco, A. and P. Nobel.** 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. Journal of Ecology 77: 870-886.
- García-Moya, E. and M. McKeel.** 1970. Contribution of shrubs in the economy of a desert-wash plant community. Ecology 51: 81-88.
- Godinez-Alvarez, H. and 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.
- Hutto, R., J. Mc.Auliffe and L. Hogan.** 1986. Distributional associates of the saguaro (*Carnegiea gigantea*). Southwest. Nat. 31: 469-476.
- Jaksik, F. and E. Fuentes.** 1980. Why are native herbs in the Chilean matorral more abundant beneath bushes: microclimate or grazing?. Journal of Ecology 68: 665-669.
- Jordan, W. and P. Nobel .** 1979. Infrequent establishment of seedlings of *Agave deserti* (Agavaceae) in the northwestern Sonoran Desert. American Journal of Botany 66: 1079-1084.
- Larmuth, J. and H. Harvey.** 1978. Aspects of the occurrence of desert plants. Journal of Arid Environments 1: 129-133.
- Martínez-Olguín, E.** 1983. Germinación de semillas de *Stenocereus griseus* (Haw.) Buxbaum (Pitayo de Mayo). Cactáceas y Suculentas Mexicanas 28: 51-57
- McAuliffe, R.** 1984. Sahuaro-nurse tree associations in the Sonoran desert: competitive effects on Sahuaro. Oecologia (Berl.) 64:319-321.
- McAuliffe, R.** 1984a. Prey refugia and the distribution of two Sonoran desert cacti. Oecología (Berl.) 65: 82-85.
- McAuliffe, R. and F. Janzen** 1986. Effects of intraespecific crowding on water uptake, water storage, apical growth and reproductive potential in the Sahuaro cactus. Bot. Gaz. 147: 334-341.

- McAuliffe, R.** 1988. Markovian dynamics of simple and complex desert plants communities. American Naturalist 131 (4): 459-490.
- McDonough, W.T.** 1964. Germination responses of *Carnegiea gigantea* and *Lemaireocereus thurberi*. Ecology 45: 155-159
- Niering, W., R. Wittaker and C. Lowe.** 1963. The Saguaro: A population in relation to environment. Science 142: 15- 23.
- Nobel, P.** 1980. Morphology nurse plants and minimum apical temperatures for young *Carnegiea gigantea*. Bot. Gaz. 141: 188-191.
- Ollin, G., S. M. Alcorn and J. M. Alcorn.** 1989. Dispersal of viable saguaro seeds by white-winged doves (*Zenaida asiatica*). Southwestern Naturalist 34: 282-284.
- Pyke, D. A. and J. N. Thompson.** 1986. Statistical analysis of survival and removal rate experiments. Ecology 67: 240-245.
- Rojas-Aréchiga, M. A. Orozco and C. Vázquez-Yanes.** 1997. Effect of light on germination of seven species of cacti from the Zapotitlán Valley in Puebla México. Journal of Arid Environments 36: 571-578.
- Shmida, A. and R. Whittaker.** 1981. Pattern and biological microsite effects in two shrub communities southern California. Ecology 62: 234-251.
- Shreve, F.** 1931. Physical conditions in sun and shade. Ecology 12: 96-104.
- Steenbergh, W. and C. Lowe.** 1969. Critical factors during the first years of life of the saguaro (*Cereus giganteus*) at the Saguaro National Monument, Arizona. Ecology 50: 825-834.
- Steenbergh, W. and C. Lowe.** 1977. Ecology of the Saguaro: II Reproduction, germination, establishment, growth and survival of the young plants. National Park Service Scientific Monograph Series No. 8, U.S. Government Printing Office, Washington, D.C.
- Steenbergh, W. & C. Lowe.** 1983. Ecology of the Saguaro: III. Growth and demography. National Park Service Scientific Monograph Series No. 178, U.S. Government Printing Office, Washington, D.C.
- Szarek, R. S. and P. I. Ting.** 1975. Physiological responses to rainfall in *Opuntia basilaris* (Cactaceae). American Journal of Botany 62: 602-609.
- Turner, R., S. Alcorn, G. Olin and J. Booth.** 1966. The influence of shade, soil and water on Saguaro seedling establishment. Bot. Gaz. 127: 95-102.
- Valiente-Banuet, A. and E. Ezcurra.** 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisiana* in the Tehuacán Valley, México. Journal of Ecology 79: 961-971.
- Valiente-Banuet, A., A. Bolongaro-Crevenna, O. Briones, E. Ezcurra, M. Rosas, M. Núñez, G. Barnard and E. Vázquez.** 1991a. Spatial relationships between cacti and nurse shrubs in a semi-arid environment in central México. Journal of Vegetation Science 2: 15-20
- Valiente-Banuet, A., F. Vite and A. Zavala-Hurtado.** 1991b. Interaction between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse shrub *Mimosa luisana*. J. of Vegetation Science 2: 11-14
- Vandermeer, J.** 1980. Saguars and nurse trees: A new hypothesis to account for population fluctuations. Southwest Nat. 25: 357-360.
- Yeaton, I.** 1978. A cyclical relationships between *Larrea tridentata* and *Opuntia leptocaulis* in the northern Chihuahuan desert. Journal of Ecology 66: 651-656.

