



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE ECOLOGÍA

VARIACIÓN ESPACIAL Y TEMPORAL EN LA
REPRODUCCIÓN Y ESTRUCTURA
POBLACIONAL DE *STENOCEREUS THURBERI*:
UNA CACTÁCEA COLUMNAR DEL MATORRAL
COSTERO DEL SUR DE SONORA, MÉXICO

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)
P R E S E N T A :

ECOL. ENRIQUENA BUSTAMANTE ORTEGA

DIRECTOR DE TESIS: DR. JOSÉ ALBERTO BÚRQUEZ MONTIJO

MÉXICO, D.F.

OCTUBRE DE 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.

DEDICATORIA

A mis queridos padres, Enriquena y Domingo, quienes siempre me han motivado para seguir adelante y que con su amor y apoyo en todos los sentidos me dieron una carrera universitaria que me llevo a formarme en una carrera científica, y que me ha dado la satisfacción de explorar y disfrutar aún más la aventura de la vida.

A Dolores, por su esfuerzo ante la adversidad y su pasión por las cactáceas.

AGRADECIMIENTOS

A lo largo de mi proyecto de investigación recibí el apoyo y ayuda de varias personas e instituciones. En primer lugar y de manera muy especial quiero agradecer al Dr. Alberto Búrquez, mi asesor y amigo, por su paciencia, enseñanza y buen humor en todo momento, así como por toda la ayuda que me brindó al dirigir esta tesis. Sus comentarios y su gran voluntad de enseñar fueron fundamentales para el desarrollo de este trabajo y también para mi formación académica, él me ha enseñado gran parte de lo que he aprendido acerca de lo que es hacer ciencia.

A los miembros de mi comité tutorial, Dr. Héctor M. Hernández y Dr. Jorge Meave del Castillo por sus consejos a lo largo de la realización de este trabajo, que sin duda ayudaron a mejorarlo, y por la revisión del escrito de esta tesis. Agradezco al Dr. Alejandro Casas y Dr. Héctor Gódinez por la revisión que hicieron de este trabajo. Sus observaciones y comentarios fueron muy valiosos para el mejoramiento del mismo.

Quiero agradecer de manera especial a la Dra. Angelina Martínez, quien amablemente revisó el borrador de la tesis y siempre me apoyo y estuvo al tanto de los avances. Por sus comentarios y sugerencias gracias.

A los doctores Alfonso Valiente y Gerardo Bocco, por permitirme estar y utilizar las instalaciones de los laboratorios a su cargo.

Al Dr. David Yetman, quien me presentó por primera vez El Pitayal, por permitirme compartir esta experiencia y por sus sugerencias para el mejoramiento de esta investigación.

Muchas gracias a la familia Tajia Moroyoqui, especialmente a Don Vicente y Doña Teresa por su hospitalidad, guía en el campo y esas deliciosas tortillas al regresar del campo. A la comunidad de Masiaca, principalmente a la Sociedad Zacate Blanco por permitirme trabajar en su propiedad.

Muchos fueron quienes me acompañaron y ayudaron en el trabajo de campo. Agradezco a todos ellos que no se libraron de una espinada en El Pitayal: Martha Marina Gómez, Daniel Morales, César Enrique Romero, Antonio González, Edgar Beltrán, Baruk Giovanni Maldonado, José Arturo Romero, Daniel Antonio Justiniani, Felipe Machichi, Ramsés Rodríguez, Gustavo Lorenzana y Carlos Mauricio.

A mis compañeros y amigos de laboratorio en Hermosillo, con quienes compartí y discutí varios aspectos de esta investigación, por su apoyo y amistad: Carmen, Martha, Noelia, Daniel, Baruk , José Arturo, Ramsés y Edgar.

A mis amigos del Instituto de Ecología e Instituto de Biología en México, Dolores, Nicolás, Carlos (perú), Karla, Alfonso, Javier, Lugini y Amelia, por sus consejos y agradable compañía que hicieron que el trabajo fuera muy grato.

Agradezco a mis amigos de siempre Itzia, Daniel Antonio, Bettsy, Gabriela, Allan e Ismael, por todo el apoyo que me brindaron durante el desarrollo de este trabajo.

A Antonio, por su apoyo continuo a lo largo de esta investigación, y por todo su cariño y comprensión.

A mi happy family, que siempre me ha apoyado en mi carrera, y que con su amor y ayuda siempre me han impulsado a seguir adelante. Por todo su amor, apoyo, consejos y comprensión gracias.

Quiero agradecer a Carolina Espinosa y Ma. Jesús García, sin quienes seguramente hubiera sido mas difícil llevar a termino mis estudios en la maestría, por su apoyo logístico.

Agradezco a las instituciones y dependencias que me brindaron un apoyo económico para la realización de mis estudios de maestría y la culminación de la tesis: Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), Dirección General de Estudios de Posgrado de la UNAM (DGEP), Instituto de Ecología de la UNAM, Fundación Telmex y Organización Hombre Naturaleza.

ÍNDICE

CAPITULO UNO. Ecología y manejo de cactáceas columnares	1
1.1 Introducción	1
1.2 Distribución de las cactáceas	2
1.3 Ecología de las cactáceas columnares	4
1.3.1 Características de las flores y su relación con polinizadores	4
1.3.1.1 Síndromes de polinización	5
1.3.1.2 Sistemas reproductivos	6
1.3.2 Dispersión	7
1.3.3 Germinación y establecimiento	7
1.3.4 Tasas de crecimiento	8
1.3.5 Fenología reproductiva	9
1.4 Etnobotánica y domesticación de cactáceas columnares en México	11
Literatura citada	
CAPITULO DOS. El Pitayal del sur de Sonora	20
2.1 Introducción	20
2.2 Objetivos	20
2.3 Especie de estudio: <i>Stenocereus thurberi</i> (Engelm.) Buxb. (Cactaceae).....	21
2.4 Descripción del área de estudio	23
2.4.1 Localización	23
2.4.2 Clima	25
2.4.3 Suelos	25
2.4.4 Vegetación	25
2.5 Transformación y uso sustentable	27
Literatura citada	
CAPITULO TRES. Estructura poblacional y variación espacial de <i>Stenocereus thurberi</i> (Cactaceae) en el sur de Sonora, México	31
3.1 Introducción	31
3.2 Métodos	32
3.2.1 Estructura poblacional en sitios permanentes de observación	32
3.2.2 Variación espacial	33

3.3 Resultados	34
3.3.1 Reclutamiento	34
3.3.2 Estructura de tamaños en los sitios de observación permanente	34
3.3.3 Variación espacial: observaciones extensivas	38
3.4 Discusión	41
Literatura citada	

CAPITULO CUATRO. Fenología reproductiva, polinización y producción de semillas de *Stenocereus thurberi*, una cactácea columnar del Desierto

Sonorense	49
4.1 Introducción	49
4.2 Materiales y métodos	52
4.2.1 Fenología y probabilidades de transición de flores a frutos	52
4.2.2 Sistemas reproductivos	53
4.2.3 Experimentos de exclusión de polinizadores	54
4.2.4 Estimación de la producción de frutos en una estación reproductiva	54
4.2.5 Características morfológicas de frutos y producción de semillas	55
4.3 Resultados	56
4.3.1 Fenología y probabilidades de transición de flores a frutos	56
4.3.2 Sistemas reproductivos	62
4.3.3 Contribución de los polinizadores diurnos y nocturnos al éxito reproductivo.	63
4.3.4 Estimación de la producción de frutos en una estación reproductiva	64
4.3.5 Variación en tamaño de frutos y producción de semillas	69
4.4 Discusión	72
Literatura citada	

CAPITULO CINCO. Patrones estructurales y reproductivos a nivel geográfico:

consideraciones finales.....	81
5.1 Análisis espacial de los datos	82
5.2 Interpolación y análisis de tendencias superficiales.....	82
5.3 Potencial reproductivo de El Pitayal	84
5.4 Conclusiones	85
Literatura citada	

RESUMEN

Stenocereus thurberi (pitaya dulce) es la especie dominante en El Pitayal, una comunidad de la planicie costera del sur de Sonora en la que se forman densos bosques de cactáceas columnares. Su floración y fructificación es de gran importancia para las especies de animales migrantes y residentes que utilizan el néctar, el polen y los frutos como alimento durante el verano. Es también importante para la gente mayo de la región, pues les provee de alimento, madera para la construcción y leña. Por su importancia biológica, por los servicios ecosistémicos y culturales que brinda, y por el acelerado cambio en uso del suelo que experimenta la región, es importante hacer estudios básicos para su manejo y conservación. En este estudio se describe la variación espacial y temporal en la estructura poblacional y la dinámica reproductiva de esta población costera de pitaya dulce. Se midieron las principales características morfológicas y reproductivas de los individuos, en 213 individuos muestreados en dos parcelas permanentes (sitios uno y dos), así como en 53 parcelas distribuidas arbitrariamente en un área de aproximadamente 300 km². Los datos indican que la madurez ocurre cuando los individuos alcanzan entre 1.80-2.50 m de altura y tienen uno o dos brazos. Un individuo maduro puede producir más de 90 frutos en una estación, indicando un alto potencial reproductivo. El promedio de altura de los individuos en el sitio uno fue de 3.96 ± 0.18 m (\pm error estándar) y 3.85 ± 0.15 m en el sitio dos, y el promedio del número de brazos fue de 12.42 ± 1.72 y 11.53 ± 1.00 , respectivamente. Existe una gran variación espacial tanto en las características individuales como en los atributos poblacionales. La probabilidad de transición de flores a frutos varía notablemente en el tiempo desde un 10% hasta el 100% en los meses de julio y agosto, respectivamente, y la producción de semillas varía de igual forma, con un valor mínimo de 516 y un máximo de 1918 semillas por fruto. Esta variación se debe probablemente a la disponibilidad diferencial de polinizadores en el tiempo. *Stenocereus thurberi* es una especie autoincompatible cuyo éxito reproductivo depende únicamente de la disponibilidad de polinizadores y de recursos. Las comparaciones entre frutos polinizados naturalmente y frutos polinizados artificialmente indican que el principal factor que afecta el éxito reproductivo es el efecto de los polinizadores. A pesar de la copiosa producción de semillas no se observó reclutamiento en los tres años de estudio. El carácter episódico del establecimiento está probablemente asociado a

efectos climáticos, especialmente precipitación. Una comparación con otras poblaciones en ambientes más húmedos en el Desierto Sonorense indica que las poblaciones de El Pitayal son más vigorosas y productivas. Dada la estimación en la producción de frutos y el valor comercial de los mismos y sus derivados, así como su importancia en términos de proveer alimento a la fauna, el preservar esta comunidad sin transformarla es probablemente económicamente más redituable y con mayores ventajas ambientales, que otras alternativas como el desmonte para ganadería, agricultura o acuicultura, mismas que se realizan de forma intensiva en la región.

ABSTRACT

Stenocercus thurberi (organ pipe cactus) is the most conspicuous element of El Pitayal, a high density forest of columnar cacti of the coastal thornscrub of southeastern Sonora, Mexico. Its flowering and fruiting is of paramount importance to migrant and resident species that rely on the nectar, pollen and juicy fruits as a staple during summertime. It is also important for the Mayo people by providing food, lumber and firewood. The biological importance and the cultural and ecosystem services that *S. thurberi* provides make it important to perform basic studies on this species that may also constitute a basis for implementing management and conservation practices. In this study, the spatial and temporal variation in population structure and reproductive dynamics of these coastal population of organ pipe cactus are described. The main morphometric and reproductive attributes of individuals were measured in 213 plants in two permanent plots (sites one and two), as well as in 53 plots randomly located within an area of approximately 300 km². Data indicated that maturity occurs when individuals reach between 1.80-2.50 m in height and bear one or two arms. A mature individual is capable of producing more than 90 fruits in a season, which indicates a high reproductive potential. Mean height of individuals in site one was 3.96 ± 0.18 m (\pm standard error) and 3.85 ± 0.15 m in site two. Mean number of arms was 12.42 ± 1.72 and 11.53 ± 1.00 , respectively for the two sites. Individual and population attributes had a large spatial variation. The fruit set varied notably in time from 10% to 100% in July and August, respectively. Seed production varied in a similar way, from a minimum of 516 to a maximum of 1918 seeds per fruit. This variation was probably due to temporal differences in pollinator and resources availability. Comparisons between naturally and manually pollinated fruits indicated that the main factor affecting reproductive success was the effect of pollinators. Despite the copious seed production, recruitment was not observed during the three years of study. The episodic character of recruitment is probably associated to climatic effects, mainly precipitation. A comparison with other populations in more humid environments in the Sonoran Desert indicated that plants in El Pitayal are more vigorous and productive. Given the estimates of fruit production and market value of fruits and its derivatives, and its importance as a support for the local fauna, preserving this plant community without transformation would probably be more income-producing and environmentally advantageous than other alternatives, such

as the ongoing clearings for cattle grazing, agriculture or acuaculture, which are intensively performed in this region.

CAPITULO I

ECOLOGÍA Y MANEJO DE CACTÁCEAS COLUMNARES

1.1 Introducción

Las cactáceas se distribuyen en una gran diversidad de biomas, desde las selvas tropicales lluviosas hasta desiertos extremadamente áridos. En cada ambiente, dan muestra de una gran variedad de formas o hábitos de crecimiento. Un grupo de cactáceas que se ha distinguido por su forma de crecimiento que asemeja una columna, son las denominadas columnares.

Todas las especies de cactáceas columnares pertenecen a la subfamilia Cactoidea que se distingue de las otras dos subfamilias de la familia Cactaceae por no presentar hojas ni gloquidias. Dentro de esta subfamilia se agrupan en cinco tribus: Browningieae, Calymmantheae, Cereeae, Notocactaeae, Pachycereeae y Trichocereae (Anderson, 2001). Siendo la familia un grupo netamente americano, la distribución de las cactáceas columnares se circunscribe a las regiones tropicales y subtropicales del continente, incluyendo como importantes reservorios de diversidad a Argentina, Bolivia, Brasil, Chile, Colombia, México, Venezuela y Perú (Gibson y Nobel, 1986; Anderson, 2001). En México existen aproximadamente 70 especies de cactáceas columnares, de las cuales 45 se encuentran en la vertiente del Pacífico Sur de México que comprende el Valle de Tehuacán y la depresión del Balsas. A esta región se le considera como la de mayor diversidad de cactáceas columnares en el mundo (Valiente-Banuet *et al.*, 1996).

Las cactáceas columnares se encuentran entre las especies más importantes de las comunidades de los desiertos cálidos de Norte América, de las comunidades áridas del Caribe y América del Sur, y de las altas y secas montañas de América del Sur. Las cactáceas columnares proveen de grandes cantidades de recursos florales y de frutos que mantienen altas densidades de murciélagos, aves e insectos que hacen uso del néctar, polen y frutos como alimento. También sirven de refugio a muchos animales que hacen uso de su sombra y sus ramas. Todas estas interacciones positivas contribuyen al mantenimiento de las especies y promueven la diversidad de estos ecosistemas. Las cactáceas columnares también son importantes en términos económicos y representan una base importante en la cultura de los grupos indígenas del México

árido (Bravo-Hollis, 1978; Felger y Moser, 1985; Yetman, 1998; Casas *et al.*, 1999a, 2001; Yetman y Van Devender, 2002). Por su morfología, usos y valor cultural, las cactáceas columnares representan un enlace muy importante entre el hombre y su entorno. Es por ello que su estudio combina la búsqueda etnográfica, el conocimiento ecológico básico, el manejo de comunidades naturales por el hombre, los procesos de degradación ambiental y la restauración ecológica. Por estas razones, conocer los factores que controlan su abundancia y distribución son relevantes para entender su dinámica ecológica.

1.2 Distribución de las cactáceas

La familia Cactaceae, es un grupo de plantas neotropical que comprende aproximadamente 1500 especies (Hunt, 1999). Están distribuidas desde Peace River en British Columbia y Alberta, Canadá, a 56°15' de latitud norte (Moss, 1959), hasta la Patagonia, en Argentina, a 52° de latitud sur, y desde el nivel del mar en las dunas costeras, hasta los 5100 m de elevación en Perú (Bravo-Hollis y Scheinvar, 1995). *Rhipsalis baccifera* es la única especie que se encuentra fuera del continente Americano. Las semillas de *R. baccifera* poseen un apéndice gelatinoso en la región del hilo, una adaptación a la dispersión por aves, los más probables agentes de dispersión desde Sudamérica hasta las selvas tropicales de África y el sur de Asia (Anderson, 2001). A pesar de su amplia distribución, ocupan siempre porciones del hábitat que presentan limitantes hídricas, situación a la que están estupendamente adaptadas tanto por características morfológicas como fisiológicas.

México es el país más diverso en lo que respecta a cactáceas. De las aproximadamente 1500 especies descritas, cerca de 600 se encuentran en México, y de éstas aproximadamente el 78% son endémicas (Hernández y Gódinez, 1994).

En México existen varias zonas áridas y semiáridas donde las cactáceas alcanzan gran desarrollo. La mayor riqueza de cactáceas mexicanas se concentra en siete regiones caracterizadas por una marcada época seca. Estas incluyen al Desierto Chihuahuense, al Desierto Sonorense, la zona árida Queretano-Hidalguense, el Valle de Tehuacan-Cuicatlán, la Depresión del Balsas, la región más seca de la Península de Yucatán y la costa del Pacífico en el Istmo de Tehuantepec (Bravo-Hollis y Scheinvar, 1995).

En la zona árida chihuahuense o Desierto Chihuahuense, que se extiende desde el sur de San Luis Potosí hasta una pequeña porción de Arizona y dentro del Río Grande y la cuenca del Río Pecos en Nuevo México y Texas, las cactáceas de tallos pequeños como el peyote (*Lophophora* spp.), las biznaguitas (*Mammillaria* spp.) y numerosos nopales (*Opuntia* spp.), crecen en los matorrales crasicales (Bravo-Hollis y Scheinvar, 1995). Esta región ha sido sugerida como el principal centro de diversidad de las cactáceas mexicanas (Hernández y Godínez, 1994; Hernández y Bárcenas, 1995). Sin embargo, a pesar de la riqueza evidente de la región chihuahuense, muy pocas cactáceas columnares están representadas en esta zona (p. ej. *Myrtillocactus geometrizans* e *Isolatocereus dumortieri*) (Hernández y Gómez-Hinostrosa, en prensa). La diferencia en formas de crecimiento en el Desierto Chihuahuense con otras zonas áridas de México están dadas probablemente por las temperaturas bajas en invierno que inhiben la sobrevivencia de las cactáceas columnares (Hernández y Gómez-Hinostrosa, en prensa).

En la zona árida del Desierto Sonorense, que comprende casi toda la península de Baja California junto con la planicie costera de Sonora, extendiéndose a zonas adyacentes de Arizona y California, destacan las cactáceas columnares de hasta 18 m de altura, como el sahuaro (*Carnegiea gigantea*), la senita (*Lophocereus schottii*), el cardón sagüeso (*Pachycereus pringlei*), el etcho (*P. pecten-aboriginum*), la sina (*Stenocereus alamosensis*), el pitayo agrio (*S. gummosus*) y el pitayo dulce (*S. thurberi*). Asimismo, es rica en especies de biznagas del género *Ferocactus*, chollas del subgénero *Cylindropuntia* y abundantes biznaguitas del género *Mammillaria* (Bravo-Hollis y Scheinvar, 1995; Paredes Aguilar *et al.*, 2000).

En la zona árida Queretano-Hidalguense, una continuación del Desierto Chihuahuense segregada del mismo por la existencia de valles profundos, se encuentran el Valle de Tolimán en Querétaro, y el Valle del Mezquital y Barranca de Metztitlán en Hidalgo. En el Valle de Tolimán existen, además de múltiples y pequeñas biznagas, cactáceas columnares como *Neobuxbaumia polylopha*. El Valle del Mezquital, cerca de Pachuca, contiene una gran densidad de garambullos (*Myrtillocactus geometrizans*), mientras que la Barranca de Metztitlán, presenta notables asociaciones de viejitos (*Cephalocereus senilis*) con otras cactáceas columnares y enormes biznagas (Bravo-Hollis y Scheinvar, 1995).

La zona árida de Tehuacán-Cuicatlán se caracteriza por la presencia de varios géneros de cactáceas columnares, que integran impresionantes asociaciones de órganos (*Neobuxbaumia tetetzo*, *N. mezcalaensis*, *Cephalocereus chrysacanthus*) o de candelabros como los de jiotilla (*Escontria chiotilla*) y los grandes cardones (*Pachycereus weberi*) (Bravo-Hollis y Scheinvar, 1995).

