



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO**

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES

"ZARAGOZA"

CARRERA DE BIOLOGIA

PATRON DE RAMIFICACION, DINAMICA DE LA
FLORACION-FRUCTIFICACION Y DISTRIBUCION DE
Stenocereus beneckeii (EHRENBERG) BUXB.
(CACTACEAE)

T E S I S

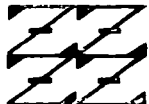
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE

B I O L O G A

P R E S E N T A :

MARIA GUADALUPE AVILA RIVERA

U N A M
F E S
Z A R A G O Z A



ACUERDO DE

DIRECTOR DE TESIS: DRA. TERESA TERRAZAS SALGADO
ASESOR INTERNO: DR. ELOY SOLANO CAMACHO

MEXICO, D. F.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

2003



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

*“Patrón de ramificación, dinámica de la floración-
fructificación y distribución de Stenocereus beneckei
(Ehrenberg) Buxb. (Cactaceae)”*

*Esta investigación fue financiada por el CONACYT como parte del proyecto
Filogenia de Cactáceas Columnares (Pachycereae) (33064-V)*

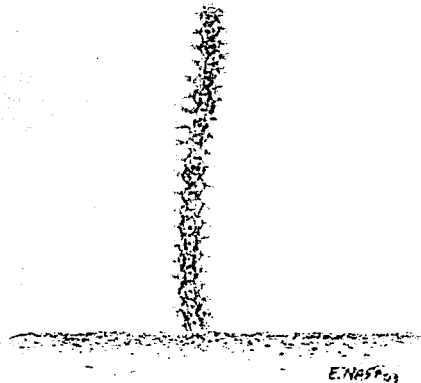
B

TESIS CON FALLA DE ORIGEN

*¿De qué le sirve al hombre ganar
todo el mundo si pierde su vida?*

Para mis padres con cariño.

*Papi y Mami la semilla sembrada sigue creciendo. Les agradezco el enseñarme metro
a metro, surco a surco, hacer crecer la siembra.
Sólo necesito un rastrillo, una azada y un trozo de tierra fértil.*



E. N. S. P. 03

C

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Agradecimientos

Es un honor expresar aquí mi profunda apreciación y sincero agradecimiento a aquellas personas que hicieron posible la presente tesis.

A mis hermanos Gabriel, Gis, Tere, Pedro, Liz, Martin, Rosi, Rafa, Claudia, Migue, Mariana, Vale, Victoria.

A la Dra. Teresa Terrazas Salgado con cariño a quien considero como mi madre académica debido a que en los momentos más difíciles de la realización de la misma siempre estuvo muy cerca de mi, brindando todos sus conocimientos apoyo y comprensión. Le estoy profundamente agradecida porque siempre reconoció mis ideas y las enriqueció con sus conocimientos además de haber sido una fuente de estímulos para mi desarrollo académico.

Al Dr. Cesáreo Catalán Mendoza le estoy profundamente agradecida por todos los conocimientos que compartió conmigo, en el reconocimiento del tipo de vegetación, por su sencillez y la bonita amistad que compartió conmigo en todo este tiempo. Gracias por todas las horas que invirtió conmigo en campo midiendo y disfrutando la naturaleza.

Al Dr. Lauro López Mata agradezco el haber aceptado acompañarnos a las salidas a campo, sobre todo sus sugerencias me fueron fundamentales para comprender y ampliar mis conocimientos de ecología.

A la M. C. Hilda Arreola Nava por su apoyo en la búsqueda de información geográfica obtenida de los herbarios de la Universidad del Estado de Morelos (IUMO), por su disponibilidad para ayudarme en la elaboración del mapa de distribución.

M.V.Z . Luis Domenzain Ortega gracias por contaminarme de tu positivismo y pasión por la naturaleza. Gracias por toda la ayuda que me brindaste durante mis estudios. Eres parte importante en mi desarrollo profesional y personal.

M.C. Pedro Avila agradezco tu compañía todas las horas que dedicaste y compartiste con nosotros en el trabajo de campo, tus fotografías han sido muy importantes para el enriquecimiento de este trabajo. Gracias por aceptar ser mi primo y por compartir conmigo todos tus conocimientos.

0

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Eduardo Nasta agradezco tu amistad y sinceridad. Tus dibujos son parte importante de este trabajo.

A mis queridos amigos Daniel Lamer, Ruth Toman y Mauro Sargenti por haberme acompañado en este camino.

A Oscar Flores y a Juan Carlos Pérez quienes me orientaron en las dudas computacionales que surgieron a lo largo de este trabajo.

A mis maestros quienes me estimularon con sus conocimientos durante la carrera y quienes me brindaron su amistad y ayuda cuando lo necesité; la Dra. Laura San Vicente, Dra. Patricia Velasco, y José Luis Masías.

Al Dr. Eloy Solano, Ramiro Rjos, Balbina Vázquez y Carlos Castillejos sus correcciones y observaciones han mejorado este trabajo.

Agradezco a mis compañeros y amigos por su amistad y los momentos padres que pasamos juntos Alejandra Peña, Francisco Rafael, Estela Gonzáles, Horacio Osorio, Noé Montaña, Inés Arroyo, Lupita Martínez, Hernán Cortés, Gabriela Ayala, Jaime López, Marisela Mojica, Lilia Mondragón, Alejandro Abundis, Miriam Nieves, Oswaldo, Eric Hernández.

A mi ángel de la guarda Arturo Ruiz.

Contenido

	Páginas
Resumen	iv
I. Introducción	1
II. Antecedentes	2
III. Objetivos	8
IV. Material y Método	8
4.1. Descripción del área de estudio	8
4.2. Patrón de ramificación	10
4.3. Dinámica de la reproducción	12
4.4. Distribución geográfica	14
4.5. Análisis estadístico	14
V. Resultados	16
5.1. Patrón de ramificación	16
5.2. Floración	23
5.3. Fructificación	29
5.4. Distribución	39
VI. Discusión	41
6.1. Patrón de ramificación	41
6.2. Floración	45
6.3. Fructificación	48
6.4. Semillas	53
VII. Conclusiones	54

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Literatura citada

55

Apéndice

Descripción morfológica de *Stenocereus*
beneckeii

57

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Índice de figuras

	Páginas
Figura 1. Mapa del área de estudio en el Cañón del Zopilote, Guerrero.	9
Figura 2. Diagrama de una planta de <i>Stenocereus beneckeii</i>	11
Figura 3 Diagrama de los tipos de ramas encontrados en <i>Stenocereus beneckeii</i> .	20
Figura 4. Formación de rebrotes de <i>Stenocereus beneckeii</i> .	22
Figura 5. Producción de botones florales.	24
Figura 6. Producción de flores y frutos	27
Figura 7. Botones y flores en anthesis de <i>Stenocereus beneckeii</i> .	28
Figura 8. Cronología de la fructificación para los clones de <i>Stenocereus beneckeii</i> .	30
Figura 9. Comparación de medias para los atributos del fruto.	34
Figura 10 Número de semillas para los clones estudiados.	36
Figura 11 Largo y diámetro de la semilla de <i>Stenocereus beneckeii</i> por clon.	37
Figura 12. Regresión para el tamaño de las semillas de <i>Stenocereus beneckeii</i> .	38
Figura 13. Mapa de distribución de <i>Stenocereus beneckeii</i> .	40

Indice de cuadros

	Páginas
Cuadro 1 Número de ramas por orden de ramificación.	17
Cuadro 2. Valores de la media del largo y del diámetro por clon y para las ramas de primer y segundo orden.	19
Cuadro 3. Tipo, porcentaje, largo y diámetro (media y error estándar) de las ramas.	21
Cuadro 4. Número de botones por clon y rama.	25
Cuadro 5. Valores absolutos y porcentaje del número de botones y frutos en 29 clones.	31
Cuadro 6. Valores de la media y el error estándar para el tamaño de los frutos y las semillas de 13 clones.	33

*"Patrón de ramificación, dinámica de la floración-
fructificación y distribución de Stenocereus beneckeii
(Ehrenberg) Buxb. (Cactaceae)"*

*Esta investigación fue financiada por el CONACYT como parte del proyecto
Filogenia de Cactáceas Columnares (Pachycerae) (33064-V)*

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Resumen

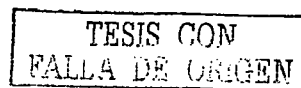
Se analizó el modelo arquitectónico de *Stenocereus beneckeii* en una población del estado de Guerrero, dicha especie presenta un crecimiento arbustivo, basitónico y se ajusta al modelo de Tomlinson, aunque presenta escasas ramificaciones acrotónicas. La especie no sobrepasa los 420 cm de altura y pocos individuos son mayores a 150 cm. En su mayoría las ramas se disponen de forma recta con medidas promedio de 69 cm de largo y 5 cm de diámetro, siguiendo las decumbentes, las lianoides y las horizontales o postradas en el suelo. Los arbustos están formados por un grupo de ramas que varía de una hasta 77. Sin embargo, predominan los clones con pocas ramas entre dos y diez. El ciclo reproductivo se registró a través de visitas periódicas. La floración se produce del primero de noviembre al 22 de diciembre, con un máximo en la segunda semana de noviembre. No existe relación entre el tamaño de los individuos y el número de ramas con flores. La maduración de los frutos se llevó a cabo en 118 días después de la floración, tiempo superior al de otras especies de cactáceas. *Stenocereus beneckeii* presentó los frutos más pequeños (2 ± 0.29 cm de largo x 1.84 ± 0.35 cm de diámetro) y las semillas más grandes (de 3-4 mm de largo x 2-3 mm de diámetro) del género y en consecuencia el menor número de semillas por fruto (70 ± 20). De 725 flores producidas en las plantas estudiadas únicamente llegaron a frutos maduros 366 (51%), este valor es elevado en comparación con otras especies de *Stenocereus*. El mapa de distribución de las poblaciones recolectadas sugiere que la especie tiene una distribución restringida a cuatro estados de la República Mexicana.

Introducción

La investigación sobre la morfología de las plantas da las bases para realizar estudios en otras disciplinas como la taxonomía y la ecología, en este aspecto son escasos los trabajos sobre los patrones arquitectónicos de las cactáceas (Loup, 1983; Molina-Freaner *et al.*, 1998). Particularmente *Stenocereus beneckeii*, es una planta muy poco estudiada que presenta un patrón de ramificación diferente a las otras especies del género y de otras cactáceas mexicanas. Esta especie, presenta reproducción sexual y se propaga vegetativamente como muchos otros cactus. De tal manera que uno de los objetivos de este trabajo fue conocer el tipo de arquitectura que presenta dicha especie.

Existen algunas investigaciones de Cactáceas donde analizan las interacciones entre la planta, los polinizadores y los dispersores (Casas *et al.*, 1999b; McGregor *et al.*, 1962; Valiente-Banuet *et al.*, 1996); sin embargo, es fundamental conocer primero su morfología y la temporalidad reproductiva de floración, fructificación, y cantidad de estructuras reproductivas que llegan a madurar y dispersarse. Por esta razón, el segundo objetivo fue describir la dinámica de la floración–fructificación.

Finalmente, *Stenocereus beneckeii* es una especie endémica de México con una distribución restringida y al respecto existen pocos trabajos que presenten un mapa de su distribución. Bravo-Hollis (1978) señala la distribución de esta planta por estado, pero no presenta un mapa que muestre su distribución actual. Los objetivos y resultados que a continuación se presentan pretenden completar la



PAGINACIÓN DISCONTINUA

información sobre la morfología vegetativa de esta especie, así como describir la temporalidad del evento reproductivo durante un año en una población del estado de Guerrero. Además, de presentar un mapa de distribución de la especie, elaborado con base a la información contenida en ejemplares de herbario.

Antecedentes

Rzedowski (1978) señala que las zonas áridas y semiáridas en nuestro país ocupan entre el 50 y el 70% del territorio. Se caracterizan por presentar escasa precipitación pluvial, humedad atmosférica mínima, alta evaporación y grandes fluctuaciones de temperatura durante el día y la noche. Diversos autores opinan que estas zonas desempeñan un papel importante en la biodiversidad del país, aunque la riqueza florística de éstas es la más baja en número de especies por unidad de superficie, presentan un elevado endemismo, por lo que las regiones secas del país tienen un significado relevante dentro de la biodiversidad mexicana (Arredondo-Valdez *et al.*, 1996). Desafortunadamente también se caracterizan por presentar marginalidad productiva y fragilidad ecológica (Molina, 1991).

Un grupo importante de dicotiledóneas que crece en estos ecosistemas pertenece a la familia Cactaceae, la cual se ubica dentro del orden Caryophylales. Éste se distingue por contener un pigmento floral llamado betacianina (Loup, 1983). Uno de los caracteres apomórficos de la familia Cactaceae es la presencia de aréolas en sus tallos; dichas aréolas forman la base de la hoja modificada donde se encuentran las ramas reducidas, tricomas,

cerdas, espinas y yemas axilares que contienen meristemos vegetativos o florales (Anderson, 2001).

México es uno de los centros de diversidad más importantes de cactáceas con un alto índice de endemismos a nivel genérico (73%) y específico (78%) (Hernández y Godínez, 1994). La variabilidad en los hábitos de las cactáceas es el resultado de la influencia de varios factores, con la excepción de la pérdida de ramificaciones y el mayor peso de las largas raíces, estos son los mismos que afectan el crecimiento de otras dicotiledóneas (Buxbaum 1950). Entre los que menciona este autor están la luz y el geotropismo. Los tallos suculentos que forman básicamente el cuerpo de las cactáceas están muy desarrollados y constituidos por parénquima de reserva, esto les permite sobrevivir durante prolongados periodos de sequía. Los tallos carecen de ramas o están fuertemente ramificados; sin embargo, Buxbaum (1950) señala que el ángulo de ramificación al parecer es propio de cada especie, por lo que este carácter se podría usar en la determinación taxonómica. Pocos trabajos se han enfocado a caracterizar el modelo arquitectónico de las cactáceas. Loup (1983) comenta que el modelo de Corner es el más común en cactáceas, pero esta autora no estudió ninguna especie de *Stenocereus*; género que contiene especies con formas arbóreas candelabriformes, arbustivas decumbentes o con tallos horizontales.