- Yeaton, I. and A. Romero-Manzanares.** 1986. Organization of vegetation mosaics in the *Acacia schaffneri*-*Opuntia streptacantha* association. Southern Chihuahuan desert, México. *Journal of Ecology* 74: 211-217.
- Yeaton, I. and K. Esler.** 1990. The dynamics of a succulent karoo vegetation. a study of species association and recruitment. *Vegetatio* 88: 103-113.

DISCUSIÓN GENERAL

Pterocereus gaumeri (Britton & Rose) MacDougall & Miranda es una especie ubicada en la subtribu Pachycereinae (Pachycereeae, Cactoideae, Cactaceae), la cual se caracteriza por la presencia de alcaloides en el tallo, semillas con testa suave y la presencia de cristales de oxalato en el tejido dérmico (Gibson & Horak 1978). *Pterocereus gaumeri* fue ubicado en 1920 dentro del género *Pachycereus* por Britton y Rose, tomando en cuenta la presencia de escamas grandes y aréolas con tricomas escasos y espinas rígidas en la flor. Posteriormente fue nombrado como *Anisocereus gaumeri* por Backeberg. Más tarde, MacDougall y Miranda en 1954, con base en el número de costillas y la consistencia "subcamosa" de las escamas, le designan el nombre de *Pterocereus gaumeri* (Bravo Hollis 1978; Arias et al. en prensa). En las clasificaciones más recientes (Barthlott & Hunt 1993; Hunt 1999; Anderson 2001) se le considera como *Pachycereus gaumeri*.

La circunscripción del género *Pachycereus* ha sido inconsistente. En las revisiones hechas por Buxbaum en 1961 y en 1963, por Bravo-Hollis en 1978 y por Gibson y Horak en 1978, el número y la identidad de las especies incluidas dentro de este género ha sido sumamente variable; en estas revisiones no se reconoce a *Pterocereus gaumeri* como una especie del género *Pachycereus* (Arias et al. en prensa). No obstante, en los tratamientos más recientes del género, Barthlott and Hunt (1993) y Hunt (1999) se reconocieron 12 especies dentro del género, incluyendo a *P. gaumeri*, pero sin brindar la evidencia que soporte su propuesta. En la última revisión hecha por Anderson (2001), se presenta la misma delimitación y tampoco brinda ninguna evidencia clara para incluir a *Pterocereus gaumeri* dentro de este género.

Un reciente análisis filogenético del género *Pachycereus*, basado en secuencias de DNA nuclear y de cloroplasto, lo ha reconocido como un género monofilético, con cinco especies: *P. pecten-abpriginum*, *P. grandis*, *P. tepamo*, *P. pringlei* y *P. weberi*. Dentro de este análisis, *P. gaumeri* comparte un clado distinto con *P. gatesii*, *P. schottii* y *P. marginatus*. Sin embargo, su hábito de crecimiento desordenado, las ramas con pocas costillas y las flores cubiertas con escamas foliaceas, la hacen ser una especie única entre las especies del clado (Arias et al. en prensa). Estos autores señalan que si el clado se mantiene como monofilético, con

evidencia adicional, su biogeografía sugiere una distribución vicariante ya que *Pachycereus schottii* y *P. gatesii* se restringen al Desierto de Sonora, en tanto que *P. marginatus* se distribuye en la planicie central de México y *P. gaumeri* en la selva baja caducifolia de Yucatán.