En la depresión del Balsas, en Michoacán y Guerrero, abundan las cactáceas columnares formando parte de la selva baja caducifolia que cubre esa región; entre estas cactáceas se pueden mencionar las de tallos columnares, como *Neobuxbaumia mezcalaensis* y las candelabriformes como *Backebergia militaris* (Bravo-Hollis y Scheinvar, 1995).

1.3 Ecología de las cactáceas columnares

Los primeros estudios realizados sobre la ecología de cactáceas columnares estuvieron enfocados principalmente a entender las relaciones ecológicas en *Carnegia gigantea* (saguaro) en su límite norte de distribución (Shreve, 1910, 1917; Alcorn y Kurtz, 1959; Alcorn *et al.*, 1959, 1961, McGregor *et al.*, 1962). En años recientes, el interés en el conocimiento de las interacciones de estas especies con otros organismos, particularmente en términos reproductivos, de forrajeo y de interacción con grupos humanos, ha dado lugar a nuevos estudios en el tema; sin embargo, a pesar de su importancia ecológica, económica y cultural, son aún pocas las especies que han sido estudiadas.

1.3.1 Características de las flores y su relación con polinizadores

Entre las estructuras morfológicas que distinguen a la familia Cactaceae destacan las areolas, que se consideran regiones meristemáticas (células en división y diferenciación), así como generadoras de espinas, tricomas o gloquidias (solo en el género *Opuntia* y *Pereskia*) y/o raíces. En estas mismas estructuras se producen usualmente los botones florales. Usualmente se produce una sola flor por cada aréola, aunque en el cactus columnar *Myrtillocactus geometrizans* pueden surgir varias flores de una misma aréola (Anderson, 2001). Algunas especies como *Cephalocereus columna-trajani* producen una estructura llamada pseudocefalio, donde las aréolas ubicadas en la parte superior de esta estructura producen las flores (Bravo-Hollis, 1978).

La mayoría de las flores de las cactáceas duran abiertas solo un día, aunque se ha reportado que en días muy fríos, una misma flor de *Carnegiea gigantea* puede ocasionalmente abrir durante dos o tres días consecutivos (McGregor *et al.*, 1962).

1.3.1.1 Síndromes de polinización

Las flores pueden tener diferentes longitudes, formas y colores que atraen a tipos específicos de polinizadores (abejas, colibríes, murciélagos y palomillas). Actualmente uno de los puntos más estudiados en cactáceas columnares son las interacciones planta – polinizador. Estas interacciones están relacionadas con los llamados “síndromes de polinización” propuestos por van der Pijl (Faegri y van der Pijl, 1971), en los cuales grupos distintos de plantas han convergido en un cierto tipo de flor y de recompensa adecuados a solo un cierto tipo de polinizador.

Las flores más comunes en cactáceas columnares son las llamadas flores de murciélagos. Las flores de murciélagos son largas, robustas, nocturnas, blancas o cremas, olorosas y producen grandes cantidades de polen y néctar (Faegri y van der Pijl, 1971). El 72% de las cactáceas columnares existentes en México, uno de los países con mayor número de estas plantas, muestran síndrome de polinización quiropterófilo (Valiente-Banuet *et al.*, 1996). Las flores de los géneros *Pachycereus*, *Pilosocereus*, *Stenocereus* y *Subpilocereus* poseen rasgos morfológicos y funcionales que claramente favorecen la polinización por murciélagos, siendo éstos sus principales polinizadores (Petit, 1995; Fleming *et al.*, 1996; Valiente-Banuet *et al.*, 1996; Nassar *et al.*, 1997). Aún cuando presentan síndrome quiropterófilo, las flores de algunas cactáceas columnares como *Carnegiea gigantea* y *Stenocereus thurberi* en Norteamérica también atraen abejas, mariposas nocturnas, colibríes y otras aves (Fleming *et al.*, 1996, 2001; Fleming, 2002), y en el caso de *Weberbaurocereus weberbaueri* en Sudamérica, las características florales (variación en color y tiempos de apertura) indican que pueden ser polinizadas tanto por murciélagos como por colibríes (Sahley, 1996).

Las flores especialmente adaptadas para ser polinizadas por palomillas son tubulares, nocturnas, de color blanco, rosa pálido o amarillo pálido, con aromas fuertes, parcialmente zigomórficas y con una gran cámara nectarial (Proctor y Yeo, 1979). Especies de *Cereus* y *Acanthocereus* (Grant y Grant, 1979), y *Stenocereus gummosus* (Clark y Molina-Freaner, 2003) son polinizadas por

mariposas nocturnas. En algunos casos la relación planta-polinizador suele ser muy estrecha, como en el caso del cactus columnar *Lophocereus schottii* con la palomilla *Upiga virescens* (Holland y Fleming, 1998, 1999).

Las flores de colibrí están también representadas entre las cactáceas columnares. Con la característica coloración roja o rosada, las largas flores zigomórficas, de estrecho tubo floral y antesis diurna son más comunes en cactus epífitos (Pimienta-Barrios y del Castillo, 2002); sin embargo, cactus columnares como *Stenocereus alamosensis* y *S. kerberi* presentan este tipo de flores con características propias de polinización por colibríes (obs. pers.). Un poco menos frecuentes en cactáceas columnares son las flores con rasgos que favorecen la polinización por abejas (melitofilia). En cactáceas columnares se presentan en los géneros *Escontria*, *Myrtillocactus* y *Polaskia* (Cruz y Casas, 2002; Valiente-Banuet *et al.*, 2002; Otero-Arnaiz *et al.*, 2003).

1.3.1.2 Sistemas reproductivos

La mayoría de las especies son hermafroditas, pero ocurren excepciones como en *Pachycereus pringlei* (Fleming *et al.*, 1994) que es trioica (individuos hermafroditas, hembras y machos en una misma población) y en *Neobuxbaumia mezcalensis* (Valiente-Banuet *et al.*, 1997a) que presenta androicismo (individuos hermafroditas y hembras en la misma población). Algunos estudios sugieren que los polinizadores como los murciélagos han influido en la evolución de sistemas reproductivos de especies polimórficas (p. ej. en *Pachycereus pringlei*, Fleming *et al.*, 1994), y que la abundancia de los polinizadores juega un papel importante en el mantenimiento de estos sistemas reproductivos (Fleming *et al.*, 1998).

La mayoría de las cactáceas columnares estudiadas han resultado ser especies autoincompatibles. Por ello, se ha hipotetizado que existe una limitación en el movimiento y cantidad del polen debido a la variabilidad en la presencia de polinizadores específicos (Sahley, 2001). Lo anterior tiene como consecuencia la modificación de los patrones fenológicos de floración en condiciones de competencia por polinizadores con otras especies (Fleming *et al.*, 1996). Las especies autoincompatibles incluyen a *Carnegiea gigantea*, *Lophocereus schottii*, *Pachycereus pecten-aboriginum*, *Stenocereus gummosus* y *S. thurberi* en el suroeste de Estados Unidos y Noroeste de México (Fleming *et al.*, 1996, 2001; Holland y Fleming, 1998; Molina-Freaner *et al.*, en prensa), *Neobuxbaumia*

mezcalensis, *N. macrocephala*, *N. tetetzo*, *Pachycereus weberi*, *Pilosocereus chrysacanthus* y *Stenocereus stellatus* en el centro y sur de México (Valiente-Banuet *et al.*, 1996, 1997a, 1997b; Casas *et al.*, 1999b), y *Cereus hexagonus*, *Stenocereus griseus*, *Subpilosocereus repandus*, *S. horrispinus*, *Pilosocereus lanuginosus* y *Weberbaurocereus weberbaueri* en Sudamérica (Petit, 1995; Sahley, 1996; Nassar *et al.*, 1997; Ruiz *et al.*, 2000). Únicamente en *Pachycereus pringlei*, *Pilosocereus moritzianus*, *Polaskia chende*, *Polaskia chichipe* y *Weberbaurocereus weberbaueri* se ha encontrado evidencia de autocompatibilidad (Fleming *et al.*, 1994; Sahley, 1996; Nassar *et al.*, 1997; Cruz y Casas, 2002; Otero-Arnaiz *et al.*, 2003). Aunque los frutos que se desarrollan producto de autopolinización producen relativamente menos semillas que los del producto de entrecruza, pueden ser ventajosos en periodos de escasez de polinizadores aumentando la producción de frutos.

1.3.2 Dispersión

Las interacciones positivas planta-animal tienen un papel importante en la permanencia de las poblaciones de cactáceas columnares pues además de la polinización, la dispersión de las semillas es realizada principalmente por murciélagos y aves (Valiente-Banuet *et al.*, 1996). En algunas cactáceas, la dispersión por animales aumenta la variabilidad genética local a través del reclutamiento de “genets” que vienen de distintas poblaciones, reduciéndose la probabilidad de endogamia y extinción local (Mandujano *et al.*, 1997; Fleming *et al.*, 1998). Asimismo, la dispersión de semillas por murciélagos frugívoros promueve el reclutamiento de cactáceas columnares al elegir perchar en árboles y arbustos en los que bajo su sombra se da el establecimiento de estas cactáceas (Godínez-Alvarez y Valiente-Banuet, 2000). Por lo tanto, tienen un efecto muy importante en la dinámica poblacional de estas plantas al promover el éxito en su germinación y establecimiento (Godínez-Alvarez *et al.*, 2002).

1.3.3 Germinación y Establecimiento

En los cactus columnares la etapa de germinación y establecimiento es crítica para su dinámica poblacional (Turner *et al.*, 1966; Steenbergh y Lowe, 1969; Hutto *et al.*, 1986; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991, Godínez-Álvarez *et al.*, 1999). La germinación ocurre con ciertas condiciones adecuadas de humedad

(Gibson y Nobel, 1986; Dubrovsky, 1996; Dubrovsky,1998), radiación solar y temperatura (Gibson y Nobel, 1986; Nolasco *et al.*,1997), por lo que la presencia de plantas nodrizas o rocas que ofrecen un nicho hábitat adecuado para la germinación y establecimiento es sumamente importante (Turner *et al.*, 1966; Steenbergh y Lowe, 1977; Franco y Nobel, 1989; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Valiente-Banuet *et al.*, 1991; Nolasco *et al.*,1997). En especies de cactáceas columnares como *Carnegiea gigantea*, su establecimiento se da en un cien por ciento bajo la sombra de plantas nodrizas (Franco y Nobel, 1989).

El fenómeno de nodricismo no es exclusivo de los cactus columnares. Una gran proporción de plantas perennes en las zonas áridas presentan este tipo de asociaciones. Por ejemplo, en una comunidad del Desierto Sonorense casi un 80% de las plantas perennes pueden ser encontradas bajo la sombra de *Olneya tesota* (palo fierro) (Búrquez y Quintana, 1994).

Asimismo, se ha determinado que el establecimiento de cactáceas columnares es episódico, asociándolo principalmente con el régimen de lluvias de los lugares en donde habitan (Brum, 1973; Steenbergh y Lowe, 1977; Jordan y Nobel, 1982; Parker, 1993; Pierson y Turner, 1998).

1.3.4 Tasas de crecimiento

Las cactáceas columnares crecen muy lentamente en condiciones naturales o cultivadas. En poblaciones silvestres de *Cephalocereus columna-trajani*, se observa que los individuos adultos crecen más rápido que los jóvenes, pero que las tasas de crecimiento tienden a estabilizarse a un valor asintótico de aproximadamente 0.03 cm día⁻¹ (Zavala-Hurtado y Díaz-Solís, 1995). Opuesto a estos resultados, en *Carnegiea gigantea* los individuos juveniles crecen más rápido que los adultos (Turner, 1990), disminuyendo hasta en un 50% su potencial de crecimiento cuando inician la reproducción (Steenbergh y Lowe, 1977), y lo mismo sucede en *Stenocereus thurberi* y *Lophocereus schottii* (Parker, 1988).

En poblaciones cultivadas la tasa de crecimiento relativo de los brazos de *S. queretaroensis* es de 0.0018 día⁻¹ (Nobel y Pimienta-Barrios, 1995), el cual es mucho mas lento que la tasa de crecimiento relativo de los cladodios de *Opuntia ficus-indica* (0.09-0.14 día⁻¹) bajo condiciones similares (Luo y Nobel, 1993).

En poblaciones cultivadas como las de *Stenocereus queretaroensis*, las bajas tasas de crecimiento registradas se asocian con niveles bajos de nitrógeno,

clorofila y algunos micronutrientes como Fe y Mn (Pimienta-Barrios y Nobel, 1998) y de hormonas como el ácido giberélico (Pimienta *et al.*, 1998).

Las tasas de crecimiento lento de las cactáceas son en parte lo que ha limitado su domesticación. Por ejemplo, *S. queretaroensis* necesita tener entre 8 y 10 años para obtener suficiente producción de frutos para ser comercializados, aún cuando son utilizados brazos de individuos ya maduros para su propagación (Pimienta-Barrios y Nobel, 1994).

1.3.5 Fenología reproductiva

En el caso específico de las cactáceas columnares, la fenología reproductiva suele responder a las condiciones climáticas como presencia o ausencia de lluvias, un fenómeno ampliamente distribuido entre muchas especies (Pimienta-Barrios y Nobel, 1995, 1998; Ruíz *et al.*; 2000; Pavon y Briones, 2001; Petit, 2001).

El desarrollo de las flores y frutos suele ser asincrónico, con producción de botones, flores en antesis y frutos simultáneamente (Lomelí y Pimienta, 1993; Pimienta-Barrios y Nobel, 1995). Los patrones asincrónicos de producción de flores y frutos puede ser especialmente ventajosos en condiciones ambientales adversas (Pimienta-Barrios y Nobel, 1995). Otra característica de las cactáceas columnares que ha sido observada con detalle en *Stenocereus queretaroensis* es que el crecimiento vegetativo no se lleva a cabo durante la reproducción, lo cual le permite ajustarse mejor a las limitaciones de agua (Pimienta-Barrios y Nobel, 1995, 1998).

Existe una marcada variabilidad en los patrones de floración de cactáceas columnares, que puede variar entre especies, sitios y años. Gran parte de ellas tiene un patrón fenológico unimodal con picos de floración generalmente en la época de secas (Fleming *et al.*, 2001; Pavón y Briones, 2001; Petit, 2001; Otero-Arnaiz *et al.*, 2003), pero especies como *Stenocereus griseus* cuya floración se extiende entre 8 y 12 meses tienen un patrón fenológico bimodal y producen pocas flores por noche, o pueden ser multimodales como en *Lophocereus schottii* (Fleming *et al.*, 2001) y *Cereus hexagonus* (Ruíz *et al.*, 2000) con periodos de floración más cortos (2 a 4 meses). El patrón de floración observado en varias cactáceas columnares en las que extienden su periodo de floración con pocas flores por noche, puede favorecer la transferencia de polen porque los

polinizadores se ven forzados a visitar un mayor número de flores en varios individuos. El inicio de la floración durante la época de secas puede ser óptimo para las cactáceas columnares, ya que la maduración de las semillas, se da durante la época de lluvias, favoreciendo la germinación y establecimiento dadas las condiciones favorables del ambiente.

Aunque el desarrollo reproductivo de cactáceas columnares ocurre principalmente en la estación de secas, la producción de frutos con respecto al número de flores producidas durante la estación es alta comparada con otras plantas (Stephenson, 1981). Esto puede reflejar en parte la succulencia de los tallos, en los que se puede almacenar una cantidad considerable de agua que puede estar disponible para la producción de estructuras reproductivas durante la época de secas (Gibson y Nobel, 1986). Estos eventos representan adaptaciones que disminuyen la competencia en ambientes donde el agua es un recurso limitado. Sin embargo, la inversión en la producción de flores individuales es tan grande que es de esperar una alta producción de frutos dada la eficiencia de los polinizadores. La producción de frutos resultado del transporte de polen por polinizadores diurnos o nocturnos puede ser entre el 20 y 80% con respecto a la cantidad de flores producidas.

Algunas especies de cactáceas columnares han sido manejadas *in situ* y cultivadas para la comercialización de sus frutos. Estas poblaciones muestran variación fenológica con las poblaciones silvestres. En *Polaskia chichipe* se observan diferencias de un mes en los picos de floración y se incrementa el tiempo de producción de frutos en las poblaciones manejadas (Otero-Arnaiz *et al.*, 2003). En *Polaskia chende* el inicio y final de la floración puede variar por más de un mes entre estas poblaciones teniendo un periodo de cuando menos 91 días; sin embargo, el pico de floración ocurre simultáneamente entre la primera y tercera semana de junio, y la producción de botones y flores por brazo son similares en todas las poblaciones, aunque el número de frutos es significativamente mayor en las poblaciones manejadas *in situ* (Cruz y Casas, 2002). Las poblaciones manejadas también muestran diferencias en la morfología de los frutos, siendo mayores en tamaño, más dulces y con cáscaras más delgada. Esta información es similar a la información encontrada para *Stenocereus stellatus* (Casas *et al.* 1999c). Estas diferencias están determinadas en parte por la variación genética resultado de la selección artificial. El tratamiento

de irrigación en las poblaciones cultivadas podría ser una causa de la variación fenológica entre estas poblaciones; sin embargo, en *Stenocereus queretaroensis* la demografía reproductiva, calidad de los frutos o tamaño de las semillas no se ven afectados por este tratamiento (Pimienta-Barrios y Nobel, 1995) y, en *Polaskia* y en *S. stellatus* no se practica la irrigación (Casas, com. pers.).

1.4 Etnobotánica y domesticación de cactáceas columnares en México

De todas las especies de cactáceas columnares mexicanas, las de mayor importancia económica son las que pertenecen al género *Stenocereus* (Bravo-Hollis, 1991). Estas especies producen frutos comestibles atractivos por su color y sabor que se comercializan en los mercados locales (Bravo-Hollis, 1978).

En México, la utilización de las cactáceas columnares ha sido de gran importancia. Los seris de Sonora hacen uso de varias cactáceas columnares, entre las que destacan *Carnegiea gigantea* (sahuaro), *Lophocereus schottii* (senita), *Pachycereus pringlei* (cardón, sagüeso), *Stenocereus alamosensis* (sina), *S. gummosus* (pitaya agria) y *S. thurberi* (pitaya dulce) (Felger y Moser, 1985). Estos cactus son y han sido utilizados de diferentes maneras, ya sea en juegos, en medicina, en construcción o como alimento. Sin embargo, los frutos representan un eje muy importante de la vida de este grupo de cazadores recolectores. Por ejemplo, la pitaya dulce, al igual que los frutos de las demás especies, se come fresca o seca. La fruta seca puede guardarse por largo tiempo y agregándole agua puede comerse cruda o cocinada. Antes de 1920 el único uso que le daban a los frutos de *S. thurberi* era para la producción de vino, pues la especie de cactácea columnar preferida para todos los usos era el sagüeso (Felger y Moser, 1985).

Para los mayos, un grupo de agricultores de origen cahita que habitan el sur de Sonora, la pitaya dulce es una de las plantas más importantes en su vida cotidiana. Las costillas de las pitayas secas y los brazos se usan para la construcción de cercos, paredes, techos y algunos muebles (Yetman, 1998). En julio, agosto y septiembre las pitayas son un componente importante de su dieta (Yetman, 1998; Yetman y Van Devender, 2002).

En la vertiente del Pacífico Sur de México donde habitan cerca de 19 grupos étnicos, varias especies son recolectadas en poblaciones silvestres. Sin

embargo, 18 especies son manejadas *in situ* y 12 especies son cultivadas (Casas *et al.*, 1999a).

Los grupos indígenas nahua, mixteco y popoloca del Valle de Tehuacán y la Mixteca Baja, utilizan *Stenocereus stellatus* de diferentes maneras, pero principalmente lo usan por sus frutos comestibles (Casas *et al.*, 1997), siendo junto con los frutos de *S. pruinosus* los de uso mas generalizado y comercializable en esa región (Luna-Morales y Aguirre R., 2001).

En la región de la cuenca de Sayula en Jalisco, *S. queretaroensis* prospera tanto en forma silvestre como en condiciones de manejo. Debido a que las condiciones son poco favorables para actividades agropecuarias, se ha despertado gran interés para establecerlo como cultivo frutícola alternativo, actividad que lleva más de 20 años y que ha dado muy buenos resultados (Salcedo-Pérez y Arreola-Nava, 1991). El cultivo del pitayo requiere de poca inversión y mano de obra, por lo que se han incrementando los ingresos económicos en las comunidades donde están las zonas de producción que comercializan los frutos en los mercados aledaños (Pimienta-Barrios y Nobel, 1994).