La estructura tridimensional de una planta es la expresión de un equilibrio entre los potenciales de crecimiento inherente a su genoma y los forzados o ejercidos por el ambiente. El objetivo es analizar la arquitectura en la especie y comprender la forma desde el punto de vista del potencial y toda la influencia exterior (Loup, 1983). Por ello es importante hacer comparaciones de individuos

de la misma especie situados en lugares diferentes, ya que en algunos casos los caracteres morfológicos pueden estar influenciados por factores ambientales como la luz. La morfología y el estado fisiológico pueden influir en la efectividad de la polinización y dispersión de las semillas (Schupp, 1993). Por lo que es importante considerar que cada organismo tiende a repartir sus recursos a varias actividades esenciales, entre ellas mantenimiento, crecimiento y reproducción (Wilson, 1983).

Bravo-Hollis (1978) menciona que en las cactáceas algunas de las adaptaciones contra la sequía son: la reducción de la superficie transpiratoria al adquirir formas globosas; la atrofia hasta estados vestigiales del limbo de las hojas o su transformación en escamas, espinas y glóquidas; el engrosamiento de la cutícula; disminución en el número de aréolas; la pruinosidad o las excrecencias cerosas de las células epidérmicas, la cual es característica de *Stenocereus beneckeii*.

Dentro de las estructuras especializadas que han desarrollado las cactáceas destacan la gran variabilidad de flores, posiblemente relacionadas con los diferentes síndromes de polinización. Entre las 70 especies de cactáceas columnares mexicanas reportadas Bravo-Hollis (1978) y Gibson y Horak (1978), muchas tienen flores con antesis nocturna (69%) y con características que corresponden únicamente al síndrome quiropterofílico (60%); un total de 16 especies tienen antesis diurna (22%) y sólo 4 (5.5%) tienen una clara relación con otros polinizadores como colibríes, esfingidos, mariposas nocturnas y abejas (Valiente *et al.*, 1996). Valiente y Arizmendi (1997) señalan que el tiempo de antesis es desconocido para el 12.5% de las especies columnares. De acuerdo con Casas *et al.* (1999b) la antesis de *Stenocereus stellatus* es

principalmente nocturna y la receptividad ocurre durante la noche, esta especie no produce semillas en ausencia de polinizadores nocturnos (murciélagos).

Existen pocos trabajos acerca de la biología reproductiva de las cactáceas del género *Stenocereus*; sin embargo, Lomeli-Mijes y Pimienta-Barrios (1993) hicieron un estudio de demografía reproductiva de *Stenocereus queretaroensis* y observaron que los periodos de floración y maduración de frutos son relativamente largos, pero con un periodo corto entre la iniciación floral y la antesis. También determinaron que su crecimiento reproductivo es asincrónico y lo consideraron como una estrategia reproductiva en respuesta a ambientes con restricciones. En contraste con otras especies, mencionan que en condiciones extremas de sequía edáfica y ambiental se presenta la iniciación floral, lo cual podría atribuirse a la succulencia de la planta y a su habilidad para conservar su actividad fotosintética durante periodos secos, manteniéndose así las condiciones fisiológicas adecuadas para el crecimiento reproductivo.

Casas *et al.* (1999a) analizaron la variación morfológica en poblaciones cultivadas y silvestres de *Stenocereus stellatus* y encontraron que el tamaño del fruto, el grosor de la cáscara, el número de semillas, la proporción de su parte comestible y la densidad de espinas en el mismo, son caracteres importantes para explicar los patrones de variación entre poblaciones. Por su parte, McGregor *et al.* (1962) demostraron que para el caso de *Carnegiea gigantea*, es esencial la polinización cruzada para que se llegue a la fructificación. Estos autores reportan que si las flores son polinizadas por flores de la misma rama, el amarre de las mismas es mucho menor que al ser polinizadas por el polen de otros individuos. Una de las especies del género *Stenocereus* poco conocidas es *Stenocereus beneckeii*. Esta especie presenta flores relativamente angostas

con un perianto 2.9-4.9 cm de ancho, un pericarpelo pequeño, globoso de alrededor de 6 mm de largo y ancho y un tubo receptacular angosto de 4 cm de largo, y con antesis nocturna (Arreola-Nava, 2000). Estas características indican un síndrome de polinización por esfingidos o mariposas nocturnas. A diferencia de las flores polinizadas por murciélagos, las polinizadas por esfingidos son tubulares, largas, frágiles y sin plataformas para aterrizar, presentan olores fuertes pero dulces y producen grandes cantidades de polen y néctar (Valiente y Arizmendi, 1997).

Hunt (1992), categorizó a *Stenocereus beneckeii* como especie endémica de México y Bravo-Hollis (1978) señaló su distribución para los estados de Guerrero, Estado de México, Morelos y Puebla. La especie habita bosques tropicales caducifolios, en altitudes que oscilan desde 1200 a 1400 m, convive con *Neobuxbamia mezcalaensis*, *Pachycereus weberi* y *Stenocereus pruinosus* (Arreola-Nava y Terrazas, 2003).

Algunos trabajos se refieren a la especie *Stenocereus beneckeii* (Bravo-Hollis, 1978; Martínez-Alvarado y Flores-Castorena 1997; Arreola-Nava y Terrazas, 2003), pero ninguno detalla su morfología, distribución o dinámica de floración y fructificación. Una síntesis de su morfología se presenta en el Apéndice. *Stenocereus beneckeii* es una especie que tiene una distribución limitada y dentro de las cactáceas columnares presenta un hábito de arbusto aparentemente decumbente. Con base en lo anterior, esta investigación tiene por objetivo responder las siguientes preguntas: ¿Qué tipo de arquitectura presenta *Stenocereus beneckeii*? ¿Existe ramificación? ¿A qué altura se ramifica? ¿Existe una relación entre el tamaño de las ramas y la producción de las flores? ¿A qué altura se producen los botones florales? ¿Cuál es el número

de flores por rama? ¿Cuánto tiempo tardan en diferenciarse los botones florales a flores en antesis? ¿Cuánto tiempo permanecen las flores en antesis? ¿Cuántas flores polinizadas llegan a frutos maduros? ¿Cuál es el tamaño de los frutos? ¿Cuál es la concentración de azúcar en los frutos? ¿El número de semillas producidas por fruto es constante? ¿Qué tipo de relación existe entre el tamaño del fruto y su número de semillas? ¿Dónde se distribuye?

Objetivos

General

* Describir el patrón de ramificación y la dinámica de la floración-fructificación de *Stenocereus beneckeii*, así como su distribución geográfica.

Particulares

- * Determinar el patrón arquitectónico de *Stenocereus beneckeii*.
- * Describir la dinámica de la floración-fructificación de *Stenocereus beneckeii*.
- * Definir la distribución actual de *Stenocereus beneckeii*.

Material y Métodos

Descripción del Área de Estudio

El área de estudio se encuentra en la Cañada del Zopilote, en la carretera Iguala-Chilpancingo, a 2.5 km del puente del río Mezcala, municipio de Eduardo Neri, en el estado de Guerrero (Fig. 1).

De acuerdo con Rzedowski (1978) el tipo de vegetación es un bosque tropical caducifolio. *Stenocereus beneckeii* convive con *Pachycereus weberi*, *Stenocereus zopilotensis*, *Peniocereus zopilotensis*, varias especies de *Opuntia* y *Mammillaria*. Los árboles comunes son *Ceiba aesculifolia*, *Amphipterygium adstringens*, *Cyrtocarpa procera*, *Bursera* spp., *Spondias purpurea*, *Zizyphus amote* y *Gossypium laxum*.

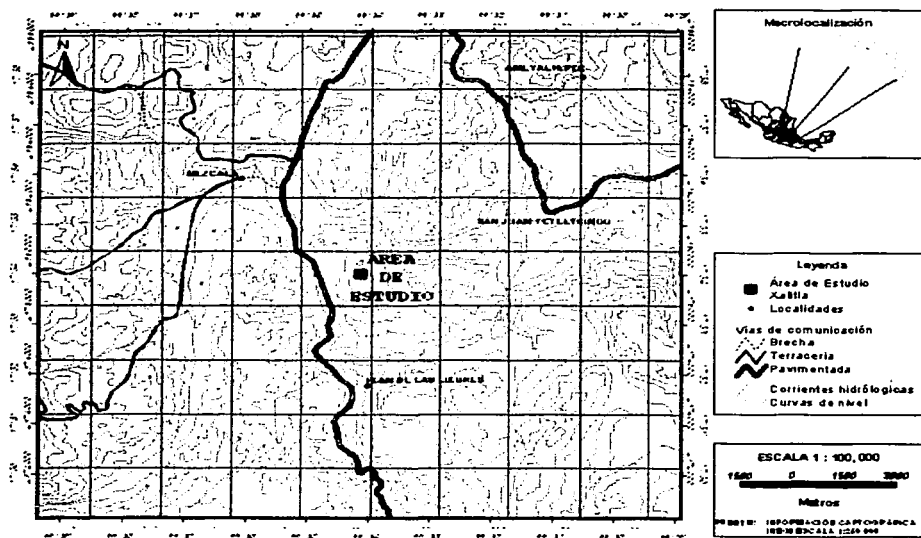


Figura 1. Mapa del área de estudio en el Cañon del Zopilote, Guerrero.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Patrón de Ramificación

Con la finalidad de conocer la distribución de *Stenocereus beneckeii* y ubicar a aquellos individuos que representaban la variabilidad de la especie dentro del área de estudio se hicieron recorridos de prospección a partir de junio de 2001.

Se marcaron 18 individuos con etiquetas de plástico, asignándoles un número consecutivo. Con base en las evidencias de propagación vegetativa los individuos se denominaron clones. A los clones que formaban un parche amplio, pero que no era evidente su conexión, en adición al número ordinal, se les asignó una letra como en los casos del 11,12,13 y 15 (Cuadro 1). Estos cuatro parches que conservaron su número ordinal pero con diferentes letras, también se examinaron como clones, dando un total de 50. La numeración asignada también describe el orden de ramificación, ya fuera rama de primer, segundo, tercer o cuarto orden (Fig. 2A -2C).

Posteriormente se cuantificaron y describieron los siguientes caracteres: número de tallos por clon, longitud máxima y diámetro. La longitud máxima de cada tallo se midió de la base hasta el ápice, así como el diámetro de cada rama en la base de la misma (Fig. 2B). Los tallos se clasificaron de acuerdo a su posición como erectos, horizontales, decumbentes y lianoides (Harris y Harris, 1994). Un análisis de varianza (modelo general lineal, MGL) se realizó para detectar diferencias significativas entre tipos de rama para el largo y diámetro de éstas, seguido de un análisis de comparación de medias aplicando la prueba de Tukey.

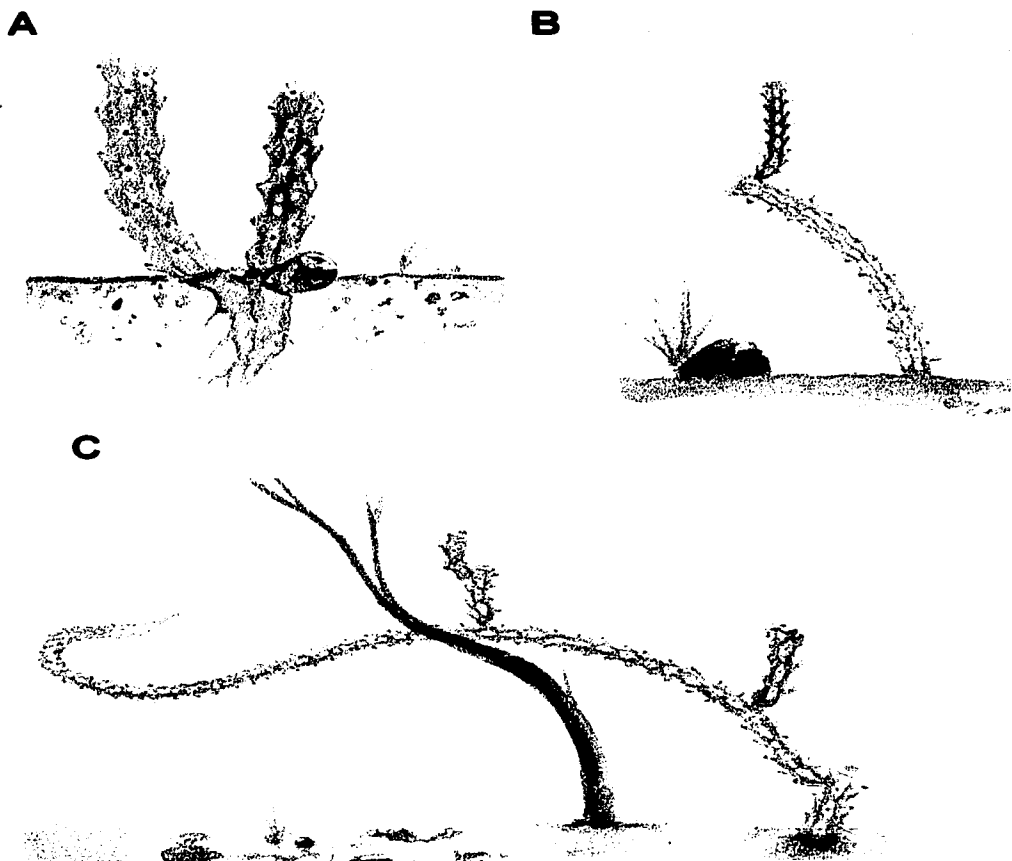


Figura 2. Diagrama de una planta de *Stenocereus beneckei*. A. Ramas de primer orden, B. Segundo orden y forma de medición del largo y el diámetro de las ramas indicado con líneas oscuras, C. Tercer y cuarto orden.