Adicional al enfoque de tipo molecular, un análisis cladístico morfológico confirma que el género *Pachycereus* no es monofilético, contradiciendo las propuestas de clasificación más recientes (Barthlott & Hunt 1993; Anderson 2001), ya que algunas de las especies de *Pachycereus* están en la base de la subtribu *Pachycereinae*, una más está relacionada con *Cephalocereus* y *Neobuxbaumia* y otro grupo de *Pachycereus* está más relacionado con *Carnegiea gigantea* (Arias com. pers.). Este mismo análisis, tomando en cuenta el tamaño de las escamas, la forma de la flor, la consistencia de las espinas y el grosor de la pared del pericarpelo, apoya la inclusión de *P. gaumeri* en la subtribu *Pachycereinae* pero no así su pertenencia al género *Pachycereus* (Arias com. pers.).

Dado los argumentos presentados anteriormente, en el presente trabajo se conservó el nombre de *Pterocereus gaumeri* (Britton & Rose) MacDougall & Miranda, por considerarlo el más apropiado.

En cuanto a su posición filogenética, el género *Pterocereus* ha sido propuesto frecuentemente como el taxón basal de la tribu *Pachycereeae* (Buxbaum 1961; Gibson & Horak 1978). Los resultados del análisis molecular obtenidos por Arias *et al.* (en prensa) no sostienen esta idea, sin embargo señalan que estos datos tampoco explican satisfactoriamente su posición dentro de la tribu *Pachycereinae*, por lo que será necesario continuar con los trabajos para ubicar la posición filogenética de esta especie.

Hasta la fecha *P. gaumeri* es considerada como una especie endémica de la porción norte de la Península de Yucatán (Durán *et al.* 1998; Espadas *et al.* 2003), sin embargo en la más reciente revisión de la familia Cactaceae, *Pterocereus foetidus* MacDougall & Miranda es considerada como sinonimia de *P. gaumeri* (Anderson 2001). *P. foetidus*, se distribuye en la selva baja decidua de las laderas de la barranca de La Chacón, en el estado de Chiapas. Su morfología es diferente de *P. gaumeri*, las características más importantes que las diferencian son el tipo de costillas, ya que *P. foetidus* generalmente presenta cuatro costillas de casi el doble de ancho (4 a 7 cm)

que las de *P. gaumeri* (3.5 a 4 cm). Además, en general *P. foetidus* ramifica prácticamente desde la base del tallo, en tanto que *P. gaumeri*, cuando se ramifica, lo hace a partir de alrededor de los 50 cm de la base del tallo, muy rara vez desde la parte basal. El tamaño de la flor es otra de las características que las distinguen; el tamaño de las flores de *P. foetidus* es prácticamente el doble de las de *P. gaumeri*. Aunque ambas especies son consideradas en la actualidad como sinónimos, en la revisión hecha por Anderson (2001), no se presenta ningún argumento que justifique este cambio, por lo que para los fines de este trabajo se seguirán considerando como dos entidades taxonómicas diferentes.

En cuanto al grado de rareza de *P. gaumeri*, es necesario mencionar que esta especie está considerada como rara en la norma oficial mexicana (NOM 059), sin embargo, hasta ahora no se contaba con datos concretos que respaldaran esta ubicación. Los resultados obtenidos en este trabajo muestran claramente que *P. gaumeri*, tiene una distribución limitada, ya que prácticamente se encuentra restringida a la selva baja con cactáceas candelabriformes en la franja norte de la Península de Yucatán, además de encontrarse en densidades mucho más bajas (alrededor de 60 individuos/ha) que las otras especies de cactáceas columnares que comparten su mismo hábitat (*Stenocereus eichlamii* con alrededor de 400 plantas/ha y *Pilosocereus gaumeri* con 165 individuos/ha).

En contraste con las otras cactáceas columnares con las que comparte su hábitat, tales como *Stenocereus eichlamii* y *Pilosocereus gaumeri*, la reproducción vegetativa en *P. gaumeri* es muy escasa y la mayor parte del mantenimiento de sus poblaciones descansa sobre la reproducción sexual.