Considerando la importancia económica, cultural y ecológica de las cactáceas columnares, conocer los factores que controlan la distribución y abundancia de estas especies en las zonas áridas y semiáridas debe ser uno de los principales objetivos de investigación. La información existente sugiere que numerosos aspectos necesitan ser considerados para tener un mejor entendimiento de cómo conservar y manejar este prominente grupo de cactáceas.

Literatura citada

- Alcorn, S. M. y E. B. Kurtz. 1959. Some factors affecting the germination of seed of the saguaro cactus (*Carnegiea gigantea*). *American Journal of Botany*, 46: 526-529.
- Alcorn, S. M., S. E. McGregor, G. D. Butler y E. B. Kurtz. 1959. Pollination requirements of the saguaro (*Carnegiea gigantea*). *Cactus and Succulent Journal*, 31: 39-41.
- Alcorn, S. M., S. E. McGregor y G. Olin. 1961. Pollination of saguaro cactus by doves, nectar-feeding bats and honey bees. *Science*, 132: 1594-1595.
- Anderson, E. F. 2001. *The cactus family*. Timber Press. Portland, Oregon.

- Bravo-Hollis, H. 1978. *Las cactáceas de México*. Vol. I. UNAM. México, D. F.
- Bravo-Hollis, H. y H. Sánchez-Mejorada. 1991. *Las cactáceas de México*. Vol. III. UNAM. México, D. F.
- Bravo-Hollis, H. y L. Scheinvar. 1995. *El interesante mundo de las cactáceas*. Fondo de Cultura Económico. México.
- Brum, G. D. 1973. Ecology of the saguaro (*Carnegiea gigantea*): Phenology and establishment in marginal populations. *Madroño*, 22:195–204.
- Búrquez, A. y M. A. Quintana. 1994. Islands of diversity: ironwood ecology and the richness of perennials in a Sonoran Desert biological reserve. Pp. 9-27 en *Ironwood: an ecological and cultural keystone of the Sonoran Desert*. Conservation International.
- Casas, A., J. Caballero y A. Valiente-Banuet. 1999a. Use, management and domestication of columnar cacti south-central Mexico: a Historical perspective. *Journal of Ethnobiology*, 19(1): 71-95.
- Casas, A., J. Caballero, A. Valiente-Banuet, J. A. Soriano y P. Dávila. 1999c. Morphological variation and the process of domestication of *Stenocereus stellatus* in Central Mexico. *American Journal of Botany*, 86(4): 522-533.
- Casas, A., B. Pickersgill, J. Caballero y A. Valiente-Banuet. 1997. Ethnobotany and domestication in Xoconochtlí, *Stenocereus stellatus* (Cactaceae), in the Tehuacán Valley and La Mixteca Baja, Mexico. *Economic Botany*, 51(3): 279-292.
- Casas, A., A. Valiente-Banuet y J. Caballero. 2001. Evolutionary trends in columnar cacti under domestication in south-central Mexico. Pp. 137-163 en Fleming, T. H. y A. Valiente-Banuet (eds.). *Columnar cacti and their mutualistic: evolution, ecology and conservation*. University of Arizona Press. Tucson, Arizona.
- 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 Mexico. *American Journal of Botany*, 86(4): 534-542.
- Clark-Tapia, R. y F. Molina-Freaner. 2003. The genetic structure of a columnar cactus with a disjunct distribution: *Stenocereus gummosus* in the Sonoran Desert. *Heredity*, 90: 443-450.

- Cruz, M. y A. Casas. 2002. Morphological variation and reproductive biology of *Polaskia chende* (Cactaceae) under domestication in Central México. *Journal of Arid Environment*, 51: 561-576.
- Dubrovsky, J. G. 1996. Seed hidratation memory in Sonoran Desert cacti and its ecological implication. *American Journal of Botany*, 83(5): 624-632.
- Dubrovsky, J. G. 1998. Discontinuos hidratation as a facultative requirement for seed germination in two cactus species of the Sonoran Desert. *Journal of the Torrey Botanical Society*, 125(1): 33-39.
- Faegri, K. Y L. van der Pijl. 1971. The principles of pollination ecology. Pergamosn Press. Oxford.
- Felger, R. S. y M. B. Moser. 1985. *People of the Desert and Sea. Ethnobotany of the Seri Indians*. The University of Arizona Press. Tucson, Arizona.
- Fleming, T. H. 2002. Pollination biology of four species of Sonoran Desert columnar cacti. Pp. 207-224 en Fleming, T. H. y A. Valiente-Banuet (ed.). *Columnar cacti and their mutualistic: evolution, ecology and conservation*. University of Arizona Press. Tucson, Arizona.
- Fleming, T. H., S. Maurice, S. L. Buchmann y M. D. Tuttle. 1994. Reproductive biology and relative male and female fitness in a trioecious cactus, *Pachycereus pringlei* (Cactaceae). *American Journal of Botany*, 8(7):858-867.
- Fleming, T. H., S. Maurice y J. L. Hamrick. 1998. Geographic variation in the breeding system and the evolutionary stability of trioecy in *Pachycereus pringlei* (Cactaceae). *Evolutionary Ecology*, 12: 279-289.
- Fleming, T. H., C. T. Sahley, J. N. Holland, J. D. Nason y J. L. Hamrick. 2001. Sonoran desert columnar cacti and the evolution of generalized pollination systems. *Ecological Monographs*, 71(4): 511-530.
- Fleming, T. H., M. D. Tuttle y M. A. Horner. 1996. Pollination biology and the relative importance of nocturnal and diurnal pollinators in three species of Sonoran Desert columnar cacti. *The Southwestern naturalist*, 41(3): 257-269.
- Franco, A. C. y P. S. Nobel. 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology*, 77: 870-886.
- Gibson, A. C. y P. S. Nobel. 1986. *The cactus Primer*. Harvard University Press. Cambridge.

- Godínez-Álvarez, H. y A. Valiente-Banuet. 2000. Fruit-feeding behavior of the bats *Leptonycteris curasoae* and *Choeronycteris mexicana* in flight cage experiments: consequences for dispersal of columnar cactus seeds. *Biotropica*, 32(3):552-556.
- Godínez-Álvarez, H.; A. Valiente-Banuet y A. Rojas-Martínez. 2002. The role of seed dispersers in the population dynamics of the columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo*. *Ecology*, 83(9): 2617-2629.
- Godínez-Álvarez, H.; A. Valiente-Banuet y L. Valiente-Banuet. 1999. Biotic interaction and the populations and the population dynamics of the long lived cactus *Neobuxbaumia tetetzo* in the Tehuacán Valley, Mexico. *Canadian Journal of Botany*, 77: 203-208.
- Grant, V. y K. A. Grant. 1979. The pollination spectrum in the southwestern american cactus flora. *Plant Systematics and Evolution*, 133: 29-37.
- Hernández, H. M. y R. T. Bárcenas. 1995. Endangered cacti in the Chihuahuan Desert: I. Distribution patterns. *Conservation Biology*, 9(5): 1176-1188.
- Hernández, H. M. y H. Godínez. 1994. Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. *Acta Botánica Mexicana*, 26:33-52.
- Hernández, H. M. y C. Gómez-Hinostrosa. (En prensa). An analysis of the diversity and endemism of Cactaceae in the Chihuahuan Desert. En: Cartron, J. L. y G. Cevallos (eds.). *Biodiversity ecosystems, and conservation in northern México*. Oxford University Press.
- Holland, J. N. y T. H. Fleming. 1998. The evolution of obligate pollination mutualisms: Senita cactus and senita moth. *Oecologia*, 114(3): 368-375.
- Holland, J. N. y T. H. Fleming. 1999. Mutualistic interactions between *Upiga virescens* (Pyralidae), a pollination seed-consumer and *Lophocereus schottii* (Cactaceae). *Ecology*, 80: 2074-2084.
- Hunt, D. 1999. CITES Cactaceae checklist. Royal Botanic Gardens Kew/ International Organization for Succulent Plant Study. Inglaterra.
- Hutto, R. L., J. R. McAuliffe y L. Hogan. 1986. Distributional associates of the saguaro (*Carnegiea gigantea*). *The Southwestern naturalist*. 31(4): 469-476.
- Jordan, P. W. y P. S. Nobel. 1982. Height distributions of two species of cacti in relation to rainfall, seedling establishment and growth. *Botanical Gazette*, 143(4): 511-517.

- Luna-Morales, C. del C. y J. R. Aguirre R. 2001. Clasificación tradicional y distribución ecológica de la pitaya Mixteca en México. *Interciencia*, 26(1):18-24.
- Lomeli-Mijes, E. y E. P. Pimienta-Barrios. 1993. Demografía reproductiva del Pitayo (*Stenocereus queretaroensis* (Web.) Buxbaum). *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*, 38: 13-20.
- Lou, Y. y P. S. Nobel. 1993. Growth characteristics of newly initiated cladodes of *Opuntia ficus-indica* as affected by shading, drought and elevated CO₂. *Physiological Plant*, 87:467-474.
- Mandujano, M. C., J. Golubov y C. Montaña. 1997. Dormancy and endozoochorous dispersal of *Opuntia rastrera* seeds in the southern Chihuahuan Desert. *Journal of Arid Environments*, 36: 259-266.
- McGregor, S. E., S. M. Alcorn y G. Olin. 1962. Pollination and pollinating agents of the saguaro. *Ecology*, 43(2): 259-267.
- Molina-Freaner, F., A. Rojas-Martínez, T. H. Fleming y A. Valiente-Banuet. (En prensa). Pollination biology of the columnar cactus *Pachycereus pecten-aboriginum* in north-western México. *Journal of Arid Environments*.
- Moss, E. H. 1959. *Flora of Alberta*. University of Toronto Press. Toronto.
- Nassar, J. M., N. Ramírez y O. Linares. 1997. Comparative pollination biology of venezuelan columnar cacti and the role of Néctar-feeding bats in their sexual reproduction. *American Journal of Botany*, 84(8): 918-927.
- Nobel, P. S. y E. Pimienta-Barrios. 1995. Monthly stem elongation for *Stenocereus queretaroensis*: relationships to environmental conditions, net CO₂ uptake and seasonal variation in sugar content. *Environmental and experimental Botany*, 35(1): 17-24.
- Nolasco, H., F. Vega-Villasante y A. Díaz-Rondero. 1997. Seed germination of *Stenocereus thurberi* (Cactaceae) under different solar irradiation levels. *Journal of Arid Environments*, 36: 123-132.
- Otero-Arnaiz, A., A. Casas, C. Bartolo, E. Pérez-Negrón y A. Valiente-Banuet. 2003. Evolution of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) under domestication in the Tehuacán Valley, Central Mexico: Reproductive biology. *American Journal of Botany*, 90(4): 593-602.

- Paredes Aguilar, R., T. R. Van Devender y R. S. Felger. 2000. *Cactáceas de Sonora México: su diversidad, uso y conservación*. IMADES/Arizona-Sonora Desert Museum Press. Tucson, Arizona. 143 pp.
- Parker, K. C. 1988. Growth rates of *Stenocereus thurberi* and *Lophocereus schottii* in southern Arizona. *Botanical Gazette*, 149(3): 335-346.
- Parker, K. C. 1993. Climatic effects on regeneration trends for two columnar cacti in the northern Sonoran Desert. *Annals of the Association of American Geographers*, 83 (3): 452–474.
- Pavón, N. P. y O. Briones. 2001. Phenological patterns of nine perennial plants in an intertropical semi-arid Mexican scrub. *Journal of Arid Environments*, 49: 265-277.
- Petit, S. 1995. The pollinators of two species of columnar cacti on Curaçao, Netherlands Antilles. *Biotropica*, 27: 538-541.
- Petit, S. 2001. The reproductive phenology of three sympatric species of columnar cacti on Curaçao. *Journal of Arid Environments*, 49: 521-531.
- Pierson, E. A. y R. M. Turner. 1998. An 85-year study of saguaro (*Carnegiea gigantea*) demography at the Desert Laboratory, Tumamoc Hill. *Ecology*, 79:2676–2693.
- Pimienta-Barrios, E. y R. F. del Castillo. 2002. Reproductive biology. Pp. 75-90 en P. S. Nobel (ed.). *Cacti: biology and uses*. University of California Press. California.
- Pimienta, E., G. Hernández, A. Domínguez y P. S. Nobel. 1998. Growth and development of the arborescent cactus *Stenocereus queretaroensis* in a subtropical semiarid environment, including effects of gibberellic acid. *Tree Physiology*, 18: 59-64.
- Pimienta Barrios, E. y O. S. Nobel. 1994. Pitaya (*Stenocereus spp.*, Cactaceae): An ancient y modern fruit crop of Mexico. *Economic Botany*. 48: 76-83.
- Pimienta-Barrios, E. y P. S. Nobel. 1995. Reproductive characteristics of pitayo (*Stenocereus queretaroensis*) and their relationships with soluble sugars and irrigation. *Journal of American Society of Horticultural Science*, 120(6): 1082-1086.
- Pimienta-Barrios, E. y P. S. Nobel. 1998. Vegetative, reproductive, and Physiological adaptations to aridity of pitayo (*Stenocereus queretaroensis*, Cactaceae). *Economic Botany*, 52(4): 401-411.

- Proctor, M. y P. Yeo. 1979. *The pollination of flowers*. William Collins Sons & Co. Ltd. Glasgow. London.
- Ruiz, A., M. Santos y J. Cavelier. 2000. Estudio fenológico de cactáceas en el enclave seco de la Tatacoa, Colombia. *Biotropica*, 32(3): 397-407.
- Sahley, C. T. 1996. Bat and hummingbird pollination of an autotetraploid columnar cactus, *Weberbauerocereus weberbaueri* (Cactaceae). *American Journal of Botany*, 83(10): 1329-1336.
- Sahley, C. T. 2001. Vertebrate pollination, fruit production, and pollen dispersal of *Stenocereus thurberi* (Cactaceae). *The Southwestern Naturalist*, 46(3): 261-271.
- Salcedo-Pérez, E. y J. H. Arreola-Nava. 1991. El cultivo del pitayo en Techaluta, Jalisco. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*, 26: 84-91.
- Shreve, F. 1910. The rate of establishment of the giant cactus. *Plant World*, 13: 235-240.
- Shreve, F. 1917. The establishment of desert perennials. *Journal of Ecology*, 5: 210-216.
- Steenbergh, W. F. y C. H. Lowe. 1969. Critical factors during the first years of life of the saguaro (*Cereus giganteus*) at Saguaro National Monument, Arizona. *Ecology*, 50(5): 825-834.
- Steenbergh, W. F. y C. H. Lowe. 1977. *Ecology of the saguaro II: reproduction, germination, establishment, growth and survival of the young plant*. National Park Service Scientific Monograph Series No. 8. Government Printing Office. Washington, D. C.
- Stephenson, A. G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 12: 253-279.
- Turner, R. M. 1990. Long-term vegetation change at a fully protected Sonoran Desert site. *Ecology*, 7: 464-477.
- Turner, R. M., S. M. Alcorn, G. Olin y J. A. Booth. 1966. The influence of shade, soil and water on saguaro seedling establishment. *Botanical Gazette*, 127(2-3): 95-102.
- Valiente-Banuet, A., Ma. del C. Arizmendi, A. Rojas-Martínez, A. Casas, H. Godínez Álvarez, C. Silva y P. Dávila-Vindiola. 2002. Biotic interactions and population Dynamics of columnar cacti. Pp. 225-240 en Fleming, T. H. y A.

- Valiente-Banuet (eds.). Columnar cacti and their mutualistic: evolution, ecology and conservation. University of Arizona Press. Tucson, Arizona.
- Valiente-Banuet, A., Ma. del C. Arizmendi, A. Rojas-Martínez y I. Domínguez-Canseco. 1996. Ecological relationships between columnar cacti and nectar-feeding bats in Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 12: 103-119.
- Valiente-Banuet, A. y E. Ezcurra. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacan Valley, Mexico. *Journal of Ecology*, 79: 961-971.
- Valiente-Banuet, A., A. Rojas-Martínez, A. Casas, Ma. Del C. Arizmendi y P. Dávila. 1997a. Pollination Biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalensis* and *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, central Mexico. *American Journal of Botany*, 84(4): 452-455.
- Valiente-Banuet, A., A. Rojas-Martínez, A. Casas, Ma. Del C. Arizmendi y P. Dávila. 1997b. Pollination biology of two winter-blooming giant columnar cacti in the Tehuacán Valley, central Mexico. *Journal of Arid Environments*, 37:331-341.
- Valiente-Banuet, A., F. Vite y J. A. Zavala Hurtado. 1991. Interaction between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse shrub *Mimosa luisana*. *Journal of Vegetation Science*, 2: 11-14.
- Yetman, D. 1998. *Scattered Round Stones*. University of Arizona Press. Tucson.
- Yetman, D. y T. R. Van Devender. 2002. *Mayo ethnobotany: land, history, and traditional knowledge in northwest Mexico*. University of California Press. California.
- Zavala-Hurtado, J. A. y A. Díaz-Solís. 1995. Repair growth, age and reproduction in the giant columnar cactus *Cephalocereus columna-trajani* (Karwinski ex. Pfeiffer) Schuman (Cactaceae). *Journal of Arid Environments*, 31: 21-31.

CAPITULO II

EL PITAYAL DEL SUR DE SONORA

2.1 Introducción

En Sonora, México están presentes nueve especies de cactus columnares. Estas incluyen a *Carnegiea gigantea*, *Pachycereus pringlei*, *P. pecten-aboriginum*, *Lophocereus schottii* (*P. schottii*, de acuerdo con la nomenclatura actual; Anderson, 2001), *Stenocereus thurberi*, *S. alamosensis*, *S. montanus*, *S. gummosus* y *Pilosocereus alensis*. La pitaya dulce, *Stenocereus thurberi*, es uno de los cactus columnares más abundantes en el Desierto Sonorense. Destaca por su importancia ecológica, cultural y económica. Forma bosques con una alta densidad de individuos en la región localmente conocida como El Pitayal, localizada en la planicie costera del sur de Sonora. En El Pitayal y en general en la costa de Sonora es comúnmente el elemento más conspicuo de la vegetación. La gente mayo (indígenas de la región) usan los frutos, leña y madera de esta especie; por lo que representa un componente importante de su dieta y material cultural. A pesar del gran valor ecológico de la región, la agricultura y acuicultura han y siguen causando cambios ambientales severos y modificaciones profundas en las comunidades naturales de la porción sur de esta región (Búrquez y Martínez-Yrizar, 1997, en prensa).

Ya que no existe un verdadero ordenamiento ecológico del territorio y menos aún, una vigilancia que asegure el cumplimiento de las normas ecológicas, resulta de gran importancia entender la biología de poblaciones de una de las plantas más importantes y frágiles de esta comunidad: *Stenocereus thurberi*. Una planta de la que depende en gran parte la subsistencia de los habitantes locales y que podría aprovecharse de manera sustentable. Sin embargo, ante un vacío de información y acción legal, está siendo erradicada velozmente.

2.2 Objetivos

Este estudio tiene como objetivos conocer la estructura poblacional de *Stenocereus thurberi* (pitayo) en el sur de Sonora, analizar su biología reproductiva, determinar algunos aspectos sobre la biología de frutos y producción de semillas e integrar un Sistema de Información Geográfica para evaluar la dinámica espacial de las poblaciones de pitayo. Lo anterior con el fin de

tener un mejor entendimiento de los factores que influyen en el crecimiento individual y en la producción de frutos de la población de este cactus columnar para integrar un modelo simple de uso y manejo en el sur de Sonora en un futuro.

El estudio de la biología de las poblaciones de *S. thurberi*, busca generar información importante para entender su ecología básica, produciendo además datos que podrán ser utilizados para la apreciación, conservación y aprovechamiento sustentable de El Pitayal.

2.3 Especie de estudio: *Stenocereus thurberi* (Engelm.) Buxb. (Cactaceae)

Stenocereus thurberi, comúnmente llamado pitaya dulce, es un cactus columnar de 3-8 m de altura con numerosos tallos verticales ramificados desde la base o desde un tronco corto (Figura 2.1). Los tallos miden 15-20 cm de diámetro y presentan de 12-19 costillas. Las espinas son de color gris a negro, de 1.2-2.5 (ocasionalmente 4) cm de largo, y están agrupadas en aréolas con 12 espinas radiales y 1-3 centrales. Las flores son hermafroditas, tubulares de color blanco a crema con un exterior verde y en muchos casos morado. Miden entre 6 y 8 cm de largo, abren después del atardecer y cierran cerca del medio día del siguiente día. El fruto de 4-7.5 cm de diámetro, contiene pulpa rojiza y numerosas semillas negras y brillosas (Turner *et al.*, 1995).