Dinámica de la Reproducción

Una vez que se detectó el inicio de la formación de las yemas florales, se hicieron visitas diurnas a intervalos periódicos de ocho días del uno de noviembre al 16 de diciembre del 2001, con objeto de registrar el evento reproductivo. A los clones ya enumerados se agregaron nuevos conforme se fueron presentando estructuras florales en la población estudiada. Algunos de los 18 inicialmente enumerados para el patrón de ramificación no desarrollaron flores.

Una vez marcada cada rama con yemas florales, se registró el número de botones florales incipientes, y conspicuos, flores en antesis (apertura de la flor cuando los tépalos están desdoblados) y frutos en desarrollo. Estas variables fueron registradas en cada una de las visitas, de tal forma que, en cada salida de campo se incorporaron nuevos clones, ramas o nuevas estructuras reproductivas, contabilizándose un total de 29 clones. También en cada visita se midieron el diámetro y la longitud de los botones en desarrollo y de las flores en antesis.

Con objeto de dar tiempo a la formación de frutos, al terminar la floración no se visitó la población por un mes. La maduración de los frutos se cuantificó a intervalos de 15 días a partir del 12 de enero hasta el 13 de marzo del 2002. Una vez que los frutos comenzaron a cambiar su color de verde a rojo, se decidió dividir el total de frutos en dos. Esto con la finalidad de recolectar la mitad. En esta primera mitad, se evaluó la depredación y dispersión natural. Para esto se observaron las condiciones en que se encontraban los frutos, así

como cualquier síndrome de dispersión, la posición del fruto, color y daños. Se anotaron todas estas características para posteriormente poder inferir qué sucede con la mayoría de los frutos.

La segunda mitad de los frutos (N = 139), presentes en 13 clones, se cubrieron con bolsas de papel estraza. En primera instancia, se cubrieron aquellos que a simple vista estaban por madurar; es decir que presentaban su máximo crecimiento >2.0 cm de largo y >1.7 cm diámetro y de color verde-rojizo. Como segundo criterio se consideraron las ramas que contenían el máximo y mínimo de frutos, para detectar si existía una relación entre el tamaño de cada fruto y el número de los mismos por rama. Estos frutos se cosecharon el 18 de mayo del 2002. A todos los frutos se les midió su longitud y diámetro con una regla y se contó el número total de semillas, distinguiendo dos tipos de morfología de la semilla, y clasificándolas a simple vista entre vanas y llenas.

Por otra parte, se midió en campo el contenido de azúcar en 41 frutos con ayuda de un refractómetro portátil (American Optical) con objeto de comparar estos valores con los conocidos en la literatura para frutos de otras especies de *Stenocereus* y otras Cactaceae.

Se cuantificaron largo, diámetro y peso de cinco semillas por fruto, con objeto de conocer si existe una relación entre estas variables, con el tamaño del fruto y el número de frutos producidos por individuo. Las mediciones se realizaron con un microscopio estereoscópico Olympus conectado a una cámara de video Hitachi KPD51 y a un analizador de imágenes mediante el programa Image Pro-Plus versión 3.1 (Media Cybernetics, 1997). La terminología empleada para describir

la semilla de *Stenocereus beneckeii* se realizó con base en las recomendaciones de Barthlott y Hunt (2000).

Distribución Geográfica

El mapa de distribución se generó a partir de la información geográfica recopilada de las etiquetas de herbario. Se visitaron los herbarios: Nacional de México (MEXU); de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politécnico Nacional (ENCB); de la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza (FEZA); de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México (FCME), del Colegio de Postgraduados (CHAPA) y de la Universidad del Estado de Morelos (HUMO).

Análisis Estadísticos

Se calculó la frecuencia para cada tipo de tallo, orden de ramas y tamaño de los mismos en la población estudiada. Se graficó para cada salida de campo el número de botones, flores, frutos en desarrollo y maduros, con objeto de conocer el periodo en que se presenta la máxima floración y maduración de frutos; así como describir la amplitud de la floración y la fructificación en esta población. Se aplicó un análisis de varianza mediante el modelo general lineal para establecer la posible diferencia estadística entre el número de semillas por fruto con el número de frutos producidos por rama y el tamaño de éstos, seguido del análisis de comparación de medias mediante la prueba de Tukey.

Uno de correlación permitió conocer el tipo de asociación entre el tamaño de los frutos, con el tamaño y número de semillas. Uno de varianza anidado detectó

diferencias estadísticamente significativas entre el tamaño del individuo, ramas de cada individuo con respecto al número de frutos por rama, tamaño de los frutos, número de semillas producidas por fruto y tamaño de las semillas. Un análisis de regresión para el tamaño de la semilla se practicó para conocer si éste se puede predecir. Todos los análisis se hicieron con el paquete estadístico Statistical Analysis System (SAS Institute, 1998).

Resultados

Patrón de Ramificación

Stenocereus beneckeii es un arbusto que se encuentra distribuido en su hábitat por parches. Éstos, presentan desde una hasta setenta y siete ramas (Cuadro 1). Generalmente, están unidas en la base, aunque sobre todo los más grandes están formados por varios grupos de ramas, que aquí se denominarán clones. Predominan los de pocas entre dos y diez (76%). Únicamente se registran cuatro con más de 21 y ocho clones (16%) tuvieron entre 10 y 20 ramas.

En *Stenocereus beneckeii* presenta ramas hasta de cuarto orden. Las de primer orden son las que surgen del piso (Fig. 2A). 30 de los 50 clones registraron del 50-100% de ramas de primer orden. Las de segundo, que se derivan del primer orden, representaron el 48% del total (Fig. 2B). Solamente en cuatro clones se registraron entre el 75-80% de ramas de segundo orden.

Cuadro 1. Número de ramas por orden de ramificación y en paréntesis su porcentaje por clon.

Clon	Total	Orden				Clon	Total	Orden			
		1	2	3	4			1	2	3	4
1	5	5(100)	0	0	0	12a	15	7(47)	5(33)	3(20)	0
2	77	19(25)	58(75)	0	0	12b	10	4(40)	3(30)	3(30)	0
3	14	12(86)	2(14)	0	0	12c	3	1(33)	2(67)	0	0
4	5	1(20)	4(80)	0	0	12d	2	1(50)	1(50)	0	0
5	18	4(22)	12(67)	2(11)	0	12e	2	1(50)	1(50)	0	0
6	8	5(42)	3(37)	0	0	12f	4	1(25)	3(75)	0	0
7	7	7(100)	0	0	0	12g	5	2(40)	3(60)	0	0
8	12	5(42)	7(58)	0	0	12h	2	2(100)	0	0	0
9	3	2(67)	1(33)	0	0	12i	9	3(33)	5(56)	1(11)	0
10	2	1(50)	1(50)	0	0	12j	2	1(50)	1(50)	0	0
11a	38	9(24)	17(45)	10(26)	2(5)	12k	1	1(100)	0	0	0
11b	4	4(100)	0	0	0	12l	1	1(100)	0	0	0
11c	3	1(33)	1(33)	1(33)	0	12m	1	1(100)	0	0	0
11d	12	6(50)	6(50)	0	0	12n	1	1(100)	0	0	0
11e	2	2(100)	0	0	0	13a	2	2(100)	0	0	0
11f	2	1(50)	1(50)	0	0	13b	2	1(50)	1(50)	0	0
11g	6	4(67)	2(33)	0	0	13c	1	1(100)	0	0	0
11h	4	1(25)	1(25)	1(25)	1(25)	13d	2	2(100)	0	0	0
11i	1	1(25)	0	0	0	13e	1	1(100)	0	0	0
11j	10	2(20)	4(40)	4(40)	0	14	5	1(20)	4(80)	0	0
1k	4	2(50)	2(50)	0	0	15a	2	1(50)	1(50)	0	0
11l	6	2(33)	4(67)	0	0	15b	2	2(100)	0	0	0
11m	4	2(50)	1(25)	1(25)	0	16	30	10(33)	15(50)	5(17)	0
11n	4	4(100)	0	0	0	17	33	15(45)	16(48)	2(7)	0
11o	5	2(40)	1(20)	2(40)	0	18	15	5(33)	8(53)	2(13)	0
Total						50	409	172	197	37	3
%								42	48	9	0.7

Las ramificaciones de tercer orden (Fig. 2C) correspondieron al 9% del total de los clones, pero un clon en particular tiene más del 40% de ramas (cuadro 1). El cuarto orden son las menos abundantes (Fig. 2C), con sólo el 0.73% del total de la población. En solo dos de los 50 clones estudiados se reportó este tipo de ramificación (Cuadro 1).

También se observaron algunas ramas floríferas rectas de segundo orden que en el ápice tenían dos, tres o cuatro brotes pequeños. Las ramas presentan pruinosidad solamente en el ápice, es decir en el tejido que acaban de formar. En su mayoría, son erectas (54%) con una altura promedio de 69.36 ± 0.41 cm y 4.96 ± 0.35 cm de diámetro. El cuadro 2 sintetiza los valores de la media para el largo y diámetro de las ramas de primer y segundo orden por clon. Muchas ramas que superan la altura promedio comienzan a inclinarse formando un ángulo aproximado de 45 grados, posición que se describió como decumbente (Fig. 3B) y la longitud máxima en este tipo de rama fue de 328 cm. Las decumbentes corresponden al 21% de la población estudiada y tienen en promedio 99.98 cm de largo y 4.50 cm de diámetro (Cuadro 3).

Comúnmente se observan tallos que se recargan en otras plantas. Esto da oportunidad a que los tallos sigan creciendo sin que toque el suelo y su peso provocará que se rompan, por ello primero se curvan, encontrándose así ramas muy largas y curvas de hasta 337 cm. A esta forma se le denominó lianoide o curva (Fig. 3D). Las lianoides representan el 22% del total de la población y tienen una media de 161.9 cm de largo y 5.33 cm de diámetro.

Cuadro 2. Valores de la media del largo y del diámetro por clon y para las ramas de primer y segundo orden.

Clon	Largo (cm)			Diámetro (cm)			Clon	Largo (cm)			Diámetro (cm)		
	Total	1°	2°	Total	1°	2°		Total	1°	2°	Total	1°	2°
1	98.4	191.5	—	18.4	15.0	—	12a	101.7	140.1	53.6	4.0	4.2	4.0
2	75.2	86.0	69.9	5.3	6.2	4.9	12b	103.3	149.0	129.3	6.7	4.1	3.4
3	148.8	158.4	180.0	4.3	4.3	4.5	12c	66.7	125.0	37.5	4.3	4.5	4.2
4	204.5	119.0	233.0	5.4	4.5	5.6	12d	120.5	175.0	66.0	4.2	4.5	4.0
5	66.4	885.0	57.6	2.9	2.9	2.9	12e	105	127.0	105.0	3.5	4.0	3.5
6	86.1	101.0	41.5	4.9	5.1	4.4	12f	102.2	119.0	96.7	4.1	4.5	4.0
7	63.1	63.1	—	4.8	4.8	—	12g	136.8	147.5	129.7	4.1	4.5	3.8
8	49.7	60.3	37.0	4.4	4.5	4.2	12h	117.5	117.5	—	3.7	3.7	—
9	33.3	40.0	20.0	4.1	4.8	5.7	12i	73.0	28.0	130.0	3.9	4.0	4.0
10	86.0	139.0	33.0	5.7	6.8	4.7	12j	99.0	50.0	148.0	3.5	3.5	3.5
11a	96.4	178.0	67.0	4.4	5.2	4.3	12k	103.0	103.0	—	4.0	3.5	—
11b	83.2	83.2	—	4.4	4.4	—	12l	65.0	65.0	—	3.5	3.5	—
11c	34.3	42.0	—	4.0	4.2	—	12m	54.0	34.0	74.0	4.0	4.0	4.0
11d	92.2	130.6	53.7	4.29	4.7	3.8	12n	107.0	107.0	—	3.5	3.5	—
11e	108.5	108.5	—	4.2	4.2	—	13a	136.7	103.5	203.0	4.3	4.5	4.0
11f	50.5	50.5	—	4.2	4.2	—	13b	84.5	47.0	122.0	4.0	4.5	4.0
11g	103.8	116.7	78.0	5.0	5.0	5.0	13c	66.0	66.0	—	4.0	4.0	—
11h	87.6	70	151.0	4.5	4.5	5.0	13d	74.5	74.5	—	4.0	4.0	—
11i	52.0	52.0	—	4.5	4.5	—	13e	31.0	31.0	—	4.0	4.0	—
11j	85.9	79.0	120.2	4.5	5.2	4.7	14	123.2	34.0	145.5	4.4	5.0	4.2
11k	69.5	110.0	29.0	4.2	4.7	3.7	15a	163.0	154.0	172.0	4.0	4.0	4.0
11l	53.8	51.5	55.0	3.9	4.5	3.6	15b	133.0	133.0	—	4.2	4.2	—
11m	29.5	26.5	42.0	3.7	4.0	4.0	16	82.5	76.4	81.5	4.4	4.5	4.2
11n	95.3	11.7	—	4.3	4.5	—	17	122.2	168.0	80.0	5.2	5.2	5.0
11o	62.8	71.5	104.0	4.0	4.0	5.0	18	97.0	44.4	130.3	8.4	4.8	5.6