Según nuestros datos, una de las fases críticas del proceso reproductivo fue la transición de botón a flor, como resultado de la aborción y depredación de botones. Sin embargo, la fase más crítica fue la pérdida de frutos inmaduros por depredación, por lo que los adultos tuvieron al final muy poco éxito reproductivo. El "fruit set" encontrado (1.9-24%) fue muy bajo comparado con el reportado para otras especies de cactáceas columnares como *Carnegiea gigantea* (48%; Mc Gregor *et al.* 1962), *Pilosocereus mortizianus* (46%), *Subpilosocereus horrispinus* (50%), *Stenocereus griseus* (76 y 82%); *Subpilosocereus repandus* (49 y 100%) (Petit 1995; Nassar *et al.* 1997), *Pachycereus pringlei* (50%; Fleming *et al.* 1994) y *Stenocereus stellatus* (71%;

Casas *et al.* 1999). En contraste, en los experimentos de polinización en los que los frutos fueron protegidos de la depredación, el "fruit set" resultante fue del 60 al 90%.

La polinización no parece ser un factor limitante para el éxito reproductivo de esta especie, ya que la transición de flores a frutos inmaduros fue la etapa del ciclo reproductivo que consistentemente mostró las menores pérdidas. Al igual que otras especies de cactáceas columnares, *P. gaumeri* presenta polinización cruzada (Alcorn *et al.* 1959, 1961; McGregor *et al.* 1962; Valiente-Banuet *et al.* 1997a; Nassar *et al.*, 1997; Casas *et al.* 1999). Los altos niveles de autoincompatibilidad, parecen ser uno de los principales mecanismos que aseguran el entrecruzamiento en esta especie.

Las flores de esta especie dependen básicamente de los murciélagos para su polinización, lo cual ha sido reportado para otras especies de cactáceas columnares que se distribuyen principalmente en la región central de México y en algunas regiones de Sudamérica tales como *Stenocereus griseus*, (Petit 1995; Nassar *et al.* 1997), *Subpilocereus repandus* (Petit 1995; Nassar *et al.* 1997), *Neobuxbaumia tetelzo*, *N. mezcalensis* y *N. macrocephala* (Valiente-Banuet *et al.* 1997a; 1997b) *Subpilocereus horrispinus* (Nassar *et al.* 1997) y *Stenocereus stellatus* (Casas *et al.* 1999). Por el contrario, otras especies de columnares que habitan el límite norte de la distribución de este grupo, han sido reportadas como generalistas tales como *Carnegiea gigantea*, *Pachycereus pringlei* y *Stenocereus thuberi* (Alcorn *et al.* 1959, 1961, 1962; Fleming *et al.* 1994, 1996).

Aunado al bajo éxito reproductivo, la depredación de semillas jugó un papel fundamental en el escaso reclutamiento de nuevos individuos a la población. Los granívoros, principalmente hormigas, removieron un alto porcentaje de semillas (alrededor del 98%). No obstante, las semillas presentaron una alta viabilidad, ya que en los experimentos de laboratorio se obtuvo un porcentaje de germinación del 97%, contrario al porcentaje obtenido en el campo, el cual fue casi tres veces menor (33.7%).

Además de la depredación de semillas, la mortalidad de plántulas es otro factor que contribuye a la reducida abundancia de individuos en las poblaciones de esta especie. Despuès de un año de seguimiento y sólo sobrevivieron 6 plántulas de 3000 semillas sembradas en el campo. Las tasas de mortalidad más altas se registraron durante la época de mayor sequía (febrero a mayo), cuando las plantas se

encuentran sometidas a temperaturas extremas (35.5 – 43.5°C) e intensa sequía (61 – 0.0 mm de lluvia). Como sucede prácticamente todos los años, durante este período, la mayoría de los árboles y arbustos perdieron su follaje. Se ha reportado que en este tipo de vegetación alrededor del 95% de los individuos pierden sus hojas durante la época seca (Olmsted *et al.* 1999). La radiación solar alta, las temperaturas extremas y la pérdida de humedad del suelo podrían estar contribuyendo significativamente a la escasa germinación y sobrevivencia de las semillas (Nobel 1980; Franco & Nobel 1989; Valiente-Banuet *et al.* 1991; Nobel 1994; Godínez-Alvarez *et al.* 1999; Esparza-Olguín *et al.* 2002).

A diferencia de los resultados que se han encontrado para otras especies de cactáceas columnares, las semillas de *P. gaumeri* no requieren de plantas nodrizas para su germinación y establecimiento. Sin embargo, la protección que brindaron las plantas de la selva fue fundamental para la sobrevivencia de plántulas e infantiles, lo cual concuerda con lo reportado para otras especies de cactáceas como *Carnegiea gigantea* (Niering *et al.* 1963; Turner *et al.* 1966; Steenbergh & Lowe 1977, 1983, Nobel 1980; Vandermeer 1980; Hutto, McAuliffe & Hogan 1986; Franco y Nobel 1989), *Cephalocereus hoppenstedtii* (Valiente-Banuet *et al.* 1991a), *Neobuxbaumia tetetzo* (Valiente-Banuet & Ezcurra 1991), *Stenocereus thurberii* (Arriaga *et al.* 1993) y *Neobuxbaumia macrocephala* (Esparza-Olguín *et al.* 2002).