Stenocereus thurberi se encuentra desde el norte de Sinaloa y oeste de Chihuahua hasta el sudoeste de Arizona y la mitad sur de la península de Baja California (Turner *et al.*, 1995). Su distribución muestra una dependencia del patrón de lluvias, con contribución importante de la lluvia veraniega (Turner *et al.*, 1995). En el extremo norte de distribución, los individuos de *S. thurberi* muestran frecuentemente daños por heladas, como constricciones y fisuras en los tallos (Parker, 1988a). Las bajas temperaturas probablemente limitan la distribución más hacia el norte (Turner *et al.*, 1995).

Stenocereus thurberi es localmente dominante en pendientes o llanos. En el extremo norte de su distribución las plantas están restringidas a pendientes rocosas y a bordes de acantilados donde por la noche la radiación de calor los protege de las heladas (Parker, 1988b). En los llanos costeros del sur del Desierto Sonorense y en los matorrales costeros, donde las heladas son muy raras o inexistentes, las plantas alcanzan su altura máxima. Hacia el sur, las poblaciones

son grandes y cubren muchos kilómetros cuadrados, pero en su límite norte extremo, son pequeñas y están ampliamente separadas (Turner *et al.*, 1995).



Figura 2.1. Individuo de *Stenocereus thurberi* en El Pitayal del sur de Sonora, México. Nótese el tronco bien desarrollado. En la imagen se observa al Sr. Vicente Tajia colectando pitayas.

La pitaya dulce tiene un tiempo de floración prolongado que se extiende al menos durante 15 semanas. La floración comienza a mediados de mayo, aunque en algunas ocasiones se presentan flores desde finales de abril (Fleming, 2000). En un estudio reciente (Fleming *et al.*, 1996) se muestra que las flores autopolinizadas no producen frutos; en contraste, las polinizadas manualmente por entrecruza producen fruto en un 95% de los casos. Aún cuando *S. thurberi* presenta el síndrome quiropterófilo o de polinización por murciélagos, en algunos sitios los principales polinizadores son los colibríes (Fleming *et al.*, 1996). Los frutos maduran a lo largo del verano y ofrecen su pulpa a los dispersores. No hay duda de que los animales son el principal medio de dispersión de las semillas (Turner *et al.*, 1995).

El establecimiento de *S. thurberi* es facilitado por la sombra de plantas nodrizas y rocas. En Organ Pipe Cactus National Monument en Arizona, el 85% de los cactus menores de 1 m de altura muestran asociación con plantas nodrizas o rocas (Parker, 1987a).

En Organ Pipe Cactus National Monument, la edad reproductiva comienza cuando alcanzan una altura de 2-2.5 m; para entonces, cuentan con 4-10 brazos. Las plantas grandes y maduras pueden producir más de 50 frutos en una estación con un promedio de 1969 semillas por fruto, lo que indica que el potencial reproductivo de los individuos maduros es alto (Parker, 1987b). Es posible que en las condiciones más húmedas y con menos restricciones ambientales de El Pitayal, los individuos crezcan más rápido y alcancen la edad reproductiva más pronto.

2.4 Descripción del área de estudio

2.4.1 Localización

El estudio se llevó a cabo entre el 2000 y el 2002 en la planicie costera del sur de Sonora (109° 30' 00" N y 109° 06' 00" N, 26° 45' 00" W y 26° 30' 00" O) en la región llamada localmente El Pitayal, denominada así por la gran densidad de pitayos que ahí se encuentran. El área de estudio comprende un área aproximada de 300 km² entre la bahía Yavaros y el estero Bamocha en el municipio de Huatabampo, dentro de la comunidad indígena mayo de Masiaca (Figura 2.2). La gente mayo usa los productos derivados de esta especie, como los frutos, leña y madera, formando un componente importante de su dieta y material cultural.



Figura 2.2. Localización de El Pitayal en la planicie costera del sur de Sonora mostrando la ubicación de los dos sitios de estudio.

2.4.2 Clima

El clima dominante en esta región es muy seco o desértico muy cálido BW(h)hw, con temperatura media anual de 22 a 24 °C, lluvias de verano y porcentaje de precipitación invernal entre 5 y 10.2 (García, 1973). La precipitación media anual es de 300 a 450 mm (INEGI, 1988). Los datos promedio de 1975 al 2001 de la estación meteorológica más cercana (proporcionados por la Comisión Nacional del Agua) ubicada aproximadamente a 30 Km al noroeste de los sitios a una altitud de 36 m (Sinahuisa, 26° 55' 06" N y 109° 27' 12" O), indican una temperatura media anual de 23.82 °C y una precipitación total de 365 mm al año. Sin embargo, en el 2001 la precipitación total anual fue mucho mayor que en otros años (550 mm) concentrándose principalmente en los meses de julio, agosto y septiembre (Figura 2.3).

2.4.3 Suelos

Los suelos son de origen aluvial, profundos (más de 50 cm), con coloración castaño grisáceo claro, castaño claro, gris claro y castaño grisáceo oscuro, de textura areno-arcillosa, areno-arcillo-limosa, arcillo-arenosa, arcillosa y franco arcillosa, con drenaje interno medio a lento, la pedregosidad y la rocosidad son casi nulas. Estos suelos presentan erosión hídrica laminar con grado moderado a leve (COTECOCA, 1989).

2.4.4 Vegetación

Gentry (1942) definió la vegetación del área de estudio como bosque espinoso, término que fue utilizado también por Rzedowski (1978) en la clasificación de la vegetación de México. INEGI (1984) la denominó Matorral Crasicaule. Recientemente la vegetación para esta región ha sido denominada Matorral Espinoso Costero por su cercana afinidad con el matorral del piedemonte, una antigua subdivisión del Desierto Sonorense (Búrquez *et al.*, 1999). El Pitayal es engañoso, su baja estatura y confusa apariencia esconden una notable riqueza de especies. Friedman (1996) en su estudio sobre la vegetación de esta región identificó alrededor de 500 especies de plantas vasculares, de las cuales 42 se encuentran en su límite norte de distribución y 43 en su límite sur. Especies como *Bursera laxiflora*, *Cordia parvifolia*, *Jatropha cinerea*, *Lycium berlandieri*, *Fouquieria macdougalli*, *Pachycereus pecten-*

aboriginum, *Stenocereus alamosensis* y *S. thurberi* son componentes importantes de esta vegetación.

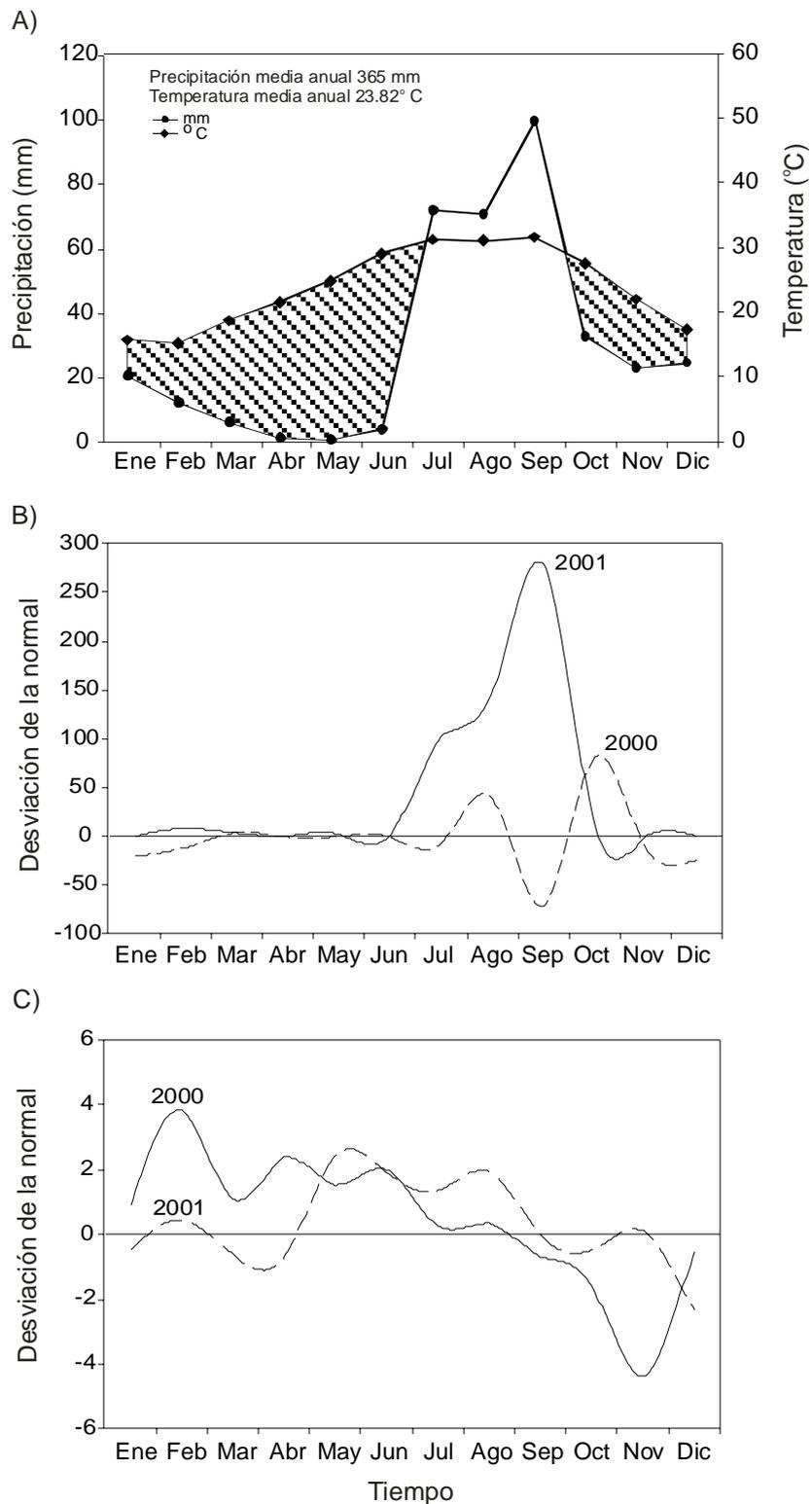


Figura 2.3. Precipitación y temperatura de la estación meteorológica Sinahuiza, ubicada a 30 Km de los sitios de estudio. A) Datos promedios del periodo de 1975-2001 (CNA, Hermosillo). B) Desviación de los datos de precipitación (mm) respecto a la normal para los años 2000 y 2001. C) Desviación de los datos de temperatura (°C) respecto a la normal para los años 2000 y 2001.

2.5 Transformación y uso sustentable

En años recientes, muchas poblaciones de cactáceas han sido objeto de intensos disturbios, tales como la fragmentación del hábitat, colecta ilegal y comercio, y cambio de uso de suelo para agricultura y ganadería (Arias-Montes, 1993). Esto amenaza severamente la persistencia de muchas especies de cactáceas que dadas sus características biológicas, como bajas tasas de crecimiento y baja probabilidad de sobrevivencia durante las primeras etapas de su establecimiento (Steenbergh y Lowe, 1969; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Valiente-Banuet *et al.*, 1991), parecen ser particularmente vulnerables al disturbio.

A partir de los años cincuentas, con la construcción de presas, comenzó a expandirse la zona de irrigación para la agricultura en los valles costeros de Sonora, dando como resultado el desmonte de las áreas adyacentes a los deltas de los ríos Sonora, Mátape, Yaqui, Mayo y Fuerte. Originalmente, estos deltas albergaban una rica vegetación cuyo principal componente consistía de matorrales espinosos costeros y vegetación riparia en los canales deltaicos. Actualmente, debido a los desmontes agrícolas, quedan solamente algunos restos de esta vegetación que formaba un cinturón costero casi continuo (Búrquez y Martínez-Yrizar, 1997). Uno de estos fragmentos es la región de El Pitayal. La tendencia de estos manchones que quedan es hacia su desaparición y su desmonte total para ser incorporados al distrito de Riego Mayo-Fuerte (Wruck Spillecke, 2000) o a las actividades acuícolas.

Con la construcción de la presa Huites sobre el río Fuerte en Sinaloa, se ha despertado un creciente interés en desarrollar la agricultura de irrigación en las zonas costeras con suelos aluviales profundos que aún no han sido utilizados con fines agrícolas. El modelo económico es el mismo que se ha utilizado desde la construcción de las primeras presas a mediados del siglo pasado: la transformación de las comunidades vegetales nativas para dar paso al gran capital agrícola sin una evaluación contingente del costo del desarrollo, del valor de los servicios de los ecosistemas, o del efecto social y económico del desarrollo agrícola sobre la población local (Búrquez y Martínez-Yrizar, 2000).

A pesar del valor comercial potencial y del valor ecológico de El Pitayal, la expectativa de irrigación ha ocasionado el desmonte de una porción en la parte sur de El Pitayal. Actualmente se encuentra bajo una fuerte presión de ganadería y de posible desmonte para agricultura y establecimiento de granjas acuícolas

(principalmente para camaronicultura), lo que sin duda provocará modificaciones severas al ambiente y como consecuencia la erosión de elementos culturales arraigados del grupo indígena mayo: la recolección de pitayas y productos medicinales y útiles de El Pitayal.

Literatura citada

- Arias-Montes, S., 1993. Cactáceas: Conservación y Diversidad en México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, 44: 109–115.
- Búrquez, A. y A. Martínez-Yrizar. 1997. Conservation and land use in Sonora. *Journal of the Southwest*, 39: 371-398.
- Búrquez, A. y A. Martínez-Yrizar. 2000. El desarrollo económico y la conservación de los recursos naturales. Pp. 267-333 en Almada Bay, I (compilador). *Sonora 2000 a debate: Problemas y soluciones, riesgos y oportunidades*. Ed. Cal y arena. Hermosillo, Sonora.
- Búrquez, A. y A. Martínez-Yrizar. (En prensa). Conservation and habitat transformation in northwestern Mexico. En Felger, R. S. y W. Broyles (eds). *Dry Borders: great natural areas of the Gran Desierto and upper Gulf of California*. University of Utah Press. Salt Lake City.
- Búrquez, A., A. Martínez-Yrizar, R. S. Felger y D. Yetman. 1999. Vegetation and habitat diversity at the southern edge of the Sonoran Desert. Pp. 36-67 en Robichaux, R. H. (ed.). *Ecology of Sonoran Desert plants and plants communities*. University of Arizona Press. Tucson, Arizona.
- Comisión Técnico Consultiva para la Determinación Regional de los Coeficientes de Agostadero (COTECOCA). 1989. *Coeficientes de agostadero de la República Mexicana, Edo. de Sonora*. COTECOCA, SARH. México.
- Fleming, T. H. 2000. Pollination of cacti in the Sonoran desert. *American Scientist*, 88: 432-439.
- Fleming, T. H., M. D. Tuttle y M. A. Horner. 1996. Pollination biology and the relative importance of nocturnal and diurnal pollinators in three species of Sonoran Desert columnar cacti. *The Southwestern Naturalist*, 41(3): 257-269.
- Friedman, S. L. 1996. Vegetation and flora of the coastal plains of the Río Mayo region, southern Sonora, Mexico. Tesis de maestría. Arizona State University, Tempe.

- García, E. 1973. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana)*. Instituto de Geografía, UNAM. México, D. F.
- Gentry, H. S. 1942. Río Mayo plants: a study of the flora and vegetation of the valley of the Río Mayo in Sonora. Carnegie Institution Publications, Washington, D. C.
- Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI). 1988. *Atlas nacional del medio físico*.
- Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI). 1984. Carta de uso del suelo y vegetación 1:250000, Huatabampo G12-6.
- Parker, K. C. 1987a. Site-related demographic patterns of organ pipe cactus populations in southern Arizona. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 114(2): 149-155.
- Parker, K. C. 1987b. Seedcrop characteristics and minimum reproductive size of organ pipe cactus (*Stenocereus thurberi*) in southern Arizona. *Madroño*, 34(4): 294-303.
- Parker, K. C. 1988a. Growth rates of *Stenocereus thurberi* and *Lophocereus schottii* in southern Arizona. *Botanical Gazete*, 149(3): 335-346.
- Parker, K. C. 1988b. Environmental relationships and vegetation associates of columnar cacti in the Sonoran Desert. *Vegetatio*, 78: 125-140.
- Rzedowski, J. 1978. *La vegetación de México*. Limusa. México.
- Steenbergh, W. F. y C. H. Lowe. 1969. Critical factors during the first years of life of the saguaro (*Cereus giganteus*) at Saguaro National Monument, Arizona. *Ecology*, 50(5): 825-834.
- Turner, R. M., J. E. Bowers y T. L. Burgess. 1995. *Sonoran Desert Plants: an ecological atlas*. The University of Arizona Press. Tucson, Arizona.
- Valiente-Banuet, A. y E. Ecurra. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacan Valley, Mexico. *Journal of Ecology*, 79: 961-971.
- Valiente-Banuet, A., Briones, O., Bolongaro-Crevenna, A., Ezcurrea, E., Rosas, M., 1991. Spatial relationships between cacti and nurse shrubs in a semi-arid environment in central Mexico. *Journal of Vegetation Science* 2, 15–20.
- Wruck Spillecke, W. La necesidad de mantener ecosistemas naturales en los distritos de riego costeros del noroeste de México. En memorias del

Congreso Internacional de Transferencia de Sistemas de Riego. Mazatlán,
Sinaloa, México, 2-9 de abril de 2000.

CAPITULO III

ESTRUCTURA POBLACIONAL Y VARIACIÓN ESPACIAL DE *STENOCEREUS THURBERI* (CACTACEAE) EN EL SUR DE SONORA, MÉXICO

3.1 Introducción

Aún cuando las características macroambientales pueden parecer relativamente homogéneas, el microambiente en que las plantas habitan puede cambiar dramáticamente en una distancia geográfica relativamente corta (Davies y Snaydon, 1976; Grubb, 1977). Algunas variables ambientales como las condiciones edafológicas pueden causar cambios en la estructura y densidad de las poblaciones y de las comunidades (McAuliffe, 1991; Witkowski y O'Connor, 1996). Además de las condiciones del suelo otros factores como las interacciones bióticas pueden jugar un papel importante en la variación espacial de la estructura de las comunidades (Daiyuan *et al.*, 1998).

En un contexto geográfico, la variabilidad climática (principalmente en función de la precipitación) se ha relacionado como el mayor factor que causa el reclutamiento episódico en plantas leñosas de ambientes áridos (incluyendo a cactáceas) y, consecuentemente, se asume que la estructura de edades o de tamaños de una población refleja los años o periodos favorables para el establecimiento de individuos (Brum, 1973; Steenbergh y Lowe 1977; Jordan y Nobel 1979, 1981, 1982; Turner, 1990; Parker, 1993; Schmalzel *et al.*, 1995; Pierson y Turner, 1998; Swetnam y Betancourt, 1998; Rae y Ebert, 2002).

Dicho patrón de establecimiento episódico puede tener grandes efectos en la demografía de las especies (Shreve, 1917; Barbour, 1968; Ackerman, 1979; Sherbrooke, 1989; Parker, 1993; Bowers, 1994). En algunos casos, provoca una disminución en las poblaciones cuando las plántulas son muy pocas para reemplazar a los adultos, esto es que su R_0 (la tasa de reemplazo poblacional) es menor a 1 en el largo plazo. En el caso del cactus columnar *Carnegiea gigantea* las poblaciones sufren ciclos de abundancia y escasez que hacen que sus poblaciones cambien en abundancia relativa con las fases arbustivas –nodrizas, que facilitan su establecimiento (Shreve 1910; Niering *et al.*, 1963; Steenbergh y Lowe 1977, 1983).

La dinámica poblacional de las especies se encuentra además fuertemente asociada a factores bióticos que incluyen procesos de reproducción, dispersión de

semillas y competencia interespecifica e intraespecifica. En la mayoría de las especies de cactáceas estudiadas, las semillas germinan únicamente en sitios seguros bajo la sombra de plantas nodrizas (Turner *et al.*, 1966; Steenberg y Lowe, 1977; Franco y Nobel, 1989; Valiente-Banuet y Escurra, 1991; Valiente-Banuet *et al.*, 1991; Mandujano *et al.*, 1996; Nolasco *et al.*, 1997), por lo que el reclutamiento de plántulas producidas sexualmente ha sido reportado como un evento poco común (Turner *et al.*, 1966; Mandujano *et al.*, 1996). La dinámica poblacional también se ve afectada por la depredación de semillas, ya que puede reducir el éxito de la dispersión y establecimiento de nuevos individuos (Reichman, 1979, 1984; Brown *et al.*, 1979; Davidson *et al.*, 1985).

Así, el clima, el éxito de los polinizadores en el transporte de polen, la disponibilidad de dispersores que depositen el suficiente número de semillas en microhabitats adecuados para la germinación y establecimiento, y otros aspectos biológicos, deben conjugarse para tener un año de reclutamiento exitoso (Bowers *et al.*, 1995).