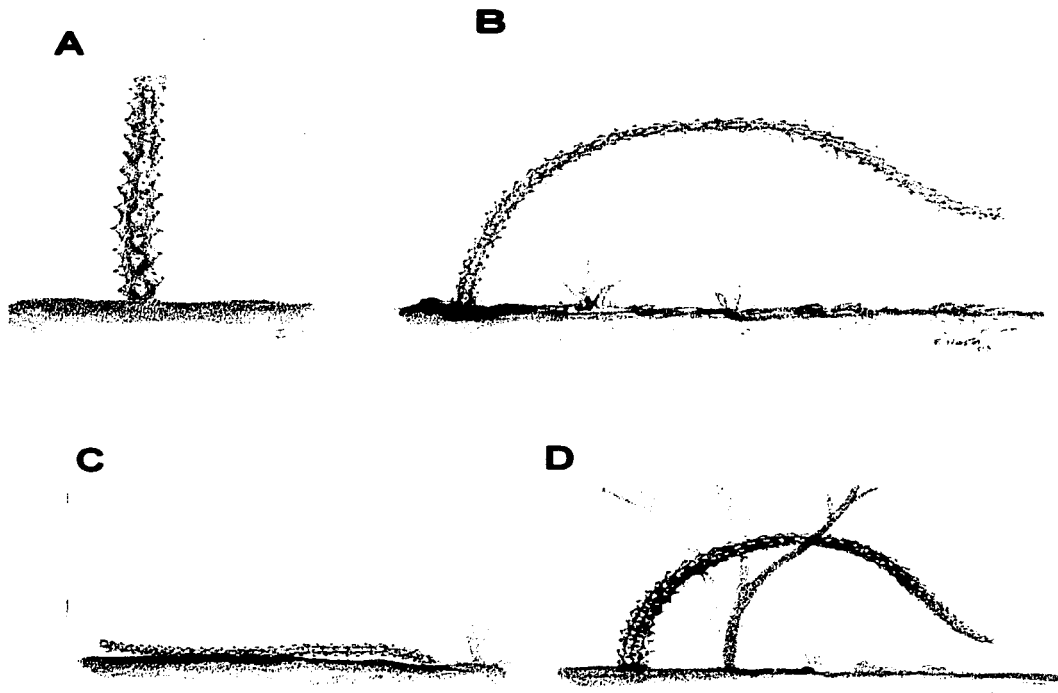


Figura 3. Diagrama de los tipos de ramas encontrados en *Stenocereus beneckeii*.
A. Erectas. B. Decumbentes. C. Horizontales. D. Lianoides o curvas.

Cuadro 3. Tipo, porcentaje, largo y diámetro (media y error estándar) de las ramas. Letras diferentes en columnas indican diferencias significativas (Tukey $p < 0.05$).

Tipo de rama	Porcentaje	Largo (cm)	Diámetro (cm)
Erecta	54	69.36±0.41 ^a	4.96±0.35 ^a
Decumbente	21	99.98±0.11 ^b	4.50±0.10 ^a
Horizontal	1.5	111.17±0.58 ^{bc}	4.83±0.42 ^a
Lianoide o curva	22	161.90±0.15 ^c	5.33±0.41 ^a

Las ramas horizontales o postradas en el suelo representan el 1.49% del total de las presentes en la población, con una media de 111.17 cm de largo y 4.83 cm de diámetro. Estas ramas generalmente producen raíces adventicias y en el ápice se forma una nueva rama, ésta crecerá de forma vertical y con el tiempo la porción horizontal se degradará, sin dejar rastro (Fig. 3C, 4). Las nuevas ramas o rebrotes tuvieron en promedio 14.16 cm de largo y 2.86 cm de diámetro. También fue común encontrarse algunas inclinadas con forma recta. Estas ramas probablemente después caerán al piso y si son cortadas por alguna razón se ramificarán y se formarán rebrotes (Fig. 4). El análisis de varianza (MGL) detectó diferencias significativas para el largo de las ramas entre los cuatro tipos reconocidos ($F = 50.44$, g.l. = 3, $p < 0.0001$), pero no para su diámetro ($F = 0.55$, g.l. = 3, $p > 0.64$) (Cuadro 3).



Figura 4. Formación de rebrotes de *Stenocereus beneckei*.

Floración

La floración comprende las etapas de producción de botones incipientes, en desarrollo y flores en antesis. Los botones incipientes, tuvieron su máximo número a partir de la primera semana de noviembre y, en general, disminuyeron en número drásticamente desde la última semana de noviembre y principios de diciembre (Fig. 5A).

Los clones que produjeron mayor número de botones florales: 32, 28 y 17 con 144, 66 y 80 respectivamente (Cuadro 4). El número de ramas con botones varía de una hasta 26 por clon y se observaron de uno a más de seis por rama (Cuadro 4). De las 165 ramas con botones durante el año 2001 en la población estudiada, el 32% presentó uno o dos y solamente el 19% tuvo más de seis por rama. En los clones (10, 13, 15) con dos ramas sólo una de ellas produjo botones; mientras que los clones más grandes (2, 11, 16, 17) con más de diez ramas produjeron pocas (Cuadro 1 y 4). Los clones muestreados dejaron de producir primordios florales entre la primera y segunda semana de diciembre. (Fig. 5B). Los botones posiblemente comenzaron a producirse dos semanas antes del muestreo y en la segunda semana de diciembre se produjeron los últimos botones considerados como tardíos (Fig. 5B), ésto se deduce con base en el tamaño de los mismos. Por lo que, el tiempo de producción dura nueve semanas es decir 57 días (Fig. 5).

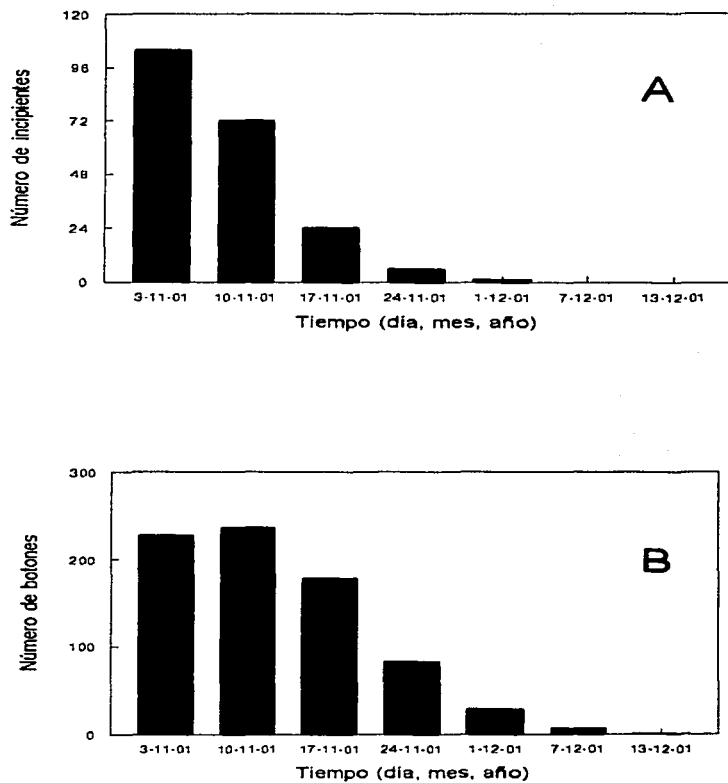


Figura 5. Producción de botones florales. A. Botones incipientes. B. Botones.

Cuadro 4. Número de botones por clon y rama. Acrónimos: Tobot = número total de botones por clon; Torabor = número ramas con botones por clon.

Clon	Tobot	Torabor	Botones por rama				Clon	Tobot	Torabor	Botones por rama			
			1-2	3-4	5-6	>6				1-2	3-4	5-6	>6
2	54	6	0	1(17)	3(50)	2(33)	20	1	1	1(100)	0	0	0
3	5	1	0	0	1(100)	0	21	10	4	2(50)	2(50)	0	0
4	22	4	0	2(50)	0	2(50)	22	5	2	1(50)	1(50)	0	0
5	5	1	0	0	1(100)	0	23	4	1	0	1(100)	0	0
6	6	2	1(50)	1(50)	0	0	24	6	2	1(50)	1(50)	0	0
10	1	1	1(100)	0	0	0	25	21	6	1(17)	3(50)	2(33)	0
11a	37	14	4(29)	3(21)	4(29)	3(21)	26	18	6	2(33)	2(33)	1(17)	1(17)
12a	28	10	4(40)	1(10)	3(30)	2(20)	27	25	3	0	1(33)	0	2(67)
13a	1	1	1(100)	0	0	0	28	66	9	0	1(11)	4(44)	4(45)
14a	8	2	0	1(50)	1(50)	0	29	2	1	2(100)	0	0	0
15a	0	1	0	1(100)	0	0	30	48	8	1(13)	2(25)	4(50)	1(12)
16	28	7	2(29)	1(14)	1(14)	3(43)	31	37	15	8(54)	2(13)	3(20)	2(13)
17	80	16	10(63)	5(31)	0	1(6)	32	144	26	6(23)	7(27)	9(35)	4(15)
18	19	5	2(40)	1(20)	1(20)	1(20)	33	16	4	2(50)	1(25)	0	1(25)
19	27	6	1(17)	1(17)	2(33)	2(33)							
Total									165	53	42	40	31
%										32	25	24	19

Los botones florales tuvieron de 0.5 a 6.7 cm de largo y de 0.3 a 4 cm de diámetro hasta el 17 de noviembre. Sin embargo, existe una tendencia a producir botones mayores a 2 cm de longitud a partir del 24 de noviembre. Para el primero de diciembre sólo el clon 17 los desarrolló menores a 1.5 cm y en la fecha del 7 de diciembre 4 clones (16, 17, 18 y 31) presentaron botones de mayor longitud (>3.7 cm). En el resto de los clones únicamente se observaron pocas flores y frutos en los primeros estadios de desarrollo.

Las flores también presentaron amplia variación con una media que fluctó de 5.2 a 6.2 cm de largo y de 1 a 4 cm de diámetro. Las más pequeñas tuvieron una media de 4.2 cm y las más grandes de 7.2 cm de largo en el clon 35. En la figura 6A, se aprecia que la floración máxima se presentó alrededor del 10 de noviembre, para disminuir progresivamente hasta el 13 de diciembre.

Se consideraron como flores en antesis aquellas que presentaban un ligero desdoble de los tépalos y abrían la noche del muestreo o a aquellas que presentaban los tépalos desdoblados o arrugados y habían abierto la noche anterior (Fig. 7), esto debido a que las flores son negativamente fototrópicas y abren en total oscuridad. La antesis de las flores de *Stenocereus beneckei* duró pocas horas en la noche. Una evidencia de esto es la presencia de abundantes botones y frutos y la nula observación de flores abiertas en los censos semanales (Fig. 6A). En varios muestreos se llegó al sitio a las 7 de la mañana y no se apreciaron flores abiertas.

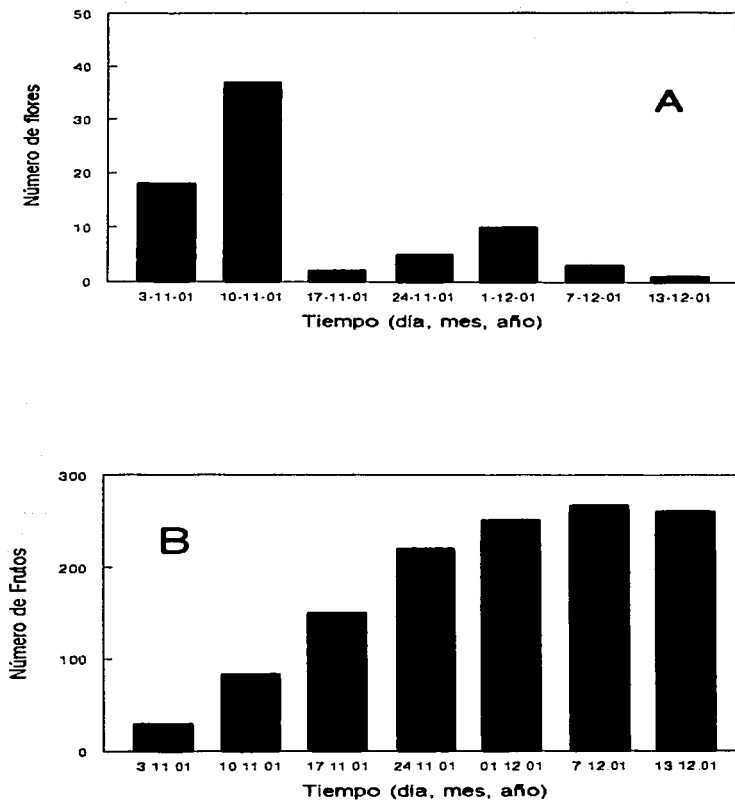


Figura 6. Producción de flores y frutos. A. Antesis B. Frutos inmaduros.



Figura 7. Botones y flores en antesis de *Stenocereus beneckeii*.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Fructificación

A partir de la primera visita el 2 de noviembre se observó la presencia de frutos en desarrollo. El número de éstos comenzó a aumentar el 10 de noviembre (Fig. 6B). A partir del 12 de enero se detectó el pico de fructificación (Fig. 8) y este número máximo permaneció constante por cerca de dos meses, tiempo en que maduraron y comenzaron a ser consumidos por animales que se encargarán de dispersar sus semillas. A partir del 27 de marzo se observaron mordidos o picados antes de que estos adquirieron los tonos rojos que indican su maduración. La fructificación tuvo una duración de cerca de 5 meses (Fig. 8). En la última semana de abril (27 de abril del 2002), solo quedaban aquellos frutos embolsados. El último sin embolsar se cosechó el 13 de abril del 2002.