En *P. gaumeri*, el bajo éxito reproductivo, la alta depredación de semillas, los bajos porcentajes de germinación y la escasa sobrevivencia de plántulas, parecen ser los principales factores que contribuyen a explicar la rareza de esta especie.

Los resultados del análisis matricial mostraron que las tasas de crecimiento poblacional (λ) no fueron significativamente diferentes a uno, lo cual ha sido reportado, en general para especies de larga vida, incluyendo a cactáceas columnares como *Carnegiea gigantea* (Pierson & Turner 1998), *Neobuxbaumia tetetzo* (Godínez-Alvarez *et al.* 1999) *N. macrocephala* (Esparza-Olguín *et al.* 2002) y otras especies de cactáceas como *Coryphantha robbinsorum* (Schmalzel *et al.* 1995). Sin embargo, en tres de las cuatro matrices obtenidas se encontraron valores inferiores a uno, lo que parece sugerir que las poblaciones están decreciendo de forma paulatina.

De acuerdo a los resultados del análisis de las matrices de elasticidad, la dinámica poblacional de *P. gaumeri* depende principalmente de la sobrevivencia de

los individuos adultos. Es importante señalar que muchas especies de larga vida con valores de λ cercanos a uno muestran este patrón de elasticidad (Oyama 1993; Silvertown *et al.* 1993; Schmalzel *et al.* 1995; Alvarez-Buylla *et al.* 1996; Esparza-Olguín *et al.* 2002). La fecundidad y la sobrevivencia mostraron valores bajos, lo cual parece sugerir que los cambios potenciales en estas entradas de la matriz tendrían poco impacto sobre la tasa de crecimiento poblacional; sin embargo los resultados de los estudios experimentales mostraron que estas etapas juegan un papel crítico en la determinación de la abundancia poblacional de esta especie.

Como ya se había señalado, en el presente trabajo se aportan datos que sustentan la rareza de *P. gaumeri*, en términos de su distribución y su abundancia. La historia de uso del suelo de las áreas ocupadas por la franja de selva baja caducifolia, en la que se distribuye esta especie, ha propiciado un marcado fraccionamiento del hábitat, lo cual podría poner en peligro su supervivencia, si no se revierte el proceso de destrucción de la selva baja caducifolia, para la cual se han estimado tasas de deforestación de 3,000 hectáreas por año (Durán *et al.* 2000). Esta situación es crítica, ya que la mayoría de los fragmentos remanentes de selva baja con cactáceas candelabriformes que aún quedan en el estado de Yucatán se encuentran incluidos en ranchos ganaderos y la representatividad de este tipo de selvas en las áreas naturales protegidas de la región es muy pobre. La situación se agrava si tomamos en consideración las bajas densidades poblacionales de *P. gaumeri*, por lo que es necesario implementar medidas adecuadas para su manejo.

Una de las primeras medidas debe ser el mantener áreas protegidas de la perturbación por el ganado y las actividades del hombre. La única área natural protegida en el estado de Yucatán que incluye dentro de sus límites un área de Selva Baja con Cactáceas Candelabriformes es Ría Lagartos, pero aún dentro de la Reserva este tipo de vegetación se ve sometida a perturbaciones debido al pastoreo del ganado en algunas épocas del año. Es necesario implementar acciones en dos sentidos, el primero, evitar el pastoreo dentro del Área Natural Protegida y segundo, impulsar la creación de una Reserva que garantice la protección de este tipo de vegetación, el cual además de albergar a *P. gaumeri*, es muy rico en elementos endémicos (Durán *et al.* 1998).