El clima y la topografía en el sitio de estudio son aparentemente uniformes; sin embargo, presentan una marcada variación espacial y temporal que pueden ocasionar cambios en la estructura poblacional. Los objetivos de este trabajo son documentar la estructura poblacional del cactus columnar *Stenocereus thurberi*, así como su reclutamiento natural en la planicie costera del sur de Sonora. Además, a través de un muestreo extensivo, se explora la variación espacial en las características morfológicas a nivel individual y poblacional.

3.2 Métodos

3.2.1 Estructura poblacional en sitios permanentes de observación

Para evaluar la variación en la estructura de tamaños, se seleccionaron dos sitios de muestreo de carácter permanente: sitio 1, 26° 38' 11" N, 109° 18' 37" O; sitio 2, 26° 37' 52" N, 109° 19' 46" O, que cubren un área de 3500 m² y 4500 m², respectivamente. Cada planta de *S. thurberi* encontrada dentro de los sitios fue numerada y etiquetada con etiquetas de aluminio para su localización posterior.

Para definir la estructura de tamaños en cada sitio, entre junio del 2000 y mayo del 2001 se eligieron 98 individuos en el sitio 1, de los cuales dos fueron excluidos del análisis de los datos debido a que murieron en el siguiente año de

muestreo (2001), y 118 individuos en el sitio 2. Para cada uno de los individuos marcados se tomaron los siguientes datos:

- Número total de brazos.
- Mediciones de dos diámetros de cobertura, formándose un ángulo recto para calcular la cobertura.
- Medición del perímetro en la base del tronco principal para calcular área basal.
- Altura del brazo más alto, medido desde el nivel del suelo hasta el ápice sin considerar la altura agregada por las espinas. A partir de los 2 m de altura, las alturas de los individuos fueron redondeadas a los 50 cm más cercanos a su altura máxima.
- Longitud total de cada brazo para obtener la sumatoria de las longitudes de los brazos totales por individuo. Debido a la complejidad de la arquitectura de los individuos, solo los brazos menores de 1 m tienen una medición precisa, y las longitudes de los otros brazos al igual que en la medición de la altura de los individuos, fueron redondeados a los 50 cm más cercanos a su longitud real.

Además de establecer la estructura de tamaños de acuerdo con sus características morfométricas, se registró el desarrollo reproductivo de los individuos categorizándolos como reproductivos y no reproductivos con base en la presencia de botones, flores y/o frutos. Los aspectos reproductivos de *S. thurberi* son descritos detalladamente en el capítulo IV.

Adicionalmente, al final de la temporada de lluvias del 2000, 2001 y 2002 se hicieron observaciones en ambos sitios para documentar la germinación y establecimiento de nuevos individuos.

Los análisis estadísticos fueron hechos con el programa SPSS versión 10.0. Se hizo un Análisis de Varianza para probar las diferencias en la estructura de tamaños entre los sitios. Las relaciones entre cada uno de los parámetros fueron exploradas con análisis de correlación.

3.2.2 Variación espacial

Para examinar la distribución espacial de la densidad de *S. thurberi*, su biomasa y los cambios en la estructura de tamaños en un contexto geográfico, se censaron entre el 2001 y el 2002 todos los individuos encontrados en 53 parcelas

de 30 x 30 m. Las parcelas fueron seleccionadas arbitrariamente dentro de un área de aproximadamente 300 km² de la planicie costera del sur de Sonora (municipio de Huatabampo, comunidad de Masiaca; ver Figura 2.3.). En cada una de estas parcelas se midió la densidad de pitayos, sus características métricas (las mismas que se mencionan en el apartado anterior a excepción de la longitud individual de los brazos) y, como un indicador de la riqueza de especies, también se incluyó la identificación de todas las especies perennes presentes en cada parcela.

Como indicadores de la variación espacial, en cada parcela se calcularon dos grupos de datos: 1) los valores promedio y sus varianzas por individuo por parcela, que representan un individuo ideal en esa ubicación espacial en particular, y 2) las características poblacionales derivadas de la suma de los atributos de todos los individuos contenidos en una parcela –esto es, indicadores de abundancia. Para evaluar el grado de variación espacial se utilizó el cociente varianza sobre promedio, también conocido como coeficiente de dispersión (Whittaker, 1975).

3.3 Resultados

3.3.1 Reclutamiento

A pesar de una revisión minuciosa después de las lluvias veraniegas y de invierno, no se detectó el ingreso a la población de ningún nuevo individuo en los dos sitios de estudio (0.35 y 0.45 ha) durante los tres años de trabajo de campo. Los individuos de menor tamaño encontrados fueron uno de 31 cm en el sitio 1 y uno mas de 20 cm en el sitio 2, (12 y 10 años, respectivamente, de acuerdo a la ecuación de crecimiento de Parker, 1988). Asimismo, en ninguno de los 53 cuadrantes de 30 x 30 m (4.8 ha) se detectaron plántulas o individuos juveniles que hubiesen ingresado recientemente a la población.

3.3.2 Estructura de tamaños en los sitios de observación permanente

Como consecuencia de la escasez de reclutamiento, la estructura poblacional de ambos sitios presenta un severo déficit de las clases de tamaño pequeño. En ambos sitios, la estructura de tamaños se caracterizó por una alta frecuencia de plantas en las categorías intermedias (individuos maduros) con un decremento en el número de individuos hacia las categorías mayores (Figura 3.1).

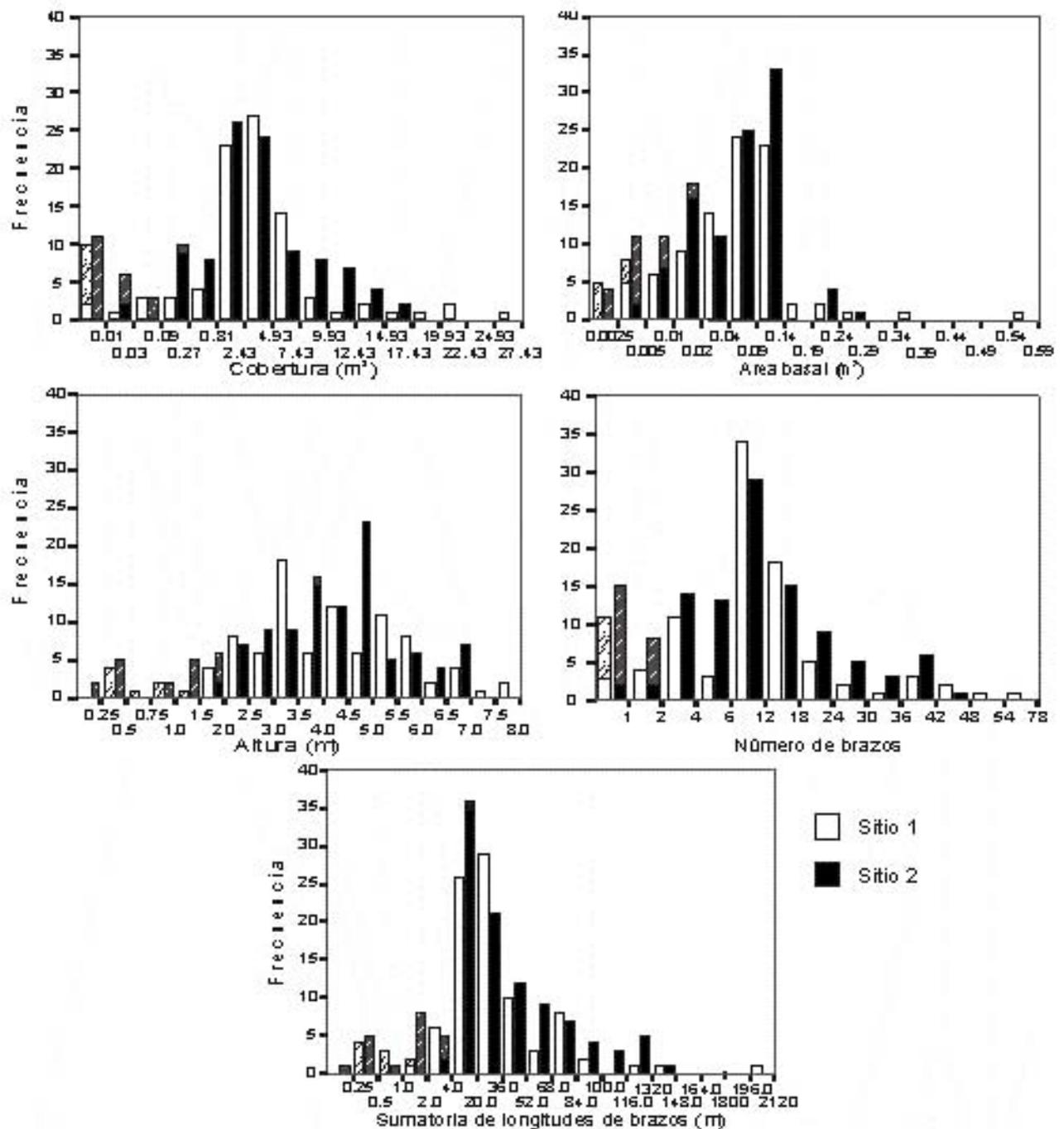


Figura 3.1. Estructura de tamaños de dos poblaciones de *Stenocereus thurberien* en el sur de Sonora, México. La fracción de las barras con achurado muestra el número de individuos no reproductivos en cada clase de tamaño. Nótese que la escala en el eje de las abscisas no es uniforme, ya que se procuró mostrar más variación en las clases pequeñas de tamaño.

Para todas las variables, algunas clases de tamaño relativamente grande o definitivamente grandes, están mucho mejor representadas que otras de menor tamaño. Esto produce distribuciones multimodales muy distintivas que indican reclutamiento episódico pasado (Figura 3.1). La densidad de individuos para ambos sitios es muy similar, aproximadamente 274 ind/ha en el sitio 1 y 262 ind/ha en el sitio 2. En términos de los valores promedio, para ninguna de las variables morfológicas que se midieron se encontraron diferencias significativas en la estructura de tamaños entre ambos sitios. Los valores promedio de los rasgos morfológicos medidos indican individuos muy grandes cuando lo esperado serían individuos relativamente pequeños (Tabla 3.1).

Debido a que no se encontraron diferencias significativas entre sitios, las relaciones entre los parámetros medidos fueron analizadas en conjunto para ambos sitios. El análisis de correlación de Pearson indica que todas las variables se correlacionan significativamente de manera lineal (Tabla 3.2). Sin embargo, la sumatoria de las longitudes de los brazos es la variable mejor correlacionada con todas las demás, especialmente con el número de brazos. Esta variable es un buen predictor de las demás variables.

La relación entre tamaño y actividad reproductiva indica que la etapa reproductiva de las plantas comienza cuando el número de brazos pasa de uno a dos, cuando la sumatoria de las longitudes de los brazos es mayor de 4 m, o cuando la altura excede de los 2.5 m. Ya que en individuos pequeños hay mucha variación en la cobertura y el área basal, estas variables no representan buenos estimadores del tamaño reproductivo (Figura 3.1).

Tabla 3.1. Valores promedio de los atributos morfológicos de individuos de *Stenocereus thurberi* de dos sitios de estudio en El Pitayal.

Atributos	Sitio 1 (N = 96)	Sitio 2 (N = 118)
Cobertura (m ²)	4.07 ± 0.51	3.61 ± 0.38
Área basal (cm ²)	689.49 ± 82.10	590.03 ± 49.69
Altura (m)	3.96 ± 0.18	3.85 ± 0.15
Número de brazos	12.42 ± 1.72	11.53 ± 1.00
Sumatoria de la longitud de los brazos (m)	31.64 ± 3.36	36.61 ± 3.21

Nota: Los datos muestran la media ± error estándar. N = tamaño de la muestra.

Tabla 3.2. Matriz de correlación de Pearson para los atributos morfológicos de individuos de *S. thurberi* (N = 214) en El Pitayal del sur de Sonora. Todas las correlaciones son significativas con una $P < 0.001$.

Atributos	Cobertura (m ²)	rea basal (cm ²)	Altura (m)	N mero de brazos	Suma de longitudes de brazos (m)
Cobertura (m ²)	1				
rea basal (cm ²)	0.695	1			
Altura (m)	0.585	0.607	1		
N mero de brazos	0.690	0.652	0.517	1	
Suma de longitudes de brazos (m)	0.758	0.758	0.624	0.914	1

3.3.3 Variación espacial: observaciones extensivas

La matriz de correlación contiene dos clases de datos: valores promedio de los pitayos presentes en cada parcela, y la suma de características del contenido de cada parcela. Al nivel de las características morfológicas de los individuos en cada parcela, la matriz muestra patrones muy similares a los observados para las relaciones alométricas que se discuten en el apartado anterior (Tabla 3.3). La densidad de individuos resulta un buen indicador de la cantidad de biomasa que contiene una parcela particular (correlaciones positivas con todas las sumatorias). La relación entre la densidad y el promedio del número de brazos muestra una correlación negativa, probablemente debida a que en lugares donde hay más individuos hay más competencia entre ellos y disminuye el número de brazos por individuo.

La riqueza de especies, medida como el número de especies arbustivas y arbóreas perennes presentes en cada parcela, no se encuentra correlacionada con ninguno de los rasgos morfológicas de los individuos ni de las parcelas.

Existe gran variación espacial tanto en las características individuales como poblacionales. Dependiendo de la localización de las unidades de muestreo, las características morfológicas de los individuos contenidos en esa unidad cambian notablemente. Algunas subpoblaciones están constituidas por individuos relativamente pequeños con baja cobertura, pocos brazos, escasa área basal y baja estatura, mientras que otras presentan individuos promedio muy grandes (Tabla 3.4).

Además de la variación espacial en las características morfométricas promedio por parcela, existe gran variación espacial de las características poblacionales derivadas de la suma de los atributos de todos los individuos contenidos en una parcela. Por ejemplo, la densidad varía desde 11 hasta más de 600 ind. ha⁻¹, con un promedio de casi 200 ind. ha⁻¹.

Los promedios de los individuos exhiben de poca a moderada variación espacial, siendo el número de brazos la característica que muestra un patrón de distribución moderadamente agregado (Tabla 3.4). Todos los parámetros poblacionales por parcela están fuertemente agregados, tal como lo muestran los coeficientes de dispersión en la tabla 3.4. Esto es, las parcelas con mayor concentración de biomasa están espacialmente asociadas.

Tabla 3.3. Matriz de correlación de Pearson para las características promedio de los individuos y la sumatoria de los atributos contenidos en cada parcela. El nivel de significancia de la correlación se indica, *= $P < 0.05$, **= $P < 0.01$.

		Promedio					Sumatoria				
		Densidad	Riqueza	Altura	No. de brazos	Cobertura	Área basal	Altura	No. de brazo	Cobertura	Área basal
Promedio	Densidad	1									
	Riqueza	-0.123	1								
	Altura	-0.212	0.197	1							
	No. de brazos	-0.375**	0.085	0.608**	1						
	Cobertura	-0.227	0.120	0.640**	0.850**	1					
Sumatoria	Área basal	-0.220	-0.041	0.479**	0.816**	0.817**	1				
	Altura	0.926**	-0.075	0.068	-0.230	-0.049	-0.085	1			
	No. de brazos	0.750**	-0.054	0.165	0.204	0.329*	0.256	0.832	1		
	Cobertura	0.725**	-0.026	0.281*	0.131	0.372**	0.249	0.864	0.938	1	
	Área basal	0.833**	-0.054	0.099	-0.011	0.174	0.211	0.902	0.913	0.938	1

Tabla 3.4. Estadísticos básicos de los atributos morfológicos individuales y poblacionales de *Stenocereus thurberi* en 53 parcelas de 30 x 30 m distribuidas arbitrariamente en El Pitayal del sur de Sonora. Un coeficiente de dispersión <1 indica distribuciones uniformes, $=1$ aleatorias y >1 agregadas. EE = error estándar del promedio.

		Mínimo	Máximo	Promedio	EE	Desviación Estándar	Variancia	Coficiente de Dispersión
Promedio	Densidad ind/ha	11.11	644.44	188.47	19.284	140.39	19710.133	104.58
	Altura m/ind/parcela	1.78	7.00	3.87	0.130	0.94	0.891	0.23
	Número de brazos/ind/parcela	2.00	31.75	10.23	0.895	6.51	42.421	4.15
	Cobertura m ² /ind/parcela	0.13	11.35	3.45	0.322	2.34	5.5	1.59
	Área basal m ² /ind/parcela	0.01	0.16	0.06	0.005	0.03	0.001	0.02
Sumatoria	Altura m/ha	30.00	3524.44	702.341	80.332	584.83	342024.342	486.98
	Número de brazos/ha	33.33	5377.77	1587.2102	144.971	1055.40	1113879.05	701.78
	Cobertura m ² /ha	3.69	2447.43	574.5985	64.215	467.49	218549.095	380.35
	Área basal m ² /ha	0.11	39.92	9.5388	1.021	7.43	55.216	5.79

3.4 Discusión

Diferentes autores han demostrado la importancia de los factores climáticos en el reclutamiento de plantas de zonas áridas (Brum, 1973; Steenbergh y Lowe 1977; Jordan y Nobel 1979, 1981, 1982; Turner, 1990; Parker, 1993; Schmalzel *et al.*, 1995; 1997; Pierson y Turner, 1998; Swetnam y Betancourt, 1998; Rae y Ebert, 2002). Entre estos factores quizás el más importante es la constancia y cantidad de la precipitación. Algunas poblaciones de cactáceas columnares parecen tener fluctuaciones en el número de individuos manteniéndose a través de eventos de alto reclutamiento en años lluviosos seguidos por periodos pobres de producción de semillas y reclutamiento de plántulas. Este es el caso de *Neobuxbaumia tetetzo* y *N. macrocephala* en el Valle de Tehuacan (Godínez-Alvarez *et al.*, 1999; Esparza-Olguín, *et al.*, 2002) y *Carnegia gigantea* en el Desierto Sonorense (Steenbergh y Lowe, 1969, 1977, 1983; Pierson y Turner, 1998). *Stenocereus thurberi* no es la excepción, en los tres años de estudio no se detectó ningún episodio de reclutamiento. Dos de los tres años de estudio estuvieron por debajo del promedio de lluvia anual, y uno de ellos, en el que excedió en gran parte al promedio, la lluvia estuvo concentrada en unos cuantos eventos (ver Figura 2.4). Esto demuestra que los años de reclutamiento exitoso son raros y probablemente dependen de un fino balance entre la cantidad y distribución temporal de la precipitación.

Algunas hipótesis alternativas pueden ser planteadas para explicar la falta de regeneración. La escasez de plántulas puede ser el resultado de una limitación en la producción de semillas viables. Al respecto, Brum (1973) observó en poblaciones marginales de sahuaro que la producción de frutos puede ser mucho menor que en los hábitats más favorables. En *Stenocereus thurberi*, la producción de frutos y de semillas en los sitios de estudio es muy grande, por lo que una limitante en la producción de semillas es poco probable (ver Capítulo IV). Las alternativas de depredación de semillas, ausencia de condiciones adecuadas para germinar, o una alta tasa de mortalidad parecen ser más probables y han sido demostradas para explicar el reclutamiento episódico de algunas cactáceas columnares. En *Carnegia gigantea* la depredación de semillas por roedores y condiciones adversas ambientales aumentan la tasa de mortalidad de las plántulas (Niering *et al.*, 1963; Turner *et al.*, 1966; Steenbergh y Lowe, 1969, 1977). Un caso similar fue estudiado por Sosa-Fernández (1997) y por Sosa

y Fleming (2002) para *Pachycereus pringlei*. En algunos estudios se ha observado que la duración y severidad de periodos secos seguidos de una disminución en la germinación, son factores críticos que determinan las tasas de sobrevivencia del primer año de las plántulas (Jordan y Nobel, 1981, 1982).

La estructura de tamaños de la población provee evidencia independiente del carácter episódico del reclutamiento, ya que las clases de tamaño pequeño están ausentes, indicando que no ha habido ingresos de nuevos individuos en los últimos años. De hecho, para todos los atributos morfológicos medidos, la estructura de tamaños está muy alejada de una estructura estable de edades.

Asimismo, el carácter multimodal de la estructura de tamaños es un buen indicador del reclutamiento episódico. La presencia de picos en las distribuciones de clases de altura con varias modas han sido interpretados como periodos de condiciones ambientales favorables que promovieron establecimiento (Brum, 1973; Jordan y Nobel, 1982). En este contexto, existe un proyecto asociado al presente trabajo en el cual se está midiendo la tasa de crecimiento de individuos de diferentes categorías de tamaño para poder establecer una correlación entre edad y tamaño. Con esta herramienta se puede estimar la periodicidad de los eventos de reclutamiento (Jordan y Nobel, 1982; Steenbergh y Lowe, 1983; Parker, 1988; Turner, 1990).