El clon 32 produjo mayor número de frutos (82), seguido por el 17 con 63. Los menos productivos fueron: el 3, 22, 23 y 24 (Cuadro 5). Si se compara el número de flores contra el número de frutos por clon, se observa una amplia variación (Cuadro 5). En algunos clones, el 100% de los botones llegaron a fruto maduro como el 5 y el 23, pero un comportamiento inverso ocurrió en ocho clones (Cuadro 5). Desafortunadamente, a tres de los clones no se les pudo evaluar cuantos frutos llegaron a la madurez, debido a que fueron depredados tempranamente. El 46% tuvo un porcentaje de maduración de fruto superior al 57% y el 38% tiene más del 70% que no maduran.

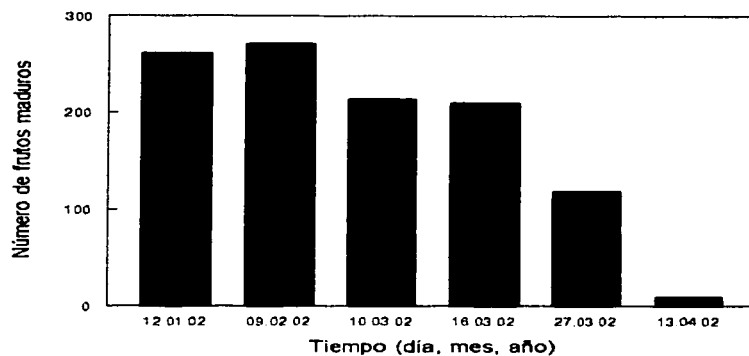


Figura 8. Cronología de la fructificación para los clones de *Stenocereus beneckei*.

Cuadro 5. Valores absolutos y porcentaje del número de botones y frutos que maduraron en 29 clones.

Clon	Ramas con frutos	Número botones	Número frutos	Frutos maduros (%)	Aborto (%)
2	8	54	26	48	52
3	1	5	2	40	60
4	4	22	10	45	55
5	1	5	5	100	0
6	2	6	6	100	0
10	0	1	0	0	100
11a	12	37	28	75	25
12a	8	28	25	89	11
13a	0	1	0	0	100
14a	0	8	0	0	100
15a	0	1	0	0	100
16	5	28	26	93	7
17	9	80	63	79	21
18	4	19	13	68	32
19	6	27	0	0	100
20	0	1	0	0	100
21	5	10	13	100	0
22	1	5	3	60	40
23	1	4	4	100	0
24	1	6	1	16	84
25	6	21	20	0	100
26	6	18	-	-	-
27	3	25	-	-	-
28	9	66	-	-	-
29	0	2	0	0	100
30	4	48	7	15	85
31	10	37	26	70	30
32	30	144	82	57	43
33	3	16	6	37	62

Los frutos que se cubrieron con bolsas de papel el 2 de marzo se cosecharon el 18 de mayo del 2002. En esta fecha, se recolectaron un total 112 frutos. Los maduros son de forma elíptica, con tubérculos muy prominentes, de color rojo, aréolas de los tubérculos con una escama pequeña y 8 a 9 espinas rígidas, blanco-rojizas a negruzcas, hasta de 2 mm de largo. Las espinas se pierden cuando el fruto madura. En promedio miden 2.22 ± 0.29 cm de largo y 1.84 ± 0.35 cm de diámetro con cerca de 70 ± 20 semillas. Los valores de la media y el error estándar del tamaño del fruto por clon se sintetiza en el cuadro 6. Los sólidos solubles totales, leídos en campo con el refractómetro, para los frutos maduros de seis clones tuvieron en promedio 11.04° Brix. El clon 2 presentó el menor valor (9.17°) y el clon 11a el mayor valor de grados Brix (12°), variando únicamente 3° .

El clon que presentó los frutos más largos fue el 6, sin embargo, el diámetro de los frutos de éste fue similar a la mayoría de los clones. En cuanto al diámetro, los frutos de mayor tamaño se encontraron en los clones 2 y 24 (Cuadro 6) y el que presentó los más pequeños (largo y diámetro), fue el 30 (Fig. 9). Los clones que tuvieron menor número de semillas por fruto fueron: 17, 22 y 24 (Fig. 10).

La correlación entre el largo y diámetro del fruto tuvo una $r = 0.36$ ($p < 0.0001$) y $r^2 = 0.209$ ($p < 0.01$) y se considera baja, indicando que los frutos entre más largos no tienden a ser más anchos. Los análisis de varianza detectaron diferencias significativas para el largo ($F = 37.03$, g.l. = 12, $p < 0.0001$) y el diámetro ($F = 27.81$, g.l. = 12, $p < 0.0001$) de los frutos, pero el análisis de

comparación de medias mostró que sólo hay diferencias entre algunos clones, ya que la variación fue amplia dentro de cada uno de ellos (Fig. 9).

Cuadro 6. Valores de la media y el error estándar para el tamaño de los frutos y las semillas de 13 clones.

Clon	Frutos			Semillas	
	Largo (cm)	Diámetro (cm)	Número	Largo (mm)	Diámetro (mm)
2	2.29±0.029	2.03±0.023	94	3.97±0.022	2.81±0.018
3	2.00±0.020	1.81±0.030	82	3.61±0.053	2.71±0.047
5	2.00±0.016	1.47±0.025	56	3.62±0.050	2.59±0.051
6	2.60±0.018	1.92±0.008	58	3.58±0.141	2.56±0.090
11a	1.87±0.034	1.73±0.031	49	4.15±0.080	3.04±0.061
12a	2.40±0.031	1.83±0.024	64	3.94±0.053	2.90±0.049
16	2.08±0.029	1.66±0.019	56	3.74±0.036	2.69±0.028
17	2.23±0.049	1.90±0.038	43	4.05±0.050	3.02±0.050
21	2.10±0.033	1.85±0.016	72	3.86±0.061	2.92±0.093
22	1.73±0.033	1.66±0.045	46	3.68±0.094	2.53±0.072
24	2.00±0.001	2.20±0.001	40	4.08±0.022	2.72±0.058
28	2.51±0.036	1.92±0.025	71	4.07±0.035	3.04±0.023
30	1.62±0.037	1.50±0.009	85	3.24±0.041	2.42±0.034

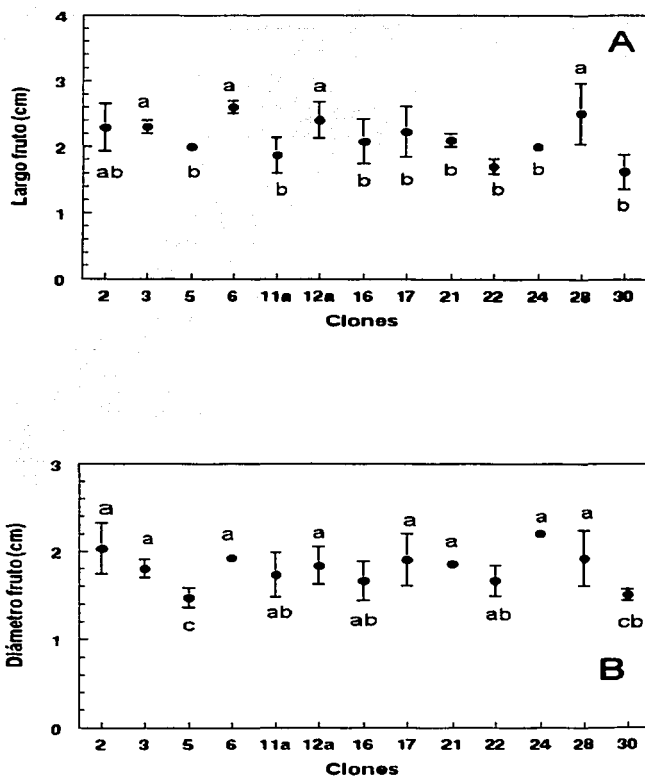


Figura 9. Comparación de medias para los atributos del fruto. A. Largo, B. Diámetro. Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas (Tukey $p < 0.05$)

En la figura 9 se observa que el largo de los frutos de los clones 3, 6, 12a, y 28, es similar entre sí, pero diferente a los demás; los clones con mayores desviaciones fueron el 2, 11a, 16 y 17 (Fig. 9A). En cuanto al diámetro del fruto, el clon 5 fue diferente a todos los demás (Fig. 9B). Los que presentaron mayores desviaciones fueron el 2, 16, 17 y 28.

Los clones con menor cantidad de semillas fueron el 17, 22 y 24. El que tuvo la mayor cantidad de semillas fue el 2. Todos los demás presentaron un número de semillas intermedio a estos clones (Fig. 10). El análisis de varianza para el número de semillas por fruto ($F = 61.07$, g.l. = 12, $p < 0.0001$) mostró que existen diferencias para el número de semillas por fruto entre algunos clones (Fig. 10).

Los atributos de las semillas concuerdan con la literatura, son de forma lenticular u ovoide, negras, brillantes, con células de la testa de forma isodiamétrica, sus paredes periclinales planas, con intersticios entre las paredes anticlinales, esto le confiere un aspecto ligeramente punteado (Arreola-Nava, 2000). Las semillas tuvieron en promedio 3.33 ± 0.86 mm de largo y 2.44 ± 0.63 mm de diámetro. El cuadro 6 presenta los valores de la media y el error estándar por clon. Los análisis de varianza para largo ($F = 17.79$, g.l. = 12, $p < 0.0001$) y diámetro ($F = 19.59$, g.l. = 12, $p < 0.0001$) de la semilla y el de comparación de medias (Tukey $p < 0.05$) mostraron que existen diferencias entre algunos clones (Fig. 11).

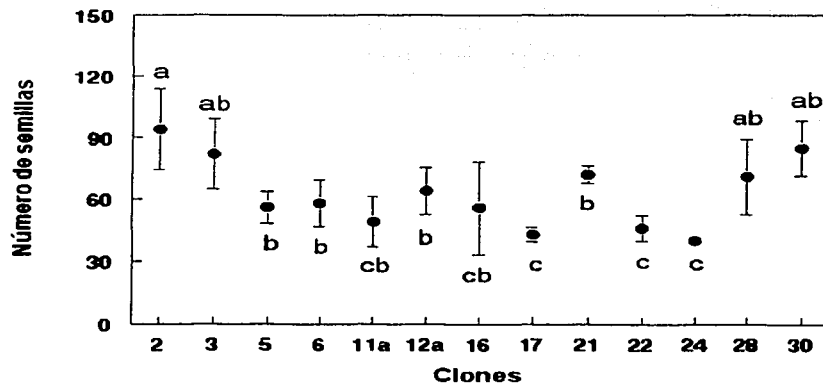


Figura 10. Número de semillas para los clones estudiados. Letras diferentes indican diferencias significativas (Tukey $p < 0.05$).

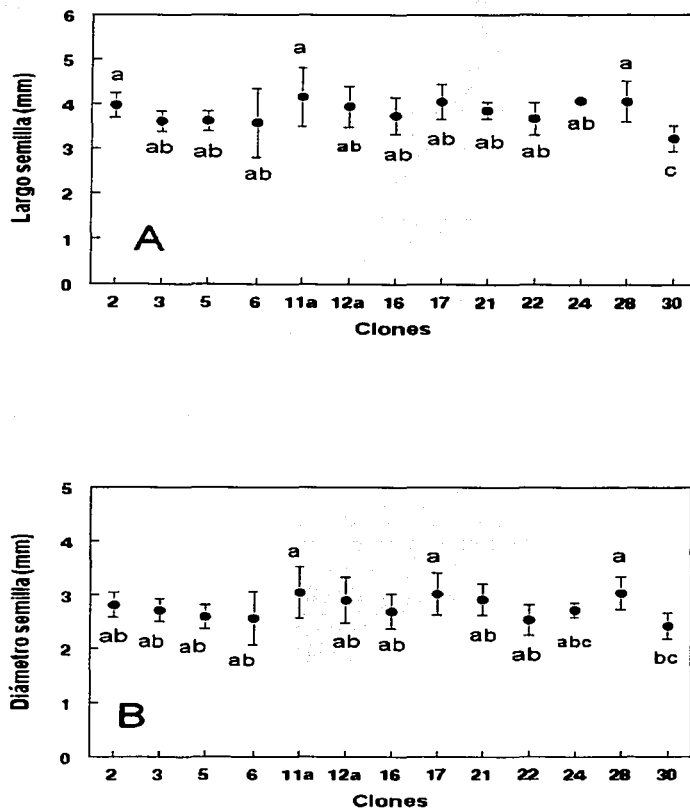


Figura 11. Largo y diámetro de la semilla de *Stenocereus beneckei* por clon. Letras diferentes indican diferencias significativas (Tukey $p < 0.05$).

Las semillas más pequeñas fueron las del clon 30 y las más grandes se presentaron en los clones 11a, 17, 24 y 28 (Cuadro 6). El clon 6 presentó mayor variación en cuanto al largo de sus semillas (Fig. 11A). Se detectaron las más anchas para los clones 11a, 17 y 28 (Fig. 11B). Existe correlación positiva entre el largo y ancho de la semilla ($r = 0.73$, $p < 0.0001$). La regresión para estas dos variables ($R^2 = 0.53$) indicó que el tamaño de la mismas es predecible, donde a mayor largo hay mayor diámetro (Fig. 12).