Por otra parte, es necesario iniciar trabajos de recuperación de poblaciones, a través de la reintroducción de individuos en áreas en las que la selva baja aún se encuentre en buen estado de conservación, y al mismo tiempo llevar a cabo trabajos de restauración ecológica en aquellos sitios que han sido severamente perturbados. Para ello, es necesario diseñar experimentos en campo a fin de determinar el tamaño óptimo de trasplante que garantice el éxito en la supervivencia de los individuos en las actividades de recuperación de las poblaciones de *P. gaumeri*. Otro aspecto en el que se debiera poner atención y que en muchas ocasiones es olvidado, es la protección de los polinizadores, lo cual como en este caso puede ser crítico ya que esta especie depende básicamente de los murciélagos. Por ello, es necesario emprender campañas de educación ambiental para evitar la destrucción de sus refugios y el ataque directo a estos animales. Adicional a esto es necesario evaluar las poblaciones de los murciélagos polinizadores y ubicar sus refugios. El estudio de la biología reproductiva de las otras cactáceas columnares que comparten el hábitat con *P. gaumeri*, brindarla información adicional sobre otros recursos alimenticios para los polinizadores, así como de las estrategias reproductivas desarrolladas por las diferentes especies.

Aunque ya se cuenta con algunos datos sobre estructura y composición de la Selva Baja con Cactáceas Candelabiformes, es necesario contar con un análisis completo que nos permita llevar a cabo acciones de restauración de manera exitosa.

BIBLIOGRAFÍA

- Alcorn, S., McGregor, S., Butler G., and Kurtz, E.** 1959. Pollination Requirements of the saguaro (*Carnegiea gigantea*). *Cactus and Succulent Journal* 31: 39 - 41.
- Alcorn, S., McGregor, S., and Olin, G.** 1961. Pollination of Saguaro cactus by doves, nectar-feeding bats and honey bees. *Science* 132: 1594 - 1595.
- Alcorn, S., McGregor, S., and Olin, G.** 1962. Pollination requirements of the Organpipe cactus. *Cactus and Succulent Journal* 34: 134 - 138.
- Alvarez-Buylla, E., R. García-Barrios, C. Lara-moreno, and M. Martínez-Ramos.** 1996. Demographic and genetic models in conservation biology: applications and perspectives for tropical rain forest tree species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 387-421.
- Anderson, E. F.** 2001. The cactus family. Portland: Timber Press.

- Arias, S., T. Terrazas y K. Cameron.** Phylogenetic analysis of *Pachycereus* (Cactaceae, Pachycereeae) based on chloroplast and nuclear DNA sequences. Systematic Botany. In press.
- Arriaga. L., Y. Maya, S. Díaz and J. Cancino.** 1993. Association between cacti and nurse perennials in a heterogeneus tropical dry forest in northwestern Mexico. Journal of Vegetation Science 4: 349-356.
- Barthlott, W. and D. R. Hunt.** 1993. Cactaceae. Pp.161-197 in The families and genera of vascular plants, Vol. 2, ed. K. Kubitzki. Berlin: Springer-Verlag.
- Bravo-Hollis, H.** 1978. Las cactáceas de México. 2nd ed., Vol. 1. , México D.F.: Universidad Nacional Autónoma de México.
- Casas, A., A. Valiente-Banuet, A. Rojas-Martínez and P. Dávila.** 1999. Reproductive biology and the process of domestication of the columnar cactus *Stenocereus stellatus* in Central Mexico. American Journal of Botany 86: 54 -542.
- Casas, A., Valiente-Banuet, A., Rojas-Martínez A., and Dávila, P.** 1999. Reproductive biology and the process of domestication of the columnar cactus *Stenocereus stellatus* in Central Mexico. American Journal of Botany 86: 534 – 542.
- Durán, R., J. Trejo-Torres y G. Ibarra-Manríquez.** 1998. Endemic phytotaxa of the Peninsula of Yucatán. Harvard Papers in Botany 3: 263 - 314.
- Durán, R., M. Méndez, A. Dorantes & P. Simá.** 2000. Estudio y conservación de plantas en peligro de extinción en la Península de Yucatán. Gaceta Regional, Sistema de Investigación Justo Sierra Méndez. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, México.
- Esparza-Olgún I., T. Valverde and I. Vilchis-Anaya.** 2002. Demographic análisis of a rare columnar cactus (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, México. Biological Conservation 103: 349-359.
- Fleming, T., S. Maurice, S. Buchmann, and M. Tuttle.** 1994. Reproductive biology and relative male and female fitness in a trioeious cactus, *Pachycereus pringlei* (Cactaceae). American Journal of Botany 81: 858 - 867.
- Fleming, T., M. Tuttle, and M. Horner.** 1996. Pollination biology and the relative importance of nocturnal and diurnal pollinators in three species of Sonoran Desert columnar cacti. Southwestern Naturalist 41: 257 – 269.
- Franco, A. and P. Nobel.** 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. Journal of Ecology 77: 870-886.
- Gibson, A. C. and P. Nobel.** 1986. The cactus primer. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. 286 pp.
- Gibson, A. C., and K. E. Horak.** 1978. Systematic anatomy and phylogeny of Mexican columnar cacti. Annals of the Missouri Botanical Garden 65: 999-1057.
- Godínez-Alvarez, H., A. Valiente-Banuet and L. Valiente-Banuet.** 1999. Biotic interactions and the population dynamics of the long-lived columnar cactus *Neobuxbaumia tetezo* in the Tehuacan Valley, México. Canadian Journal of Botany 77: 1 -6.
- Hunt, D. R.** 1999. CITES Cactaceae checklist. 2nd ed. Milborne Port: Royal Botanic Gardens & International Organization for Succulent Plant Study.
- Hutto, R., J. Mc.Auliffe and L. Hogan.** 1986. Distributional associates of the saguaro (*Carnegiea gigantea*). Southwest. Nat. 31: 469-476.
- McGregor, S., Alcorn, S., and Olin, G.** 1962. Pollination and pollinating agents of the Saguaro. Ecology 43: 259 - 267.