La estructura de tamaños que se observa no es típica de una población que se reproduce sexualmente; generalmente estas poblaciones tienen un gran número de individuos pequeños y una estructura de edades continua. Es importante mencionar que es extremadamente raro el observar propagación vegetativa en *S. thurberi* y que la reproducción sexual es, por lo tanto, fundamental para el establecimiento de nuevos individuos. En otras cactáceas columnares como *Lophocereus schottii* (Parker, 1989) y *Stenocereus alamosensis* (E. Bustamante y A. Búrquez obs. pers.), la reproducción asexual es muy común.

Las actividades humanas pueden afectar la dinámica poblacional de esta cactácea. Una de las más significativas, es el incremento de la transformación del uso de suelo a través de desmontes que extirpan la flora local y la reemplazan por una flora de invasoras (Yetman, 1998; Búrquez y Martínez, en prensa). Otro tipo de disturbio, menos drástico pero con un efecto acumulativo, es la presencia de pastoreo por ganado. Las poblaciones de plantas leñosas en zonas áridas son particularmente vulnerables al disturbio creado por el ganado (Niering *et al.*, 1963;

Martin y Turner, 1977; Webb y Bowers, 1993; Parker, 1993). La presencia de ganado en la región afecta en mayor o menor grado a las poblaciones de cactáceas columnares, reduciendo el reclutamiento, matando a las plántulas por el pisoteo, y limitando el éxito del reclutamiento al reducir la sombra que proveen las plantas nodrizas. El incremento en la mortalidad de adultos y la ausencia de establecimiento de nuevos individuos están creando lentamente un paisaje fragmentado. En este sentido, es necesario comparar áreas con y sin ganado para observar el posible efecto que éste puede tener en el reclutamiento de *Stenocereus thurberi* en El Pitayal. Actualmente existen dos reservas privadas en la región que han sido aisladas del ganado, una de ellas con 25 ha (Coteco) y la segunda de 300 ha (Zacate Blanco), con 3 y 2 años de aislamiento hasta la fecha, respectivamente. Estas reservas son la base para un proyecto que se está llevando a cabo actualmente para medir el efecto del ganado en el reclutamiento y sobrevivencia de cactáceas columnares en la región.

Al establecer una base correlativa para predecir el comportamiento de variables relacionadas con la estructura de tamaños, se encontró que la sumatoria de las longitudes de los brazos es la variable mejor correlacionada con el resto. Está especialmente bien correlacionada con el número de brazos. De acuerdo con lo encontrado por Parker (1988) para *Stenocereus thurberi* y *Lophocereus schottii*, la edad de los individuos está más relacionada con la suma de las longitudes de los brazos que con otros parámetros morfométricos como la altura. Ya que la medición de la sumatoria de longitudes representa una gran inversión de tiempo y esfuerzo por la gran cantidad de brazos que presentan algunos individuos, el número de brazos es el parámetro que ofrece la mejor relación entre economía en el trabajo de campo y definición de la estructura de tamaños. Estos parámetros, no sólo permiten hacer una descripción morfométrica de los individuos, sino que permiten la estimación de las determinantes de la adecuación como la sobrevivencia y la fecundidad (al establecer una relación entre tamaño, edad y mortalidad edad o tamaño-específico y la producción de frutos y semillas de cada categoría de edad o tamaño). Es notable la falta de correlación, ya sea positiva o negativa, entre la riqueza de cada parcela y el tamaño o la suma de los atributos de los individuos. La hipótesis de que los sitios de mayor diversidad biológica son menos ricos en recursos (Tilman y Pacala 1993) no pudo ser comprobada en este estudio.

En este capítulo se muestra en detalle la estructura poblacional, el número de individuos de cada clase de tamaño, y podemos comenzar a establecer una relación entre el tamaño y la edad. Sin embargo, aún carecemos de un parámetro muy importante que determina la tasa de crecimiento poblacional, la fecundidad. Ésta se describe en el siguiente capítulo.

Literatura citada

- Ackerman, T. L. 1979. Germination and survival of perennial plant species in the Mojave Desert. *Southwestern Naturalist*, 24: 399–408.
- Barbour, M. G. 1968. Germination requirements of the desert shrub *Larrea divaricata*. *Ecology*, 49: 915–923.
- Bowers, J. E. 1994. Natural conditions for seedling emergence of three woody species in the northern Sonoran Desert. *Madroño*, 41: 73–84.
- Bowers, J. E., R. H. Webb y R. J. Rondeau. 1995. Longevity, recruitment and mortality of desert plants in Grand Canyon, Arizona USA. *Journal of Vegetation Science*, 6: 551–564.
- Brown, J. R. y S. Archer. 1999. Shrub invasion of grassland: Recruitment is continuous and not regulated by herbaceous biomass or density. *Ecology*, 80: 2385–2396.
- Brown, J. H., O. J. Reichman y D. W. Davidson. 1979. Granivory in desert ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 10: 201–227.
- Brum, G. D. 1973. Ecology of the saguaro (*Carnegiea gigantea*): Phenology and establishment in marginal populations. *Madroño*, 22:195–204.
- Búrquez, A. y A. Martínez-Yrizar. (En prensa). Conservation and habitat transformation in northwestern Mexico. En Felger, R. S. y W. Broyles (eds). *Dry Borders: great natural areas of the Gran Desierto and upper Gulf of California*. University of Utah Press. Salt Lake City.
- Daiyuan, P.; A. Bouchard; P. Legendre y G. Domon. 1998. Influence of edaphic factors on the spatial structure of inland halophytic communities: A case study in China. *Journal of Vegetation Science*, 9 (6): 797-804.
- Davidson, D. W., D. A. Samson y R. S. Inouye. 1985. Granivory in the Chihuahuan Desert: Interactions within and between trophic levels. *Ecology*, 66: 486–502.

- Davies, M. S., y R. W. Snaydon. 1976. Rapid population differentiation in a mosaic environment. III. Measurements of selection pressures. *Heredity* 36:59–66.
- Esparza-Olguín, L., Valverde, T. y Vilchis-Anaya, E. 2002. Demographic analysis of a rare columnar cactus (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, Mexico. *Biological Conservation*, 103: 349–359.
- Franco, A. C. y P. S. Nobel. 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology*, 77(3): 870-886.
- Godínez-Álvarez, H., A. Valiente-Banuet y L. Valiente Banuet. 1999. Biotic interaction and the populations and the population dynamics of the long lived cactus *Neobuxbaumia tetetzo* in the Tehuacán Valley, Mexico. *Canadian Journal of Botany*, 77: 203-208.
- Grubb, P.J. 1977. The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Review*, 52: 107–145.
- Idrisi 32 version 132.22. 2002. Idrisi 32.2. Clark labs, Clark University. USA.
- Jordan, P. W y P. S. Nobel. 1979. Infrequent establishment of seedlings of *Agave deserti* (Agavaceae) in the northern Sonoran Desert. *American Journal of Botany*, 66: 1079–1084.
- Jordan, P. W. y P. S. Nobel. 1981. Seedling establishment of *Ferocactus acanthodes* in relation to drought. *Ecology*, 62: 901–906
- Jordan, P. W. y P. S. Nobel. 1982. Height distributions of two species of cacti in relation to rainfall, seedling establishment, and growth. *Botanical Gazette*, 143:511–517
- Mandujano, M. C., Montaña, C. y Eguiarte, L. E. 1996. Reproductive ecology and inbreeding depression in *Opuntia rastrera* (Cactaceae) in the Chihuahuan Desert: Why are sexually derived recruitments so rare?. *American Journal of Botany*, 83(1): 63–70.
- Martin, S. C. y Turner, R. M. 1977. Vegetation change in the Sonoran Desert region, Arizona and Sonora. *Journal of the Arizona Academy of Science*, 12: 59–69.
- McAuliffe, J. 1991. Demographic shifts and plant succession along a late holocene soil chronosequence in the Sonoran Desert of Baja California. *Journal of Arid Environments*, 20: 165-178.
- Niering, W. A., R. H. Whittaker y C. H. Lowe. 1963. The saguaro: A population in relation to environment. *Science*, 142: 15–23.

- Nolasco, H., F. Vega-Villasante y A. Díaz-Rondero. 1997. Seed germination of *Stenocereus thurberi* (Cactaceae) under different solar irradiation levels. *Journal of Arid Environments*, 36: 123-132.
- Parker, K. C. 1988. Growth rates of *Stenocereus thurberi* and *Lophocereus schottii* in southern Arizona. *Botanical Gazette*, 149(3): 335-346.
- Parker, K. C. 1989. Height structure and reproductive characteristics of senita, *Lophocereus schottii* (Cactaceae). *The Southwestern Naturalist*, 34(3): 392-401.
- Parker, K. C. 1993. Climatic effects on regeneration trends for two columnar cacti in the northern Sonoran Desert. *Annals of the Association of American Geographers*, 83(3): 452–474.
- Pierson, E. A. y R. M. Turner. 1998. An 85-year study of saguaro (*Carnegiea gigantea*) demography at the Desert Laboratory, Tumamoc Hill. *Ecology*, 79(8): 2676–2693
- Rae, J. G. y T. A. Ebert. 2002. Demography of the endangered fragrant prickly apple cactus, *Harrisia fragans*. *International Journal of Plant Sciences*, 163(4): 631–640.
- Reichman, O. J. 1979. Desert granivore foraging and its impact on seed densities and distributions. *Ecology*, 60: 1085–1092.
- Reichman, O. J. 1984. Spatial and temporal variation of seed distributions in Sonoran Desert soils. *Journal of Biogeography*, 11(1): 1–11.
- Schmalzel R. J., F. W. Reichenbacher y S. Rutman. 1995. Demographic study of the rare *Coryphantha robbinsorum* (Cactaceae) in southeastern Arizona. *Madroño*, 42(3): 332–348.
- Sherbrooke, W. C. 1989. Seedling survival and growth of a Sonoran Desert shrub, jojoba (*Simmondsia chinensis*), during the first ten years. *Southwestern Naturalist*, 34: 421–424.
- Shreve, F. 1910. The rate of establishment of the giant cactus. *Plant World*, 13: 235–240.
- Shreve, F. 1917. The establishment of desert perennials. *Journal of Ecology*, 5: 210–216.
- Sosa-Fernández, V. J. 1997. Dispersal and recruitment ecology of columnar cacti in the Sonoran Desert. Tesis de doctorado. University of Miami. Pp. 169.

- Sosa, V. J. Y T. H. Fleming. 2002. Why are columnar cacti associated with nurse plants?. Pp. 306-323 en Fleming, T. H. y A. Valiente-Banuet (eds.). Columnar cacti and their mutualistic: evolution, ecology and conservation. University of Arizona Press. Tucson, Arizona.
- SPSS.1999. Advanced statistics, release 10.0.1. SPSS, Chicago.
- Steenbergh, W. F. y C. H. Lowe. 1977. Ecology of the saguaro. II. Reproduction, germination, establishment, growth, and survival of the young plant. National Park Service Scientific Monograph Series No. 8. Washington, D.C.
- Steenbergh, W. F. y C. H. Lowe. 1983. Ecology of the saguaro. III. Growth and demography. National Park Service Scientific Monograph Series No. 17. Washington, D.C.
- Surfer version 8.0. 2002. *Surface mapping system*. Golden Software, Inc.
- Swetnam, T. W. y J. L. Betancourt. 1998. Mesoscale disturbance and ecological response to decadal climatic variability in the American Southwest. *Journal of Climate*, 11(12): 3128–3147.
- Tilman, D. y S. Pacala. 1993. The maintenance of species richness in plant communities Pp. 13-25 en Ricklefs, R. E.. y D. Schluter (eds.). Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives. The University of Chicago Press. Chicago.
- Turner, R. M. 1990. Long-term vegetation change at a fully protected Sonoran Desert site. *Ecology*, 71(2): 464–477
- Turner, R. M., Alcorn, S. M. & Booth, J. A. 1966. The influence of shade, soil and water on saguaro seedling establishment. *Botanical Gazette*, 127(2-3): 95–102.
- Valiente-Banuet, A., Ezcurra, E., 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisiana* in the Tehuaca´n valley, Mexico. *Journal of Ecology*, 79: 961–971.
- Valiente-Banuet, A., Vite, G., Zavala-Hurtado, A., 1991. Interaction between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse shrub *Mimosa luisana*. *Journal of Vegetation Science*, 2: 12–14.
- Webb, R. H. y Bowers, J. E. 1993. The impacts of grazing on plant demography in Grand Canyon. Pp. 210–223 en Young, D. D. (ed.), Vegetation management of hot desert rangeland ecosystems: Papers presented at a symposium. University of Arizona, Tucson.

- Whittaker, R. H. 1975. *Communities and ecosystems*. 2^a ed. Macmillan Pub. Co. Nueva York.
- Witkowski, E. T. F y T. G. O'Connor. 1996. Topo-edaphic, floristic and physiognomic gradients of woody plants in a semi-arid African savanna woodland. *Vegetatio*, 124(1): 9-23.
- Yetman, D. 1998. *Scattered Round Stones*. University of Arizona Press. Tucson.

CAPITULO IV

FENOLOGÍA REPRODUCTIVA, POLINIZACIÓN Y PRODUCCIÓN DE SEMILLAS DE *STENOCEREUS THURBERI*, UNA CACTÁCEA COLUMNAR DEL DESIERTO SONORENSE

4.1 Introducción

El éxito reproductivo puede ser medido como el número de frutos o semillas que produce una planta. Es afectado fuertemente por la variación en la polinización y fenología reproductiva de las plantas (Rathcke y Lacey, 1985).

La mayoría de las plantas producen muchas más flores de las que finalmente se convierten en frutos. También, pierden una gran proporción de los óvulos en relación con el número de semillas contenidas en cada fruto (Stephenson, 1981; Sutherland y Delph, 1984; Sutherland, 1986a, b; Charlesworth, 1989a).

Existen diversos factores que contribuyen a reducir el éxito reproductivo de las plantas. En algunas especies menos del 0.1% de las flores se convierten en frutos maduros, mientras que en otras, más del 50% de las flores llegan a producir frutos (Stephenson, 1981). Este enorme rango de variación está presente en diferentes escalas taxonómicas y ecológicas. Puede variar entre especies, entre poblaciones y entre individuos de una misma población (Venable y Levin, 1985). También es evidente la variación temporal en la producción de frutos y semillas entre años con diferentes constantes ambientales y biológicas, e incluso dentro de una misma estación reproductiva (Pettersen, 1991; Fishbein y Venable, 1996; O'Neil, 1999).

Las causas de la variación en el éxito reproductivo se han asignado a factores intrínsecos y/o extrínsecos a la planta. Entre los factores intrínsecos se encuentra principalmente la disponibilidad de recursos de la planta para la reproducción. Se sabe que el éxito puede variar con cambios en las condiciones climáticas que afectan procesos fisiológicos, con la herbivoría, con la competencia interespecífica e intraespecífica y con las enfermedades (Harper, 1977; Stephenson, 1980). Entre los factores extrínsecos que limitan la producción de frutos están las condiciones climáticas que pueden dañar las delicadas estructuras florales, y las asociaciones con polinizadores y depredadores de frutos

y semillas de las cuales depende la planta para su polinización y dispersión (Stephenson, 1981).

Al igual que con la producción de frutos, es común relacionar la baja producción de semillas con limitaciones en la cantidad o en la calidad del polen, así como con la cantidad de recursos (como agua, luz y nutrientes) disponibles para la maduración de las semillas (Stephenson, 1981; Johnston, 1991; Dieringer, 1992; Cambell y Halama, 1993; Johnson y Bond, 1997; Parra-Tabla y Bullock, 1998; Steffan-Dewenter y Tschardtke, 1999; Goodwille, 2001; Griffin y Barret, 2002).

Young y Stanton (1990) y Byers (1995) demostraron que la calidad del polen puede ser afectada por la variación en las condiciones ambientales, principalmente en función de la disponibilidad de nutrientes durante el desarrollo de la flor. Tal disminución en la calidad o cantidad de polen puede provocar diferencias en la posterior producción de semillas. Una reducción en la producción de semillas puede ser también explicada por el efecto de herbívoros como es el caso de escarabajos y trips depredadores del polen (Kirk, 1984; Byers, 1995; Steffan-Dewenter y Tschardtke, 1999).

Otros factores como el tamaño de la población (Kunin, 1997) y algunos factores genéticos asociados al tamaño efectivo poblacional, como la depresión endogámica (Wiens *et al.*, 1987; Charlesworth, 1989 a, b; García *et al.*, 2000; Huang y Guo, 2002), pueden causar una disminución en la producción de semillas, por lo que algunos estudios han demostrado que la fragmentación del habitat juega un papel importante en este sentido (Steffan-Dewenter y Tschardtke, 1999; García *et al.*, 2000; Severns, 2003).

En términos absolutos, el tamaño de las plantas normalmente se correlaciona con el total de flores producidas, siendo usualmente las plantas de mayor tamaño las de mayor fecundidad (Herrera, 1993; Ollerton y Lack, 1998; McIntosh, 2002). Asimismo, el tamaño de las plantas no sólo tiene un efecto directo en la fecundidad de un individuo, sino también puede influir en el tiempo de floración y, por lo tanto, afectar indirectamente el rendimiento reproductivo (Ollerton y Lack, 1998).

En el caso específico de las cactáceas columnares, la fenología reproductiva está asociada a las condiciones climáticas como presencia o ausencia de lluvias, un fenómeno ampliamente distribuido entre muchas especies

(Pimienta-Barrios y Nobel, 1995, 1998; Ruíz *et al.*, 2000; Pavon y Briones, 2001; Petit, 2001).

En los estudios de cactáceas columnares, la mayoría han reportado que son especies autoincompatibles (Fleming *et al.*, 1996; Valiente-Banuet *et al.*, 1996, 1997a, 1997b; Nassar *et al.*, 1997; Casas *et al.*, 1999) por lo que suele haber una relación muy fuerte con polinizadores, siendo muy probable que exista limitación en el movimiento y la cantidad del polen debido a la variabilidad en la presencia de polinizadores específicos (Sahley, 2001). Lo anterior tiene como consecuencia que algunas especies de cactáceas, en presencia de otras, modifiquen sus tiempos de floración para evitar competencia por polinizadores (Fleming *et al.*, 1996).

Fleming y colaboradores (2001) encontraron que la producción de frutos en cactáceas columnares puede variar espacialmente en una misma especie dependiendo del sistema de polinización. En sistemas complementarios de polinizadores, aquellos donde la producción de frutos es la suma de la contribución de todos los polinizadores, una baja producción de frutos se da generalmente por limitación de polen; sin embargo, en sistemas redundantes de polinizadores, aquellos en los que sólo una fracción de los polinizadores es necesaria para la polinización de los frutos, puede deberse a limitación de recursos.

Otras causas que provocan una disminución en la producción de frutos en cactáceas columnares pueden estar asociadas a la exposición a bajas temperaturas en los primeros estadios de diferenciación floral y a daños en los receptáculos de los frutos por larvas de escarabajos durante su desarrollo (Lomeli-Mijes y Pimienta-Barrios, 1993).

En este trabajo se estudió la polinización y la fenología reproductiva de *Stenocereus thurberi*, una cactácea columnar del Desierto Sonorense. Se obtuvieron datos acerca del éxito reproductivo de las plantas, incluyendo la producción de flores y frutos, la cantidad de semillas producidas por fruto, así como otras características morfológicas asociadas a los frutos. Las principales preguntas fueron: a) ¿cómo afecta la fenología floral y la variación de la presencia de polinizadores a través del tiempo el éxito reproductivo de *S. thurberi*?, b) ¿existe alguna relación entre el tamaño de los individuos y el éxito reproductivo

femenino? y finalmente, c) ¿cómo varían las características morfológicas de los frutos y la producción de semillas en relación con el tiempo de floración?.

4.2 Materiales y métodos

4.2.1 Fenología y probabilidades de transición de flores a frutos

Uno de los objetivos de este estudio fue el de establecer la dinámica reproductiva de *Stenocereus thurberi* para analizar su variación en el tiempo. En el 2001 durante toda la estación reproductiva (mayo a septiembre), se hizo un registro de cada uno de los individuos reproductivos marcados en los dos sitios mencionados en el capítulo III (88 individuos en el sitio 1 y 99 individuos en el sitio 2). Se marcaron arbitrariamente cinco brazos por individuo, o menos si el número de brazos totales del individuo era menor, tratando de que estuvieran representadas todas las clases de tamaño para comparar las diferencias en producción de frutos entre las categorías de longitud de los brazos.