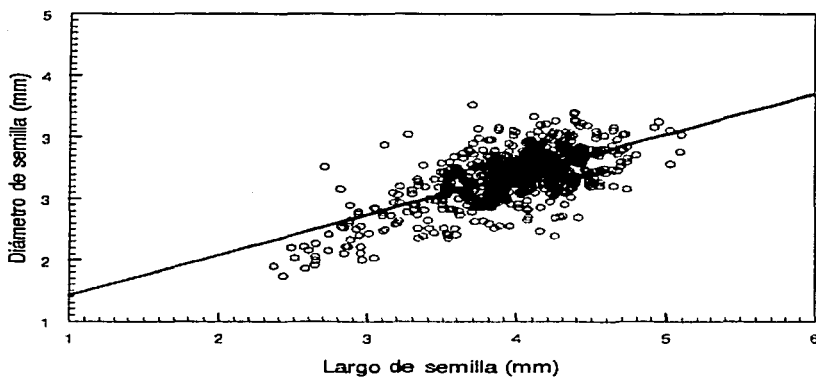


Figura 12. Regresión para el tamaño de las semillas de *Stenocereus beneckeii*.

Distribución

Con base en la información contenida en los ejemplares de herbario, se encontró que *Stenocereus beneckeii* se distribuye en cuatro estados de la República Mexicana (Fig. 13). Es en el estado de Guerrero donde un mayor número de recolectas se han registrado. El tipo de vegetación donde se encuentra la especie estudiada es la selva baja caducifolia o bosque tropical caducifolio.

El clima es predominantemente cálido seco con una temperatura promedio de 22° y la temperatura promedio del mes más frío superior a los 18°; o bien muy cálido, con una temperatura anual de 26° y el mes más frío también sobre los 18°. La isothermal varía entre los 5 y 7°. El régimen de lluvias es en verano con un porcentaje de lluvias invernal mayor a 5° (García, 1964).

Ejemplares examinados:

- Estado de México:** Mpio. Ixtapán de la Sal, Barranca del Calderón, cerca de Ixtapán de la Sal, *H. Bravo s/n* (MEXU).
- Guerrero:** Mpio. Chilpancingo, entre río Mezcala y Chilpancingo, *L. Scheinvar y H. Bravo 735* (MEXU); Río Mezcala, *L. Scheinvar et al. 5352* (MEXU). Mpio. Taxco, carr. Iguala-Taxco a 10 km de Iguala y 400 m de Taxco El Viejo, *T. Terrazas y C. Catalán 466, 468* (CHAPA). Mpio. Iguala, Cerro de Acuitlapan, cerca de Taxco, *F. Castañon s/n.* (MEXU). Mpio. Temaxcalapa, km 106 turnoff to Temaxcalapa on Highway 95 (Iguala to Taxco), *A.C. Gibson y B. Prigge 3716* (RSA).

-Morelos:

Mpio. Taxico, cerca de Grutas de Cacahuamilpa, *H. Bravo s/n* (MEXU). Mpio. Tlaquitenango, 4.5 km al SE de Ajuchitlán, *R. Cerros et al. 751* (HUMO); 4 km O. de Huaxtla, orillas del río Amac, *J. C. Juárez et al. 163* (HUMO); 5 km al SO de Ajuchitlán, *A. Valdez Taboada et al. 209* (HUMO); 4.5 km al N de Huautla, *A. Ramírez Guadarrama et al. 256* (HUMO). Mpio. Tepalcingo, 2.5 km al SO de El Limón de Cuahuchichina, *A. Ramírez Guadarrama et al. 116* (HUMO).

-Puebla: Mpio. Acatlán de Osorio, 1 km al oeste de Petlalcingo, *U. Guzmán S. et al. 881* (MEXU)

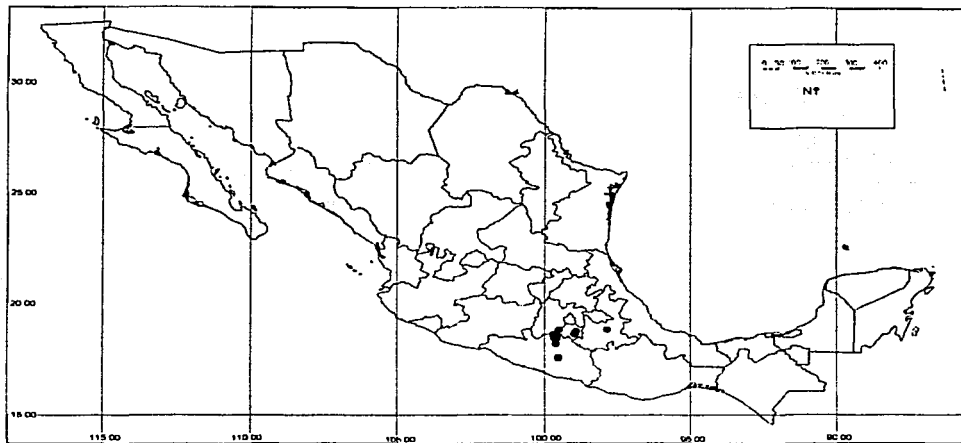


Figura 13. Mapa de distribución de *Stenocereus beneckei*.

Discusión

Patrón de ramificación

Conocer el hábito y patrón arquitectónico de las plantas no sólo sirve para comprender su morfología, sino también para establecer las estrategias biomecánicas que han desarrollado para crecer en su entorno, también esta información explicará la filogenia de las especies (Loup, 1983; Molina-Freaner *et al.*, 1998). La familia Cactácea ha desarrollado la estrategia de producir tallos capaces de alcanzar alturas sustanciales, sin el beneficio de tener grandes cantidades de madera, pero lo suficientemente fuertes para sostener importantes volúmenes de agua en sus tallos suculentos (Hallé *et al.*, 1978).

Stenocereus beneckei presenta una forma de crecimiento arbustiva, tiene principalmente un crecimiento basitónico, porque no desarrolla un tallo definido, todas sus ramas se unen en la base, similar a lo descrito para otras especies de *Stenocereus* y otros géneros como *Lophocereus* y *Cephalocereus* (Bravo-Hollis, 1978). Con base en esta arquitectura, se puede señalar que la morfología de *S. beneckei* se ajusta al modelo de Tomlinson debido a que se observaron tallos múltiples con ramificación basal (Tomlinson, 1983). Esta conclusión difiere de lo propuesto por Loup (1983) quien sugiere que las Cactaceae se ajustan al modelo de Corner. No obstante, ambos modelos arquitectónicos pueden presentarse en las diferentes especies del género *Stenocereus*. Las especies que presentan

árboles con tronco definido se ajustan al modelo de Corner, como *S. chacalapensis*; pero las especies arbustivas como *S. beneckeii* se ajusta al modelo de Tomlinson ya que tiene escasas ramificaciones acrotónicas y éstas se presentan como reiteraciones causadas por daños.

Si el meristemo apical por alguna razón es dañado, entonces *Stenocereus beneckeii* puede presentar crecimiento acrotónico con ramas de segundo y tercer orden, y en raras ocasiones hasta de cuarto orden. Esta especie es de porte bajo, la mayoría de los individuos miden alrededor de 150 cm de alto; sin embargo, se llegan a encontrar individuos de 420 cm (Clon 17) con diámetros de 7 cm (Clon 18) y únicamente el 12% de los individuos es mayor a 150 cm reclinándose siempre en ramas de otros arbustos como *Ceiba aesculifolia* y *Bursera* spp.

Buxbaum (1950) señala que el tallo primario tiene crecimiento longitudinal indeterminado y describe que en el caso de las Cactáceas de crecimiento rápido y columnar, el punto de crecimiento permanece activo hasta la muerte. Sin embargo, en *Stenocereus beneckeii* no se observó crecimiento longitudinal indeterminado, porque generalmente los tallos crecen menos de 260 cm, comienzan a reclinarse formando un ángulo hasta caer al suelo y, si no tienen ningún respaldo muere el tallo principal, existiendo la posibilidad de que deje uno o más hijuelos por propagación vegetativa.

Las ramas que presentan esta morfología no exceden del 21% del total en la población. El peso del tallo y lo delgado no puede soportar más de 260 cm de longitud, por ello se inclinan hasta tocar el suelo, activar las areólas y

desarrollar nuevas ramas con raíces adventicias. Una vez que enraíza la nueva rama, ésta se independiza del tallo principal el cual se encuentra en diferentes estados de decaimiento. León de la Luz y Domínguez-Cadena (1991) señalan que *Stenocereus gummosus* tiene un crecimiento decumbente lo que facilita que eventualmente se generen otros individuos y parece propagarse exclusivamente de manera vegetativa. Este comportamiento es similar a lo observado en la población estudiada de *S. beneckeii*. Durante el trabajo de campo (un año de observaciones) se buscaron plántulas de *S. beneckeii* que fueran el producto de semillas de esta planta detectándose sólo una plántula en todo el año.

Buxbaum (1950) y Loup (1983) mencionan que los Cactoideae más primitivos son probablemente aquellos que están ramificados, como otros árboles y arbustos de dicotiledóneas; por lo que se sugiere a *Stenocereus beneckeii* como una especie transitoria en la evolución de toda la familia Cactaceae, en este aspecto Butterworth et al. (2002) consideraron a los de hábito globoso como los más avanzados.

De acuerdo a la interpretación de Cornejo y Simpson (1997), con respecto a la influencia que tiene el clima en la forma de ramificación o la cantidad, la hipótesis sugiere que las plantas que crecen en climas más secos tienden a tener un crecimiento basitónico lo cual concuerda con *Stenocereus beneckeii*; sin embargo, esta hipótesis también establece que en climas cálidos las plantas tienden a desarrollar ramificaciones más delgadas y largas aunque no tan largas como en los climas húmedos, *S. beneckeii* crece en un clima cálido por lo que sus ramas tienden a no ser muy gruesas y el grosor de las

mismas es constante. Las especies con tallos ascendentes son más primitivas y si se compara a *Stenocereus alamosensis*, *S. gummosus*, *S. kerberi*, *S. standleyi* y *S. treleasei* no son tan erectos como los tallos de *S. beneckeii* (Cornejo y Simpson, 1997).

Stenocereus thurberi presenta de tres a ocho m de altura y de 15 a 20 cm de diámetro, sus ramas se originan de su base y según el lugar donde crece puede ser acrotónico o basitónico. Comparándolo con *S. beneckeii*, *S. thurberi* también tiene todas sus ramas rectas, si acaso sus ramas cuando son pequeñas están un poco inclinadas pero cuando crecen se enderezan (Gibson, 1990). Es importante mencionar que ambas especies no desarrollan raíces adventicias hasta que la rama se inclina y toca el suelo. *Stenocereus gummosus* tiene una morfología muy parecida a la de *S. beneckeii*, sin embargo, como se mencionó anteriormente *S. gummosus* si forma raíces adventicias antes de que sus ramas toquen el suelo y se desconoce si se ramifica en la parte basal como en el caso de *S. beneckeii*. Otras especies arbustivas del género *Stenocereus* como *S. alamosensis* y *S. standleyi* también desarrollan raíces adventicias sin tocar el suelo. Es recomendable estudiar la arquitectura de estos arbustos para confirmar las similitudes o diferencias con *S. beneckeii*.

Loup (1983) menciona que algunos individuos del género *Dendrocereus*, cuando presentan propágulos llegan a ser árboles acrotónicos, es decir con un tallo largo y con una copa altamente ramificada, pero cuando las plantas se originan vegetativamente de ramas laterales pronto se convierten en

ramificadas y arbustivas. Sería interesante ver si en *Stenocereus beneckeii* ocurre lo mismo y para ello, se tendría que diseñar un experimento donde se evalúe la morfología desde plántula y cuáles son las condiciones del medio que influyen en la habilidad de modificar el patrón arquitectónico.

Floración

La fisonomía de una selva caducifolia cambia en función de las épocas seca y lluviosa. Cuando el dosel tiene pocas o nada de hojas, deja pasar la luz y entonces las plantas del estrato herbáceo y arbustivo, responden a un rápido crecimiento, presentan flores de corta duración, las plantas bajo el dosel completan su ciclo de vida antes de que el dosel establezca su follaje (Moen, 1973). *Stenocereus beneckeii* crece en una selva baja caducifolia donde, la temporada de lluvia es de junio a septiembre. Comienza a producir sus flores los primeros días de diciembre, es decir cuando todos los árboles han perdido sus hojas y todavía hay humedad residual de la temporada de lluvia. En la zona de estudio, a fines de mayo y a principios de junio la mayoría de los árboles comienzan a tener rebrotes de hojas, cuando *Stenocereus beneckeii* ha completado ya su ciclo reproductivo. Ya que la mayoría de sus propágulos (semillas) son dispersados durante estos meses. Es decir, *Stenocereus beneckeii* tiene todo su ciclo reproductivo sexual cuando los árboles de la selva baja caducifolia no tienen hojas. Una posible explicación a este fenómeno es que la producción de flores y la maduración de frutos requieren de los rayos del sol para completar su desarrollo, y como *Stenocereus beneckeii* crece muchas veces junto o bajo otros árboles de

mayor talla, que le proporcionan sombra en los meses de mayores temperaturas, el desarrollo de sus estructuras reproductivas sería mas lento. Interesantemente, también las mayores temperaturas se alcanzan en los meses de mayo, junio y julio (García, 1964); meses en los cuales *S. beneckeii* ha concluido su mayor esfuerzo reproductivo.

La diferenciación de los botones florales para la mayoría de las cactáceas comienza finalizando el invierno y principios de la primavera; la antesis inicia en la primavera, seguida del desarrollo de frutos, que maduran en verano (Bravo-Hollis, 1978; del Castillo y González-Espinosa, 1988; Mandujano *et al.*, 1996; Pimienta-Barrios, 1990; Trujillo, 1982). Sin embargo, para el caso de *Stenocereus beneckeii*, la diferenciación floral como se describe en los resultados, comienza en octubre, antes del inicio del invierno. Las flores maduras de *Stenocereus beneckeii* se presentaron a partir del dos de noviembre hasta el primero de diciembre, similar a la formación de botones florales, ambos ocurren antes del invierno. En algunas especies de *Echinocactus*, *Ferocactus*, *Myrtillocactus*, *Pachycereus* y *Stenocereus queretaroensis*, la diferenciación floral y el desarrollo de los frutos comienza en el invierno y el desarrollo de los frutos es a fines de la primavera al igual que *S. beneckeii* (del Castillo 1988; Gibson y Nobel 1986; Pimienta-Barrios 1999; Trujillo 1982).