- Nassar, J., Ramírez, M., and Linares, O.** 1997. Comparative pollination biology of Venezuelan Columnar cacti and the role of nectar feeding bats in their sexual reproduction. American Journal of Botany 84: 918 – 927.
- Niering, W., R. Wittaker and C. Lowe.** 1963. The Saguaro: A population in relation to environment. Science 142: 15- 23.
- Nobel, P.** 1980. Morphology nurse plants and minimum apical temperatures for young *Carnegiea gigantea*. Bot. Gaz. 141: 188-191.
- Nobel, P.** 1994. Remarkable agaves and cacti. Oxford University Press, Oxford U.K.
- Olmsted, I., J. A. González-Iturbe, J. Granados-Castellanos, R. Durán, and F. Tun-Dzul.** 1999. Vegetación de la Península de Yucatán. In P. Chico-Ponce de León and A. García (eds.), *Atlas de Procesos Territoriales de Yuactán*, 183-194. Universidad Autónoma de Yucatán, México.
- Oyama, K.** 1993. Conservation Biology of Tropical Trees: Demographic and genetic considerations. Environment Update 18: 648-663.
- Petit S.** 1995. The pollinators of two species of columnar cacti on Curacao, Netherlands Antilles. Biotropica 27: 538 - 541.
- Pierson, E., and R. Turner.** 1998. An 85-year study of Saguaro (*Carnegiea gigantea*). Ecology 79; 2676-2693.
- Schmazel, R. J., F. W. Reichenbacher, and S. Rutman.** 1995. Demographic study of the rare *Coryphantha robbinsorum* (Cactaceae) in Southeastern Arizona. Madroño 42: 332 -348.
- Silvertown, J., M. Franco, I. Pisanty, and A. Mendoza.** 1993. Comparative plant demography, relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. Journal of Ecology 81: 465-476.
- Steenbergh, W. and C. Lowe.** 1977. Ecology of the Saguaro: II Reproduction, germination, establishment, growth and survival of the young plants. National Park Service Scientific Monograph Series No. 8, U.S. Government Printing Office, Washington, D.C.
- Steenbergh, W. & C. Lowe.** 1983. Ecology of the Saguaro: III. Growth and demography. National Park Service Scientific Monograph Series No. 178, U.S. Government Printing Office, Washington, D.C.
- Turner, R., S. Alcorn, G. Olin and J. Booth.** 1966. The influence of shade, soil and water on Saguaro seedling establishment. Bot. Gaz. 127: 95-102.
- Valiente-Banuet, A. and E. Ezcurra.** 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisiana* in the Tehuacán Valley, México. Journal of Ecology 79: 961-971.
- Valiente-Banuet, A., A. Bolongaro-Crevenna, O. Briones, E. Ezcurra, M. Rosas, M. Núñez, G. Barnard and E. Vázquez.** 1991a. Spatial relationships between cacti and nurse shrubs in a semi-arid environment in central México. Journal of Vegetation Science 2: 15-20
- Valiente-Banuet, A., F. Vite and A. Zavala-Hurtado.** 1991b. Interaction between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse shrub *Mimosa luisana*. J. of Vegetation Science 2: 11-14
- Vandermeer, J.** 1980. Saguars and nurse trees: A new hypothesis to account for population fluctuations. Southwest Nat. 25: 357-360.