En cada uno de los brazos seleccionados se registraron los diferentes estadios florales y de desarrollo del fruto, con base en la siguiente escala de estadios de desarrollo:

- Estadio 1: botón brotando de la aréola hasta botones de 2 cm de longitud.
- Estadio 2: botón de 2 cm de longitud a botones cercanos a la antesis.
- Estadio 3: flores en antesis.
- Estadio 4: frutos inmaduros
- Estadio 5: frutos maduros (frutos a punto de abrir para la dispersión de semillas o abiertos).

El conteo de botones, flores y frutos se hizo en ocho fechas distribuidas a lo largo de la estación reproductiva desde finales de mayo hasta finales de septiembre del 2001, a intervalos de 16 días en promedio.

Al mismo tiempo, se marcaron botones (estadio 1 y 2) y flores en antesis que fueron observados durante todo su desarrollo para documentar su destino final, el tiempo que tardan en pasar de un estadio a otro y calcular la probabilidad de producción de frutos en condiciones naturales. Los tamaños de muestra variaron entre 9 y 42 para cada uno de los estadios dependiendo de su disponibilidad en el tiempo. De igual manera, en el 2002, a partir de finales de mayo, se marcaron flores en cinco ocasiones con intervalos de aproximadamente un mes para comparar los valores de producción de frutos (medido como la

proporción de flores que son polinizadas y se convierten en frutos en un determinado momento) entre años, así como los datos de producción de frutos que fueron obtenidos en el 2000 en los meses de julio y agosto.

4.2.2 Sistemas reproductivos

Para el análisis de los sistemas reproductivos de esta planta se aplicaron cuatro tratamientos: autopolinización sin manipulación, autopolinización manual, polinización cruzada y polinización natural. Cada uno de los tratamientos se hizo a finales de mayo, mediados de junio y finales de julio en el 2001, con tamaños de muestras que variaron de 6 a 44 flores. No hubo replicas en un individuo para un mismo tratamiento.

Cada una de las flores marcadas para los tratamientos fue cubierta con una bolsa de organza (con luz de aproximadamente 250 micrómetros) antes de que abrieran los botones para impedir la visita de los polinizadores, a excepción del tratamiento de polinización natural en la que las flores se dejaron todo el tiempo expuestas a los polinizadores sin hacerles ningún tipo de manipulación. Para probar la existencia de autopolinización sin manipulación, se dejaron las flores cubiertas hasta la observación de su abscisión o maduración de los frutos. En el tratamiento de autopolinización manual, se transfirió el polen al estigma de la misma flor del que fue tomado. El tratamiento de polinización cruzada, se hizo mezclando polen de flores de cuando menos cuatro plantas de la misma población pero que no estuvieran entre las plantas marcadas para los tratamientos. Con tal mezcla de polen se polinizaron las flores seleccionadas para este tratamiento, habiendo cortado previamente sus anteras. Tanto para el tratamiento de autopolinización manual como para el de polinización cruzada, las bolsas de organza fueron colocadas de nuevo una vez efectuados los tratamientos.

El tratamiento de polinización cruzada, además de ser utilizado para hacer una evaluación del sistema reproductivo, fue utilizado para analizar si la variación temporal de producción de frutos dentro de la estación reproductiva de esta especie es potencialmente limitado por la disponibilidad de polen.

4.2.3 Experimentos de exclusión de polinizadores

Para determinar la importancia relativa de los diferentes visitantes florales (diurnos vs. nocturnos) en el tiempo, en el 2002 se llevaron a cabo experimentos de exclusión de polinizadores en cuatro ocasiones entre el 20 de abril y el 1º de agosto.

Las flores de 20 a 35 individuos fueron utilizadas para hacer tres tratamientos diferentes: 1) exclusión de polinizadores diurnos, en el que se marcaron flores y se cubrieron con una bolsa de tela de organza antes de que abrieran los botones para impedir la visita de los polinizadores nocturnos, mismas que fueron retiradas al amanecer cuando comenzaban a llegar los polinizadores diurnos; 2) exclusión de polinizadores nocturnos, en el que al igual que el tratamiento anterior, se marcaron botones antes de que éstos abrieran, con la diferencia de que se dejaron expuestos durante la noche y fueron cubiertos justo antes del amanecer para evitar la visita de polinizadores diurnos y así evaluar la eficiencia de los polinizadores nocturnos; 3) polinización natural, en el que no se hizo ninguna manipulación, dejándose las flores expuestas durante todo el tiempo de duración de la antesis. Al final de las observaciones se cubrieron las flores para cuantificar la producción de frutos y por lo tanto la eficiencia de los polinizadores.

El número de flores marcadas por tratamiento fue en promedio de 18, con un rango que va de 12 a 24 flores, dependiendo de su disponibilidad en el tiempo.

Asimismo, los botones marcados para los experimentos de exclusión de polinizadores, fueron observados desde el momento de su apertura hasta su cierre al siguiente día para documentar el periodo en el cual las anteras y estigmas se exponen a los polinizadores. Además, se hicieron observaciones durante el día y la noche de los visitantes florales entre los meses de abril a agosto para identificar a los posibles polinizadores durante este periodo.

4.2.4 Estimación de la producción de frutos en una estación reproductiva

Con el registro de los diferentes estadios florales y de desarrollo del fruto en ambos sitios, se obtuvo el número de frutos producidos en cada uno de los cinco brazos marcados por individuo. El total de frutos producidos por brazo se relacionó con la longitud respectiva de los brazos. Dada la dispersión de los

datos, se hicieron clases de tamaños de brazos y se obtuvo el número promedio de frutos producidos por clase.

Con base en estos datos, se hicieron análisis de regresión utilizando SigmaPlot versión 7.0 (SPSS Inc., Chicago, Ill) para obtener el mejor ajuste de los datos y las ecuaciones que mejor predicen la cantidad de frutos producidos dependiendo de la longitud de los brazos. Con las ecuaciones obtenidas se calculó el número total de frutos producidos por cada uno de los individuos durante la estación reproductiva. Las clases con tamaños de muestra menores de cinco no fueron incluidas en el análisis.

Las diferencias entre sitios o entre fechas para las diferentes variables estudiadas fueron exploradas mediante Análisis de Varianza. Las variables morfológicas medidas en los individuos de ambos sitios, cuya metodología fue descrita en el capítulo III, se relacionaron con la producción de frutos para establecer que variable o combinación de variables morfológicas predicen mejor la producción de frutos a través de un análisis de regresión múltiple (método stepwise) utilizándose el programa estadístico SPSS versión 10.0.1.

4.2.5 Características morfológicas de frutos y producción de semillas

Para analizar la variación en masa, volumen y producción de semillas de los frutos a lo largo de la estación reproductiva de *Stenocereus thurberi*, y la relación que existe entre estos parámetros, se seleccionaron aleatoriamente de 12 a 20 individuos en ambos sitios y se colectó un fruto maduro por individuo. Este procedimiento se hizo repetidamente en cuatro fechas en el 2001 entre los meses de julio a septiembre y, en cinco fechas desde finales de mayo hasta principios de octubre en el 2002. También, durante el 2000 se obtuvieron datos de masa y volumen de los frutos para los meses de julio y agosto, pero únicamente en el mes de agosto se contó el número de semillas producidas por fruto.

Los pesos frescos de los frutos fueron obtenidos con ayuda de una balanza analítica de precisión. El diámetro polar y ecuatorial de los frutos fue registrado con un vernier con el fin de estimar el volumen de los frutos aproximando la forma del fruto a un esferoide ($V = (4/3)\pi a^2 b$, donde a es la mitad del diámetro mayor y b la mitad del diámetro menor).

Para obtener el número de semillas por fruto, se separaron las semillas en un tamiz (1 mm de luz) que evitaba la pérdida de semillas. Posteriormente se

secaron durante 48 h a temperatura ambiente, para obtener el peso total de las semillas y de una alícuota de 100 semillas por fruto. Con el peso de las alícuotas se estimó el peso de las semillas individuales y el número total de semillas por fruto.

Las diferencias en morfología entre sitios y entre tiempos fueron exploradas utilizando métodos paramétricos, principalmente análisis de varianza factoriales.

4.3 Resultados

4.3.1 Fenología y probabilidades de transición de flores a frutos

Todas las plantas reproductivas de *S. thurberi* en ambos sitios florecieron tanto en el 2001 como en el 2002, iniciando la floración en mayo y terminando a finales de septiembre. Ambas poblaciones en el 2001 tuvieron su pico de floración en la segunda semana del mes de julio, comenzando en mayo hasta finales de septiembre (Figura 4.1). El número total de frutos inmaduros presentes fue aumentando gradualmente hasta tener un número máximo a finales del mes de julio que después fue disminuyendo hacia finales de la fructificación en octubre. En la primera semana de junio comenzaron a registrarse los primeros frutos maduros disponibles para los dispersores, aumentando gradualmente hasta mediados de julio. A partir de esta fecha el número de frutos maduros se mantuvo casi constante hasta finales de la estación reproductiva en octubre.

Existen notables diferencias entre años en la probabilidad de transición de flor a fruto. El cambio en la producción de frutos está relacionado con el tiempo, pero no sigue un patrón definido. Durante 2001 se observaron en ambos sitios valores cercanos al 25% de producción de frutos al principio y mediados de la estación con un brusco cambio que casi alcanza el 100% en la producción de frutos al final de la época reproductiva. Durante el mes de agosto se produjo el mayor porcentaje de frutos, para disminuir de nuevo hacia finales de la estación (Figura 4.2). En contraste, durante 2002 la producción de frutos disminuyó de manera constante en el sitio 1, con una tasa diaria aproximada de 0.33% entre el principio y el final de la estación reproductiva, mientras que permaneció casi constante en el sitio 2. En este sitio es perceptible también la disminución con una tasa diaria del 0.24% al final de la estación.

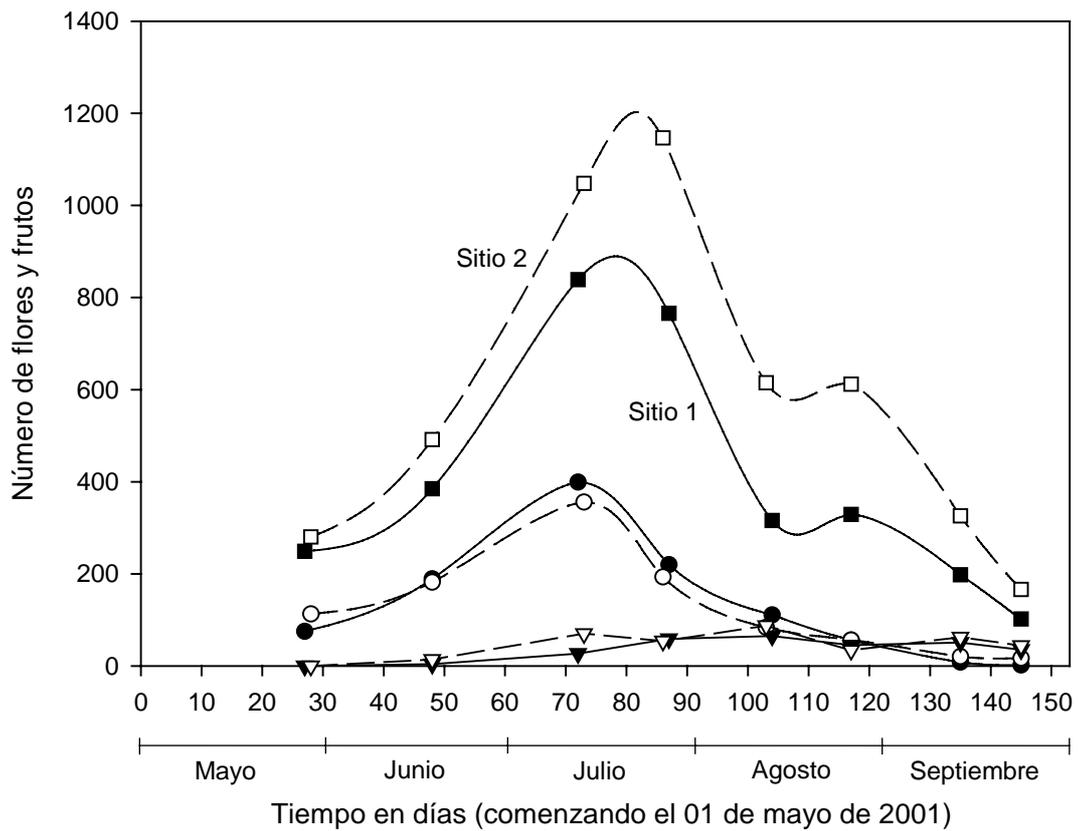


Figura 4.1. Fenología de flores y frutos de *Stenocereus thurberi* en dos poblaciones en el sur de Sonora. Las flores, que son una muestra instantánea pues duran solo un día, se muestran como círculos; los frutos inmaduros como cuadros, representando la acumulación de frutos en diferentes fechas; y los frutos maduros como triángulos. El tamaño de muestra es de 397 brazos en 90 individuos en el sitio 1 y de 458 brazos en 99 individuos en el sitio 2.

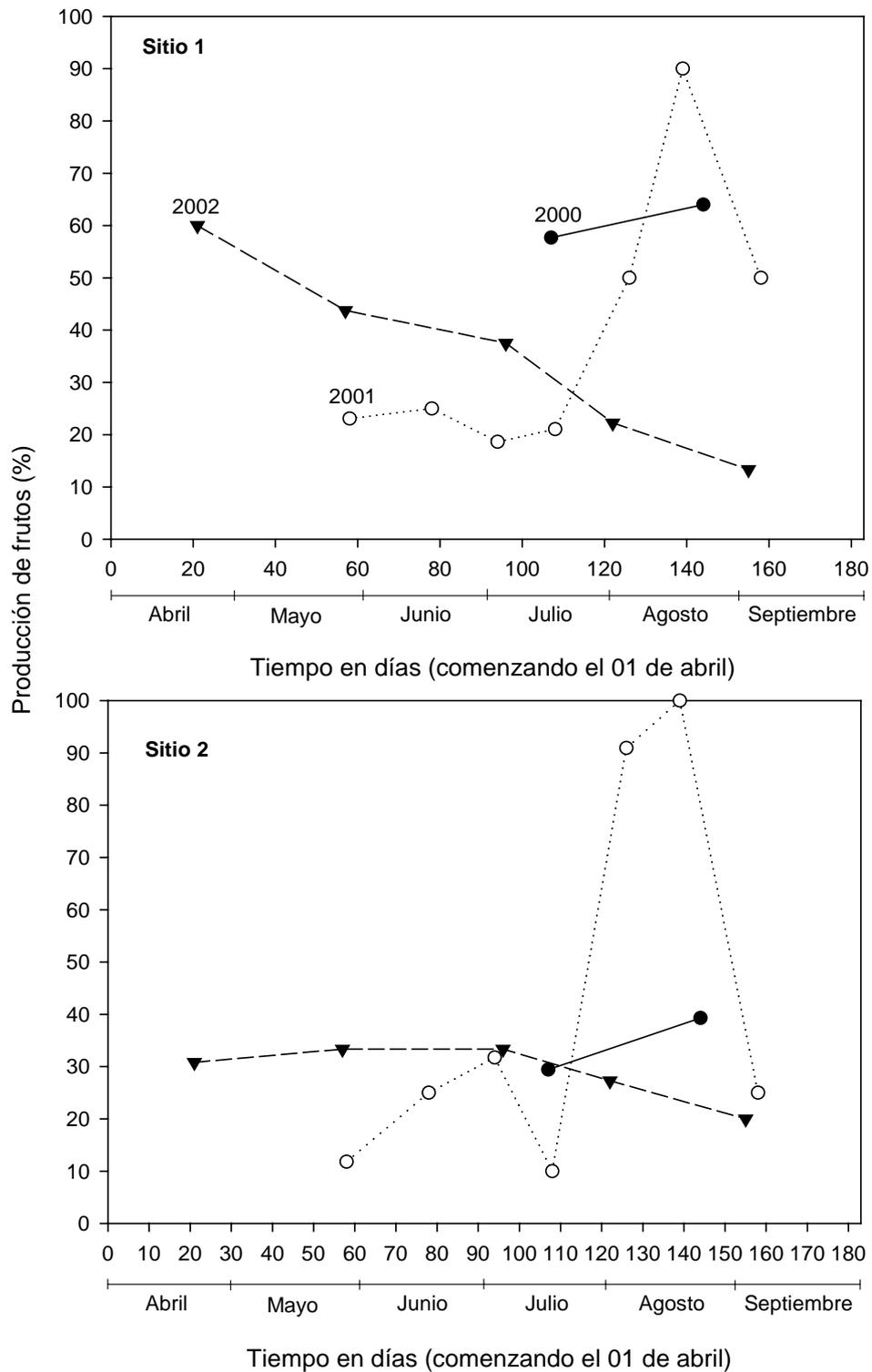


Figura 4.2. Variación temporal de las probabilidades de transición de flores a frutos en el 2000, 2001 y 2002 en dos poblaciones de *Stenocereus thurberi* en el sur de Sonora.

La variación en la producción de frutos muestra que existe tanto variación temporal dentro de una misma estación reproductiva, y también entre años, así como variación espacial entre sitios (Figura 4.2).

Estos mismos patrones se reflejan en producción de frutos de los botones marcados en estadio 1 y 2 y en las flores marcadas durante 2001 (Figura 4.3), indicando que la probabilidad de llegar a producir frutos es casi la misma a partir de cualquier estadio floral, y que es muy baja la proporción de botones que no pasan al estadio de flor.

Si se comparan los datos de la fenología floral y de producción de frutos del 2001, se nota que el pico de floración no coincide con la fecha en la que se da el mayor éxito en la producción de frutos. De hecho, durante el pico de floración es cuando se queda la mayor cantidad de flores sin polinizar.

El promedio de días que un fruto tarda en madurar desde el momento en que la flor es polinizada exitosamente hasta que se encuentra disponible para los dispersores es de 32 ± 0.38 días (\pm error estándar), independientemente de la fecha en la que la flor haya sido polinizada ($N = 15$). Basándonos en este dato, se le restaron los días que tarda en madurar un fruto a la fecha en la que fueron registrados los frutos maduros para así obtener el día en el que probablemente estuvieron en el estadio de flor. Haciendo una interpolación de los datos de conteo de flores, se obtuvo el número de flores que debió haber habido en ese momento y se calculó la producción de frutos. Una vez calculados los datos de producción de frutos, se compararon con los datos de producción de frutos natural a través de un análisis de regresión.

La comparación entre la producción de frutos natural y la de producción de frutos calculada a partir de los conteos de flores y frutos maduros en el 2001 muestra una relación positiva altamente significativa, tanto en el sitio 1 ($y = 0.448x + 9.288$, $R^2 = 0.945$, $F_{1,9} = 154.234$, $P < 0.001$) como en el sitio 2 ($y = 0.536x + 14.621$, $R^2 = 0.754$, $F_{1,9} = 27.542$, $P < 0.001$). Esta relación provee de un procedimiento independiente para calcular la producción de frutos que resulta en un método confiable para estimar la probabilidad de transición entre flores y frutos, aunque cabe señalar que en este método los valores de producción de frutos para ciertas fechas es menor que la producción de frutos natural (Figura 4.4). Dichas diferencias pueden deberse a que el método tradicional es más conservador, en el sentido de que al registrarse si se produjo fruto, no se toma en

cuenta si el fruto llega o no a la etapa final de maduración, circunstancia que puede no ocurrir ya sea por factores internos a la planta como limitación de recursos, o por factores externos como la depredación.