La floración de *Stenocereus beneckeii* tiene un lapso corto al compararla con la de otras especies de Cactáceas; por ejemplo, la de *S. stellatus* es de 75 días (Casas *et al.*, 1999a), en *Selenicereus megalanthus* dura de 45 a 60

días (Nerd y Mizrahi, 1997) y la de varias especies de *Opuntia* de 40 a 50 días (Pimienta Barrios, 1990). Las especies que tienen un periodo de floración más parecido en duración con *Stenocereus beneckeii* son *S. queretaroensis* de 40 días (Pimienta-Barrios y Nobel, 1998), *Cereus repantus* y las especies de *Hylocereus* de 30 a 35 días (Nerd y Mizrahi, 1997). Como se mostró en los resultados, el tiempo en que comenzaron a brotar los primeros botones florales en la población estudiada, fue la última quincena de octubre y los últimos se detectaron la segunda semana de diciembre; aproximadamente de 30 a 40 días. Lomeli-Mijes y Pimienta-Barrios (1993) reportan para *S. queretaroensis* que los primeros estadios de iniciación floral se presentan de enero a abril (cuatro meses), y la floración de febrero a junio, cerca de 5 meses.

En *Stenocereus beneckeii* los primeros estadios de iniciación floral se observaron de noviembre a diciembre (un mes), pero en escasos individuos posiblemente se iniciaron 15 días antes por el tamaño de los botones observados el dos de noviembre. La floración también dura un mes pero a diferencia de *Stenocereus queretaroensis* la fructificación es más amplia si se consideran frutos en desarrollo, a partir del dos de noviembre y los primeros frutos maduros se observaron a fines de abril (6 meses). Por lo anterior se sugiere que *S. beneckeii* es una especie con el evento reproductivo sincrónico. Difiere de otros *Stenocereus* porque no se observaron frutos maduros y flores al mismo tiempo. En *S. beneckeii* se pueden encontrar botones en desarrollo y flores al mismo tiempo, por lo que sería un crecimiento sincrónico en esta etapa de desarrollo, pero a partir del 13 de

diciembre sólo se observaron frutos en desarrollo y ninguna flor o botón floral.

Casas *et al.* (1999a,b) reportan para *Stenocereus stellatus* una antesis predominantemente nocturna y aunque no se hicieron observaciones nocturnas en la población de *S. beneckeii*, nunca se observaron las flores abiertas en las primeras horas de la mañana como en otras especies de *Stenocereus* (Bravo-Hollis, 1978; Gibson y Horak, 1978).

Fructificación

Las características morfológicas, así como el tiempo en que fueron producidos los frutos y semillas, dan información del tipo de dispersión y si están asociadas a alguna otra especie (Harper *et al.*, 1970), la efectividad de la dispersión sólo puede evaluarse con estudios detallados de la historia natural de la interacción entre organismos; estudios que contemplen el comportamiento, la morfología y la fisiología de los dispersores con la demografía de las plantas (Schupp, 1993).

Los primeros frutos en madurar se detectaron la primera semana de abril, por ello se considera la maduración de los frutos en *Stenocereus beneckeii* como larga, similar a lo señalado por Lomelí-Mijes y Pimienta-Barrios (1993) para *S. queretaroensis*. La maduración de los frutos en *Stenocereus beneckeii* dura aproximadamente cuatro meses (118 días), superior a lo reportado para otras especies de cactáceas, *Pilosocereus lanuginosus*, *Stenocereus griseus*

y *Cereus repandus*; en las que transcurren entre 40 a 50 días después de la polinización para alcanzar la madurez los frutos (Petit, 1995).

El fruto de las cactáceas es complejo, son muy variables en forma tamaño y color. El género *Stenocereus* los presenta con aréolas numerosas, provistas de abundante lana y espinas, las cuales son caducas (Bravo-Hollis, 1978). Los frutos de *S. beneckei* son elípticos, con tubérculos muy prominentes, al principio de color verde parduzco, más tarde rojo (Arreolla-Nava, 2000). Las observaciones realizadas en la población estudiada confirman con las características morfológicas de los frutos de esta especie, reportados por otros autores (Arreola-Nava, 2000; Bravo-Hollis, 1978). Tienen en promedio 2.22 ± 0.29 cm de largo y 1.84 ± 0.35 cm de diámetro y produjo 70 ± 20 semillas por fruto. Sin embargo, Anderson (2001) reporta que *S. beneckei* tiene frutos de 5 cm de largo y 3 cm de diámetro, valores muy diferentes a los encontrados en la población estudiada. Por su parte, Endañu y López (1997) registran para *S. beneckei* frutos de 3.4 cm de largo y 2 a 2.6 cm de ancho, valores similares al tamaño aquí encontrado. Sin embargo, esta pequeña variación puede relacionarse con las diferentes localidades en que se midieron, por lo que se propone evaluar el tamaño de los frutos de otras localidades.

Si se compara el tamaño de los frutos de *Stenocereus beneckei* con los de otras especies de *Stenocereus*, esta especie tiene los frutos de menor tamaño del género (Anderson, 2001; Arias *et al.*, 1997; Bravo-Hollis, 1972; Buxbaum, 1961; Endañu y López, 1997; Parker, 1987). El tamaño de los frutos de *Stenocereus fimbriatus* se consideran grandes, de 8 a 9 cm de

largo por 5 cm de diámetro y los frutos pequeños más cercanos a los de *S. beneckeii* reportados en la literatura son los de *S. kerberi*, que miden 2.5 cm de largo por 3 a 4.5 cm de diámetro.

Aunque no se hizo una búsqueda exhaustiva, se observó que *Stenocereus beneckeii* tiene una acumulación alta de sólidos solubles totales expresados en grados Brix en comparación con otras especies de cactáceas. Los grados Brix encontrados fueron superiores a lo reportado en *S. stellatus* (Luna, 1999) y *Opuntia ficus-indica* (Cano, 1987), pero inferiores a lo encontrado en *O. amyclaea* (Sáenz, 1994).

En los frutos que se dejaron descubiertos, se observaron orificios redondos como si hubieran sido dañados por el pico de un ave. Se sugiere que uno de los dispersores de las semillas son las aves. Hipótesis que podría retomarse en posteriores estudios.

La disponibilidad de sustancias de reserva, agua o luz para una flor o un fruto no es función únicamente del total acumulado por la rama o el individuo, sino también del número de estructuras reproductivas presentes en dicha rama o individuo. En este aspecto, toda estructura reproductiva para su formación requiere de cierto material externo y energía metabólica (Wilson, 1983)

En los 29 clones estudiados de *Stenocereus beneckeii* se obtuvo un amarre del 51% en frutos y por lo tanto semillas que posteriormente serían dispersadas. El 54% de los 20 clones tuvo más del 50% de pérdida de frutos en comparación con los botones producidos. De 725 flores, 366 llegaron a

formar frutos maduros (51% de éxito) y 12 clones (46%) tuvieron menos del 50% de aborto (Cuadro 5). Se compararon estos datos con los reportados por León de la Luz y Domínguez-Cadena (1991) para *Stenocereus gummosus*, especie que presenta un éxito mucho menor (29%), con un aborto de cerca del 70%, se podría concluir que muy probablemente *S. beneckeii* invierte mucho más energía para la propagación por semilla que *S. gummosus*.

Son muchos los factores ambientales que influyen en la producción de semillas por fruto. En todas las plantas, es sorprendente la enorme cantidad de recursos que se invierten para la reproducción. Esto siempre depende de innumerables factores en las diferentes especies. Puede estar influenciado extrínsecamente por la estacionalidad en la disponibilidad de recursos; por ejemplo, la estación húmeda y la seca, además de condiciones ambientales apropiadas para la reproducción, como la disponibilidad de agua para la floración y fructificación y temperaturas favorables para la actividad de los polinizadores (Stebbins, 1971; Vázquez-Yanes *et al.*, 1997) por el número de flores polinizadas y la depredación (Harper *et al.*, 1970; Wilson, 1983).

La abscisión de frutos depende de factores intrínsecos a la planta como son el número de estructuras reproductivas producidas por rama, la edad de la rama, el número y el tamaño de las semillas (Harper *et al.*, 1970; Stebbins, 1971). El número de semillas producidas por fruto en la familia Cactaceae es muy variable por ejemplo en *Pilosocereus chrysacanthus* se produce más de 1000 semillas por fruto (Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000) y en *Epithelantha* sp. y *Pereskia aculeata* se producen de una a cinco (Rojas-

Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000). Para *Selenicereus megalanthus*, se reportan de 100 a 500 semillas (Weiss *et al.*, 1995). En *Ferocactus histrix* de 300 a 2200 semillas (del Castillo, 1988). Mientras que en los frutos de *Epiphyllum anguliger* producen 1500 a 5500; lo anterior, en función de la edad de la planta, el número de flores por planta y el tamaño de la misma (citado por Rojas-Arechiga y Vázquez-Yanes, 2000). En el caso de *Echinocereus pulchellus* se producen de 40 a 100 semillas (Otero y Meyrán, 1997). En *Escontria chiotilla* 329-490; para *Myrtillocactus geometrizans* 100-150, en *Neobuxbaumia mezcalaensis* tienen 60-160, *Neobuxbaumia multiaerolata* 130-190 y en *Pachycereus grandis* 480-720 (Loza-Cornejo *et al.*, en prensa).

Stenocereus beneckei en la población estudiada, presentó de 70 ± 20 semillas por fruto. Si se compara el número de las mismas con las de otras especies del mismo género *Stenocereus*, se observa que existe tanto un mayor número como una mayor variación, por ejemplo *S. gummosus* produce de 52 a 1566 semillas (León de la Luz y Domínguez Cadena 1991), *S. queretaroensis* contiene de 435 a 1115 (Loza-Cornejo *et al.*, en prensa) y *S. thurberi* tiene en promedio 1969 (Parker, 1987). La variación del número de semillas por fruto posiblemente esté relacionada con el éxito de los polinizadores, entre otros factores. Valiente-Banuet *et al.* (1996) señalan que las flores de *Neobuxbaumia tetetzo* visitadas por polinizadores nocturnos produjeron en promedio 709 semillas y que aquellas flores que fueron visitadas por polinizadores diurnos no las produjeron y sólo un fruto

polinizado manualmente (polinización cruzada) produjo 1200. Por esta razón, sería importante realizar estudios de polinización en *S. beneckei*.

Semillas

Las semillas de las cactáceas presentan variación en la forma, tamaño, estructura y color de la testa (Bravo-Hollis, 1978). El valor adaptativo de las mismas está relacionado con el tamaño y el número de ellas y está asociado con la eficiencia de la reproducción (Stebbins, 1971). El tamaño de las semillas de *Stenocereus beneckei* fluctúa entre 3.58 a 4.15 mm de largo y de 2.42 a 3.04 mm de diámetro. Si se comparan estas medidas de la semilla con las otras especies de *Stenocereus*, se concluye que la especie estudiada tiene las semillas más grandes dentro del género (Anderson, 2001; Arreola-Nava y Terrazas, en prensa; Gibson, 1990; Loza-Cornejo et al., en prensa). Sin embargo al comparar el tamaño con el de otras especies de cactoideae se observa que este es intermedio (Barthlott y Hunt, 2000). Algunos caracteres del micro relieve de la testa de *Stenocereus beneckei* también difieren de las otras especies de su mismo grupo de aréolas morenas, entre las diferencias están que *S. beneckei* tiene semillas lisas y brillantes con intersticios entre las paredes anticlinales, lo que le confiere un aspecto ligeramente punteado. Estos atributos deberán corroborarse con un estudio que incluya observaciones de microscopio electrónico de barrido (Arreola Nava y Terrazas, 2003).

Conclusiones

Stenocereus beneckeii se ajustan al modelo de Tomlinson, aunque presenta escasas ramificaciones acrotónicas. Por lo que es diferente en arquitectura a los demás miembros del género. Los individuos de *S. beneckeii* requieren de apoyo cuando sobrepasan el metro de altura debido a que no soportan su propio peso.

La floración en *Stenocereus beneckeii* es de corta duración comparándola con otras especie de cactáceas. Esta puede considerarse otoño-invernal. Mientras que su antesis es nocturna.

La fructificación de *Stenocereus beneckeii* dura cerca de cuatro meses y desarrolla los frutos más pequeños con las semillas más grandes del género. El 51% de las flores llegan a formar frutos maduros con semillas viables, porcentaje superior al reportado por otras cactáceas.

Sería interesante continuar las observaciones por lo menos tres años, con objeto de comparar si el patrón en tiempo y porcentaje de frutos que llegan a la madurez se repite, lo que haría a *Stenocereus beneckeii* una especie diferente en estrategias al resto de las especies del género estudiadas.