CONCLUSIONES

- *Pterocereus gaumeri* es una especie de cactácea columnar rara, con una distribución geográfica sumamente restringida y una abundancia menor que otras especies de cactáceas con las cuales comparte su hábitat.
- En contraste con otras especies de cactáceas columnares, tales como *Stenocereus eichlamii* y *Pilosocereus gaumeri*, la multiplicación asexual en *P. gaumeri* es prácticamente insignificante, por lo que el crecimiento poblacional descansa básicamente en el proceso de reproducción sexual.
- Durante el ciclo reproductivo, se registró una gran pérdida de frutos inmaduros debido básicamente a su aborción y depredación.
- *Pterocereus gaumeri* es una especie que presenta un bajo éxito reproductivo, con un "fruit set" menor que el reportado para otras especies de cactáceas columnares.
- La depredación de semillas juega un papel fundamental en el reclutamiento de nuevos individuos de *P. gaumeri* a las poblaciones. Las semillas pueden presentar una alta viabilidad, sin embargo el porcentaje de germinación obtenido en el campo fue muy bajo.
- Además de la depredación de semillas, la mortalidad de plántulas es otro de los factores que contribuyen para que esta especie presente una reducida abundancia de individuos.
- Las más altas tasas de mortalidad de plántulas se registraron durante la época de mayor sequía (febrero a mayo), cuando los individuos se encuentran sujetos a temperaturas extremas y con poca disponibilidad de agua. Una vez que los individuos de *P. gaumeri* alcanzan 10 cm de longitud o más, la probabilidad de muerte disminuye.
- La sobrevivencia diferencial de las plántulas de *P. gaumeri*, registrada entre sitios abiertos y bajo el dosel de otras especies, muestra que la protección que proporcionan las plantas nodrizas a los individuos parece ser importante para estas fases críticas del ciclo de vida.

- Las matrices de transición mostraron que la tasa de crecimiento poblacional no es significativamente diferente de uno. Sin embargo, en tres de las cuatro matrices obtenidas se encontraron valores inferiores a uno, sugiriendo que las poblaciones están decreciendo ligeramente.
- Los análisis de sensibilidad y elasticidad muestran que la dinámica poblacional de esta especie depende principalmente de la sobrevivencia de sus individuos adultos.
- La fecundidad y la sobrevivencia de plántulas presentaron valores bajos, lo cual podría sugerir que los cambios potenciales en estas entradas de la matriz podrían tener poco impacto sobre la tasa de crecimiento poblacional; sin embargo, los resultados de los estudios experimentales muestran que estas etapas juegan un papel crítico en la determinación de la abundancia poblacional de esta especie.
- Los resultados encontrados sugieren que, aunque *P. gaumeri* es considerada como una especie relicto, no se encuentra en un proceso de extinción "natural", sino que más bien está siendo amenazada debido a las actividades antropogénicas que afectan el hábitat donde crece.
- La historia de uso del suelo de las áreas ocupadas por la selva baja caducifolia de Yucatán ha generado un marcado fraccionamiento del hábitat que ocupa *P. gaumeri*, lo cual podría poner en peligro la supervivencia de esta especie, situación particularmente grave debido a sus bajas densidades poblacionales. Por ello es urgente que se tomen medidas adecuadas para la conservación de esta especie y su hábitat.
- El desarrollo de una estrategia de conservación al nivel de ecosistemas es sumamente importante para el mantenimiento de las poblaciones de *P. gaumeri*, a través de la protección de fragmentos de selva que aún se encuentran en buen estado de conservación. También es necesario iniciar trabajos de recuperación de las poblaciones de esta especie, mediante la reintroducción de individuos en áreas en las que la selva baja aún se encuentre en buen estado, y al mismo tiempo llevar a cabo trabajos de restauración ecológica en aquellos sitios que han sido severamente

perturbados. La protección de las poblaciones de sus polinizadores, contribuirá a prevenir efectos negativos en las poblaciones de esta especie, ya que esta especie es polinizada exclusivamente por murciélagos nectarívoros. Dado que una gran proporción de frutos inmaduros son depredados, éstos pueden ser protegidos con bolsas de papel durante el proceso de maduración para favorecer el crecimiento poblacional de *P. gaumeri*.