Literatura Citada

- Anderson, E. F. 2001. *The cactus family*. Timber Press Portland, Oregon.
- Arias, M, S., S. Gama-López y L. U. Guzmán C. 1997. Cactaceae A. L. Juss. Pp. 1-25. En: P. Dávila, J. L. Villaseñor, R. Medina y O. Téllez. (eds.), *Flora del Valle de Tehuacán*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Arredondo-Valdez, A., G. Palomino-Habach, S. Contreras-Balderas, E. Pimienta-Barrios y M. Gisbert. 1996. El estado de conservación y uso de la biodiversidad en zonas áridas y semiáridas de México. Pp. 77-79. En: J. Simonetti, (comp.), *Conservación y uso sostenible de la biodiversidad en zonas áridas y semiáridas de América Latina y el Caribe*. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. Santiago de Chile.
- Arreola-Nava, H. J. 2000. Sistemática de las especies de *Stenocereus* (A. Berger) Riccob. con aréolas morenas (Cactoideae: Cactaceae). Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Postgraduados. Montecillos, Estado de México.
- Arreola-Nava, H. J. y T. Terrazas. 2003. Especies de *Stenocereus* con aréolas morenas: clave y descripciones. *Acta Botánica Mexicana*. 64.
- Barthlott, W. y R. D. Hunt. 2000. Seed diversity in the Cactaceae subfamily Cactoideae. *Succulent Plant Research* 5: 1-173.

- Bravo-Hollis, H. 1972. Notas sobre cactáceas de México. *Anales del Instituto de Biología, Serie Botánica* 43: 316-320.
- Bravo-Hollis, H. 1978. *Las cactáceas de México*. Vol. 1. Segunda Edición. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Britton, N. L. y J. N. Rose. 1920. *The Cactaceae*. Vol. 2. Carnegie Institution. Washington.
- Butterworth, C. A., H. Cota-Sánchez y R. S. Wallace. 2002. Molecular systematics of tribe Cacteeae (Cactaceae: Cactoideae): A phylogeny based on *rpl16* intron sequence variation. *Systematic Botany* 27: 257-270.
- Buxbaum, F. 1950. *Morphology of cacti*. Section I. Roots and stems. Abbey Garden Press Pasadena, California.
- Buxbaum, F. 1961. Die Entwicklungslinien der Tribus Pachycereae - F. Buxb. *Botanische Studien* 12: 1-107.
- Cano, M., R. 1987. Estudios sobre acumulación, identificación y estabilidad de pigmentos en fruto de tuna (*Opuntia ficus-indica*) cv mexital. Tesis de Maestría en Ciencias. Programa de Fruticultura, Colegio de Postgraduados, Montecillo, Estado de México.
- Casas, A., J. Caballero, A. Valiente-Banuet, J. Soriano y P. Dávila. 1999a. Morphological variation and the process of domestication of *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) in Central México. *American Journal of Botany* 86: 522-533.

- Casas, A., A. Valiente-Banuet, A. Rojas-Martínez y P. Dávila. 1999b. Reproductive biology and the process of domestication of the columnar cactus *Stenocereus stellatus* in central México. *American Journal of Botany* 86: 534-542.
- Cornejo, D. O. y B. B. Simpson. 1997. Analysis of form and function in North American columnar cacti (tribe Pachycereae) *American Journal of Botany* 84: 1482-1501.
- Del Castillo, R. F. 1988. Fenología y remoción de semillas en *Ferocactus histrix*. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 33: 5-14.
- Del Castillo, R. F. y M. González-Espinosa. 1988. Una interpretación evolutiva del polimorfismo sexual de *Opuntia robusta* (Cactaceae). *Agrociencia* 71:185-196.
- Endañu, H. E. y J. E. López C. 1997. Flora cactológica de la cuenca del río Balsas en el estado de Guerrero. Tesis de Licenciatura. Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México, Tlalnepantla, Estado de México, México.
- García, E. 1964. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana)*. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Gibson, A. C. 1990. Organ pipe cactus and its closest relatives. *Cactus and Succulent Journal (Los Angeles)* 62: 13-24.

- Gibson, A. C. y K. E. Horak. 1978. Systematic anatomy and phylogeny of Mexican columnar cacti. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 65: 999-1057.
- Gibson, A. C. y P. Nobel. 1986. *The cactus primer*. Harvard University Press, Cambridge.
- Hallé, F., R. A. A. Oldeman y P. B. Tomlinson. 1978. *Tropical trees and forests: an architectural analysis*. Springer-Verlag, New York, New York.
- Harper, J. L., P. H. Novell y K. G. Moore. 1970. The shapes and sizes of seeds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1: 327-356.
- Harris, J. G. y M. W. Harris. 1994. *Plant identification terminology*. Spring Lake Publishing, Spring Lake, Utah.
- Hernández, M., H. y H. Godinez A. 1994. Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. *Acta Botánica Mexicana* 26: 33-52.
- Hunt, D. R. (compilador). 1992. *CITES Cactaceae checklist*. Kew: Royal Botanic Gardens, Richmond, England.
- León de la Luz, J. L. y R. Domínguez-Cadena. 1991. Evaluación de la reproducción por semilla de la pitaya agria (*Stenocereus gummosus*) en Baja California Sur, México. *Acta Botánica Mexicana* 14: 75-87.
- Lomeli-Mijes, E. y E. Pimienta-Barrios. 1993. Demografía reproductiva del pitayo (*Stenocereus queretaroensis* (Web.) Buxbaum). *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 38: 13-21.

- Loup, C. 1983. Premières données sur l'architecture des Cactaceae. Diplôme D'etudes approfondies d'ecologie Université des sciences et techniques du Languedoc. Academié Montpellier. Montpellier, Francia.
- Loza-Cornejo, S., T. Terrazas y L. López-Mata. en prensa. Seed traits and germination of six species of Pachycereae (Cactoideae-Cactaceae). *Annales Botanici Fennici*.
- Luna, M., C. del C. 1999. Etnobotánica de la pitaya mixteca (Pachycereae). Tesis de Doctorado. Programa de Botánica, Colegio de Postgraduados. Montecillo, Estado de México.
- Mandujano, M. C., C. Montaña, I. Mendez y L. Eguiarte. 1996. Reproductive ecology and inbreeding depression in *Opuntia rastrera* (Cactaceae) in the Chihuahua desert. Why are sexually derived recruitments so rare? *American Journal of Botany* 83: 63-70.
- Martínez-Alvarado, D. y A. Flores-Castorena. 1997. Diversidad biológica de la familia Cactaceae en el estado de Morelos, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 42: 7-15.
- Mc.Gregor, S., M. Alcorn y G. Olin. 1962. Pollination and pollinating agents of Saguaro. *Ecology* 43: 259-267.
- Media Cybernetics. 1997. *Image-Pro Plus*, version 3.1. Springfield, Maryland.
- Moen, A. N. 1973. *Wildlife ecology: an analytical approach*. W. H. Freeman and Company. New York, New York.
- Molina, G., J. 1991. *Recursos agrícolas de zonas áridas y semiáridas de México*. Talleres Gráficos de la Nación. México.

- Molina-Freaner, F., C. Tinoco-Ojanguren y K. J. Niklas. 1998. Stem biomechanics of three columnar cacti from the Sonoran desert. *American Journal of Botany* 85: 1082-1090.
- Nerd, A. y Y. Mizrahi. 1997. Reproductive biology of cacti. *Horticultural Review* 18: 321-346.
- Otero, F. y M. Meyrán 1997. *Echinocereus pulchellus*. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 11: 61-62.
- Parker, K. C. 1987. Seedcrop characteristics and minimum reproductive size of organ pipe (*Stenocereus thurberi*) in southern Arizona. *Madroño* 34: 294-303.
- Petit, S. 1995. The pollinators of two species of columnar cacti on Curaçao. *Biotropica* 27: 538-541.
- Pimienta-Barrios, E. 1990. *El nopal tunero*. Grafica Nueva. Guadalajara, Jalisco.
- Pimienta-Barrios, E. 1999. *El pitayo en Jalisco y especies afines en México*. Ed. Universidad de Guadalajara-Fundación Produce, Guadalajara, Jalisco.
- Pimienta-Barrios, E. y P. Nobel. 1998. Vegetative, reproductive and physiological adaptations to aridity of pitayo (*Stenocereus queretaroensis* (F.C.A. Weber) Buxbaum. *Economic Botany* 52: 391-401.
- Rojas-Aréchiga, M. y C. Vázquez-Yanes. 2000. Cactus seed germination: a review. *Journal of Arid Environment* 44: 85-104.

- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Editorial Limusa. México.
- Sáenz Q., L. A. 1994. Estudios sobre fisiología de la frigoconservación de tunas (*Opuntia amyoclaea*) en relación a calidad y control de daños por frío. Tesis de Maestría en Ciencias, Programa de Fruticultura, Colegio de Postgraduados. Montecillo, Estado de México.
- SAS Institute. 1998. *SAS user's guide statistics*. Cary, North Carolina.
- Schupp, E. W. 1993. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio* 107/108: 15-29.
- Stebbins, L. 1971. Adaptive radiation of reproductive characters of angiosperms, II: Seeds and seedlings. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2: 237-260.
- Tomlinson, P. B. 1983. Structural elements of the rain Forest. Pp. 9-28. En: F. B. Golley (ed.), *Tropical rain forest ecosystems, structure and function*. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam, The Netherlands.
- Trujillo, S. 1982. Estudio sobre algunos aspectos ecológicos de *Echinocactus platyacanthus* Link & Otto. en el estado de San Luis Potosí. Tesis de Licenciatura. Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México, Tlalnepantla, Estado de México, México.
- Valiente-Banuet, A., M. del C. Arizmendi, A. Rojas-Martínez y L. Domínguez-Canseco. 1996. Ecological relationships between columnar cacti and

- nectar-feeding bats in México. *Journal of Tropical Ecology* 12: 103-119.
- Valiente-Banuet, A. y M. del C. Arizmendi. 1997. Interacción entre cactáceas y animales: polinización, dispersión de semillas y nuevos individuos Pp. 61-67. En: C. Valles S. (compiladora): *Suculentas mexicanas Cactáceas*. CONABIO, SEMARNAP, UNAM, CUCC, Instituto de Ecología. México D. F., México.
- Vázquez-Yanes, C., A. Orozco, M. Rojas, M. E. Sánchez y V. Cervantes. 1997. *La reproducción de las plantas: semillas y meristemas*. Secretaría de Educación Pública, Fondo de Cultura Económica y Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología. México.
- Weiss, J., L. Scheinvar y Y. Mizrahi. 1995. *Selenicereus megalanthus* (the yellow pitaya), a climbing cactus from Colombia and Perú. *Cactus and Succulent Journal*. 67: 280-283.
- Wilson, M. 1983. *Plant reproductive ecology*. John Wiley and Sons, Inc. New York, New York.

Apéndice

Descripción morfológica de Stenocereus beneckei

A continuación se presenta la descripción morfológica de *Stenocereus beneckei* de acuerdo a Arreola-Nava (2000).

Stenocereus beneckei (Ehrenberg.) Buxb., Bot. Stud. 12:92. 1961

Cereus beneckei Ehrenb., Bot. Zeit. 2:835.1844.

Lemaireocereus beneckei (Ehrenberg.) Britton et Rose, Cactaceae 4: 273.
1923

Hertrichocereus beneckei (Ehrenberg) Backeb., Cact. Succ. J. (USA) 22: 153.
1950.

Arbustos poco ramificados, 1-2 m de alto; tronco no definido; ramas erectas o decumbentes, 5-7 cm de diámetro, verde azulosas a grises, las ramas jóvenes farinosas; costillas 6-9, fuertemente tuberculadas, redondeadas a obtusas en sección transversal, asimétricas en sección longitudinal, 1-1.5 cm de alto, presentan una constricción horizontal entre las aréolas de la misma costilla; aréolas situadas en la parte apical de los tubérculos, circulares, pequeñas, 4-5 mm de largo y ancho, las jóvenes con tricomas glandulares pardos que con el tiempo se vuelven negros; espinas no se observan a simple vista, pero cuando se ven son 1-3, no claramente definidas en radiales y centrales, una de ellas la superior, acicular, recta, rígida, de cerca de 5 cm de largo, al principio negra, después grisácea, las inferiores 3-1.7 cm de largo, aciculares, negras, con el tiempo se vuelven grisáceas o se caen; flores sólo surgen en las aréolas, nocturnas, angostamente infundibuliformes,

5.5-6.8 cm de largo, perianto 2.9-4.9 cm de ancho; pericarpelo con pocos tubérculos pero muy altos, pequeño, globoso, alrededor de 6 mm de largo y ancho, verde azulado a gris, aréolas en el ápice de los tubérculos, con primordios foliares y escamosos, apiculados, axilas con escasos tricomas glandulares marrón-rojizos, con espinas suaves, setosas y rojizas; tubo receptacular alrededor de 4 cm de largo, angosto, con podarios escasos y altos; segmentos exteriores del perianto espatulados, verde claros con tintes rojizos, margen entero a ciliado en el ápice; segmentos interiores espatulados, blanco-verdoso, margen ciliado de color blanco-amarillento, con algunos tonos verdosos; estilo blanco amarillento; lóbulos del estigma 6-8, de 3-5 mm de largo, blanco amarillento; cámara nectarial semiabierta por la curvatura de los estambres del verticilio más interno, muy larga, 1.6-2.4 cm de largo y 0.28-0.38 cm de ancho, de paredes estriadas; ovario 0.5-0.6 cm de largo y 0.4-0.6 cm de ancho; estambres inclusos, numerosos insertos en series verticiladas; filamentos blancos o anteras basifijas, color crema; fruto elíptico, muy tuberculado, menor de 3 cm de largo, al principio verde parduzco, más tarde rojo, aréolas de los tubérculos con una escama pequeña y 8-9 espinas rígidas marrón grisáceas, hasta 2 cm de largo; semillas 3.1-3.3 mm de largo y 2.3-2.5 mm de ancho, de forma lenticular u ovoide, negras, brillantes, células de la testa isodiamétricas, sus paredes periclinales planas, con intersticios entre las paredes anticlinales, esto le confiere un aspecto ligeramente punteado.