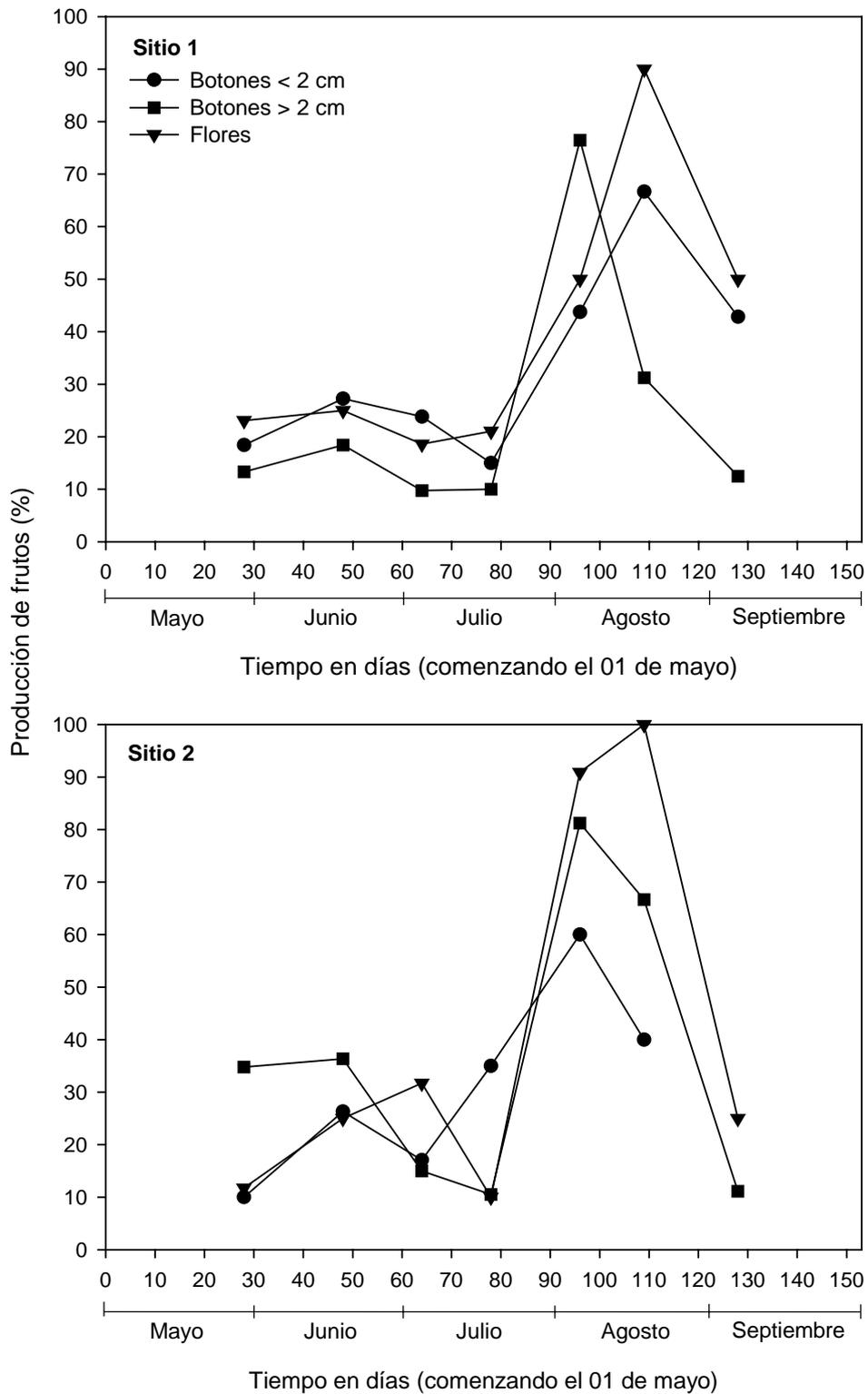


Figura 4.3. Curvas del porcentaje de éxito en la producción de frutos producto del marcaje de botones y flores durante el 2001, donde se muestra un mismo patrón en dos sitios de estudio a lo largo de la estación reproductiva.

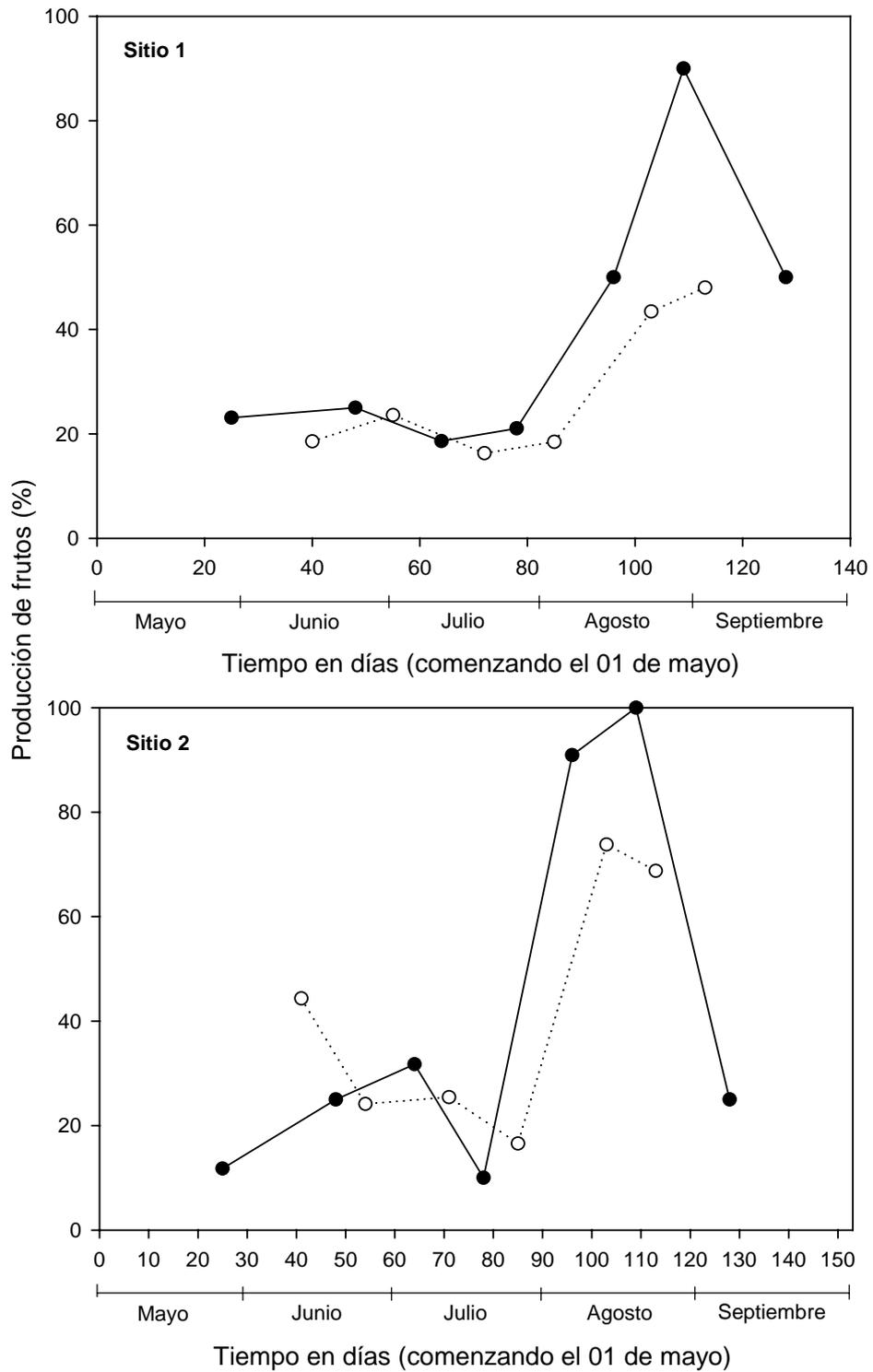


Figura 4.4. Comparación de la proporción de flores que son polinizadas en un determinado momento con datos directos del marcaje de las flores (líneas sólidas) y con datos calculados (líneas punteadas) a partir de conteos de flores y frutos en el 2001 en dos poblaciones de *Stenocerus thurberi* en el sur de Sonora.

4.3.2 Sistemas reproductivos

Stenocereus thurberi es una especie con flores hermafroditas y con mecanismos de autoincompatibilidad. Los resultados de los tratamientos de autopolinización corroboran la información proporcionada en el estudio hecho por Fleming y colaboradores (1996) en Bahía de Kino, Sonora, en donde al igual que en este estudio, la producción de frutos resultado del tratamiento de autopolinización sin manipulación fue nula. El tratamiento de autopolinización manual muestra que además de polinizadores que transfieran el polen de estambres a estigma, se requiere de polen compatible para producir frutos, descartándose por completo que la autoincompatibilidad sea causada por problemas del estigma u otro factor.

Las polinizaciones cruzadas realizadas manualmente fueron entre cuatro y cinco veces mayores que los resultados de la polinización natural (Tabla 4.1), sugiriendo que en los meses de mayo, junio y julio existe una severa limitación de polen probablemente causada por la falta de polinizadores. El decremento en el éxito de las polinizaciones cruzadas conforme avanza la estación reproductiva indica que con el avance de la floración y fructificación hay un costo asociado a limitación de recursos (Tabla 4.1).

Tabla 4.1. Resultados de los experimentos de polinización manual y natural realizados en el 2001 en una población de *Stenocereus thurberi* en el sur de Sonora.

Fecha	Tratamiento	N	Proporción de frutos producidos (%)
28 de mayo	Autopolinización sin manipulación	5	0
	Autopilinización manual	6	0
	Polinización cruzada	6	100
	Control (polinización natural)	13	23.1
17 de junio	Autopolinización sin manipulación	14	0
	Autopolinización manual	10	0
	Polinización cruzada	11	90.9
	Control (polinización natural)	20	25.0
27 de julio	Autopolinización sin manipulación	14	0
	Polinización cruzada	44	58.6
	Control (polinización natural)	17	11.8

Nota : N = número de flores utilizadas por tratamiento.

4.3.3 Contribución de los polinizadores diurnos y nocturnos al éxito reproductivo.

Los visitantes nocturnos no fueron más efectivos que los polinizadores diurnos en ninguna de las fechas en las que se realizaron los experimentos de exclusión de polinizadores (Tabla 4.2). Dependiendo de la fecha, los polinizadores diurnos son entre un tercio y tres veces más eficientes que los nocturnos. Al comparar con los resultados de la polinización natural (polinizadores diurnos + polinizadores nocturnos) para el periodo de abril a agosto, los visitantes diurnos contribuyeron en promedio en un 85.1% de la polinización de las flores que posteriormente se convirtieron en frutos mientras que los visitantes nocturnos con el 39.5%.

Aunque no se hizo un análisis detallado de los visitantes florales, se hicieron algunas observaciones con las que podemos decir que al principio de la floración en abril se observan principalmente abejas (*Apis mellifera*) que están presentes durante toda la floración y aves percheras como *Melanerpes uropygialis*, *Toxostoma currirostre*, *Cardinalis cardinalis* y *Campylorhynchus brunneicapillus*. A finales de mayo comienzan a aparecer los colibríes como *Calypte costae*, y dejan de observarse *Toxostoma curvirostre*, *Cardinalis cardinalis* y *Campylorhynchus brunneicapillus*. A principios de julio se observa principalmente el colibrí *Cyanthus latirostris*, las aves percheras dejan de visitar las flores y comienzan a observarse murciélagos, pero no es sino hasta mediados de agosto cuando los murciélagos tienen una mayor presencia.

Tabla 4.2. Porcentaje de frutos producidos por polinizadores nocturnos y diurnos en los experimentos de exclusión de polinizadores realizados en el 2002 en una población de *Stenocereus thurberi*.

Fecha	N por tratamiento	Nocturnos (%)	Diurnos (%)	Control (%)	Nocturnos como % del control	Diurnos como % del control
20 de abril	14-18	25.0	33.3	50.0	50.0	66.7
26 de mayo	12-14	16.7	53.8	57.1	29.2	94.2
06 de julio	23-24	20.8	47.8	37.5	55.6	127.5
01 de agosto	17-18	5.6	11.8	27.8	20.0	42.3
Promedio		17.0	36.7	43.1	39.5	85.1

4.3.4 Estimación de la producción de frutos en una estación reproductiva

No se encontraron diferencias en la producción de frutos entre sitios. El promedio de frutos producidos en el sitio 1 fue de 52.47 ± 5.05 frutos/planta y en el sitio 2 de 64.52 ± 5.43 frutos/planta. El número de frutos por planta varió de 3 a 271 en el sitio 1 y de 4 a 227 en el sitio 2.

A diferencia de otras cactáceas columnares, los frutos se producen a lo largo de todo el brazo. El mejor ajuste de regresión entre el número de frutos producidos y la longitud de los brazos, se dio utilizando una ecuación sigmoideal, en la que la longitud de los brazos explica una gran proporción de la varianza en el número absoluto de frutos tanto en el sitio 1 como en el sitio 2 ($R^2 = 0.825$, $F_{2,11} = 25.931$, $P < 0.0001$; $R^2 = 0.921$, $F_{2,11} = 64.285$, $P < 0.0001$, respectivamente) (Figura 4.5).

Aparentemente, los brazos cortos (de menos de 1 m de longitud) producen desproporcionadamente más frutos respecto a su tamaño, mientras que los brazos muy largos (de más de 5 m de longitud) producen proporcionalmente menos frutos que aquellos de tamaño intermedio (Figura 4.6).

Ya que en las muestras extensivas localizadas en toda la región de estudio no se midió –por razones prácticas, la longitud de los brazos, se buscó otro indicador de fácil medición que permitiera predecir el número de frutos. En los dos sitios de estudio se encontró una asociación positiva altamente significativa entre la producción de frutos y los rasgos morfológicos de las plantas que normalmente se miden en un análisis estructural (cobertura, área basal, altura y número de brazos; Figura 4.7). Los resultados del análisis de regresión múltiple (método “stepwise”) muestran que en el sitio 1 las variables que explican significativamente los componentes de varianza en el número absoluto de frutos producidos en una estación son el número de brazos, el área basal y la altura ($R^2 = 0.922$, $F_{3,84} = 332.993$, $P < 0.001$); mientras que en el sitio 2 las variables que explican la varianza son el número de brazos, la altura y la cobertura ($R^2 = 0.929$, $F_{3,95} = 415.840$, $P < 0.001$) (Tabla 4.3). Por sí sólo, el número de brazos por planta, es un predictor tan confiable como la longitud de los brazos pues explica, en ambos sitios, gran parte de la varianza (sitio 1: $R^2 = 0.874$, $F_{1,86} = 594.293$, $P < 0.001$; sitio 2: $R^2 = 0.892$, $F_{1,97} = 800.249$, $P < 0.001$).), mientras que las variables que entran después en el análisis, aunque contribuyen con varianza estadísticamente significativa, los cambios en R^2 son siempre menores del 1% (Tabla 4.3).

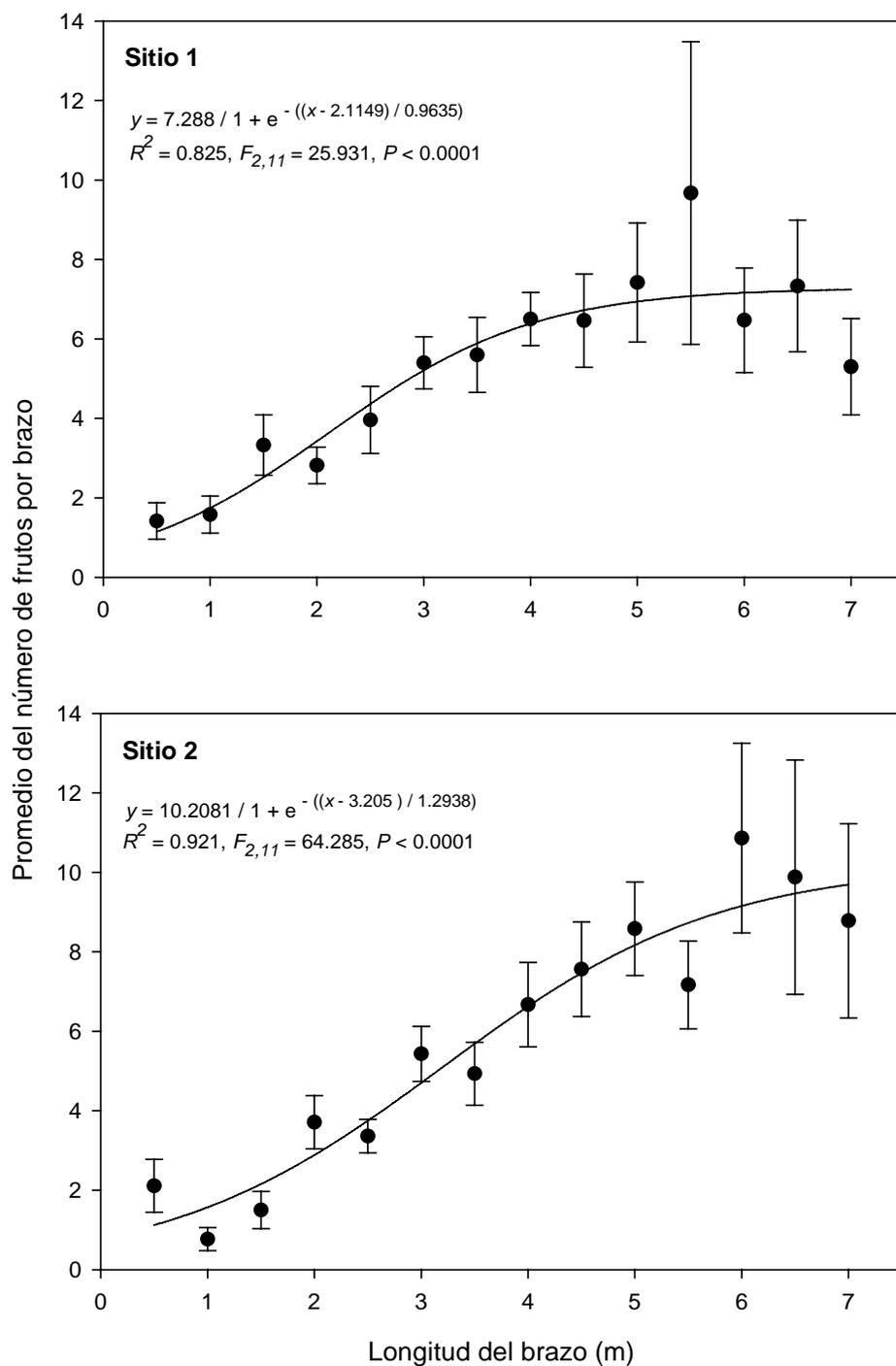


Figura 4.5. Promedio \pm error estándar del número de frutos producidos por brazo (y) en función de la longitud del brazo (x). El tamaño de muestra por longitud de brazos varía entre 6 y 49.

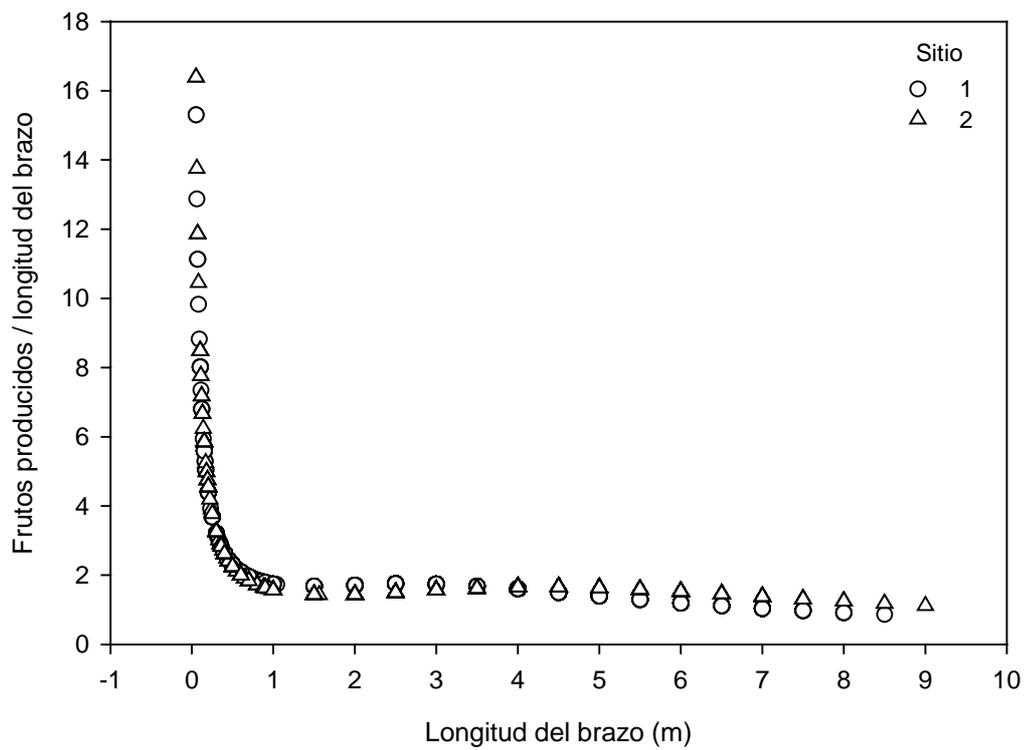


Figura 4.6. Relación entre la longitud del brazo y la producción de frutos entre la longitud del brazo. Obsérvese que los brazos de menor longitud son más productivos que los de mayor tamaño.

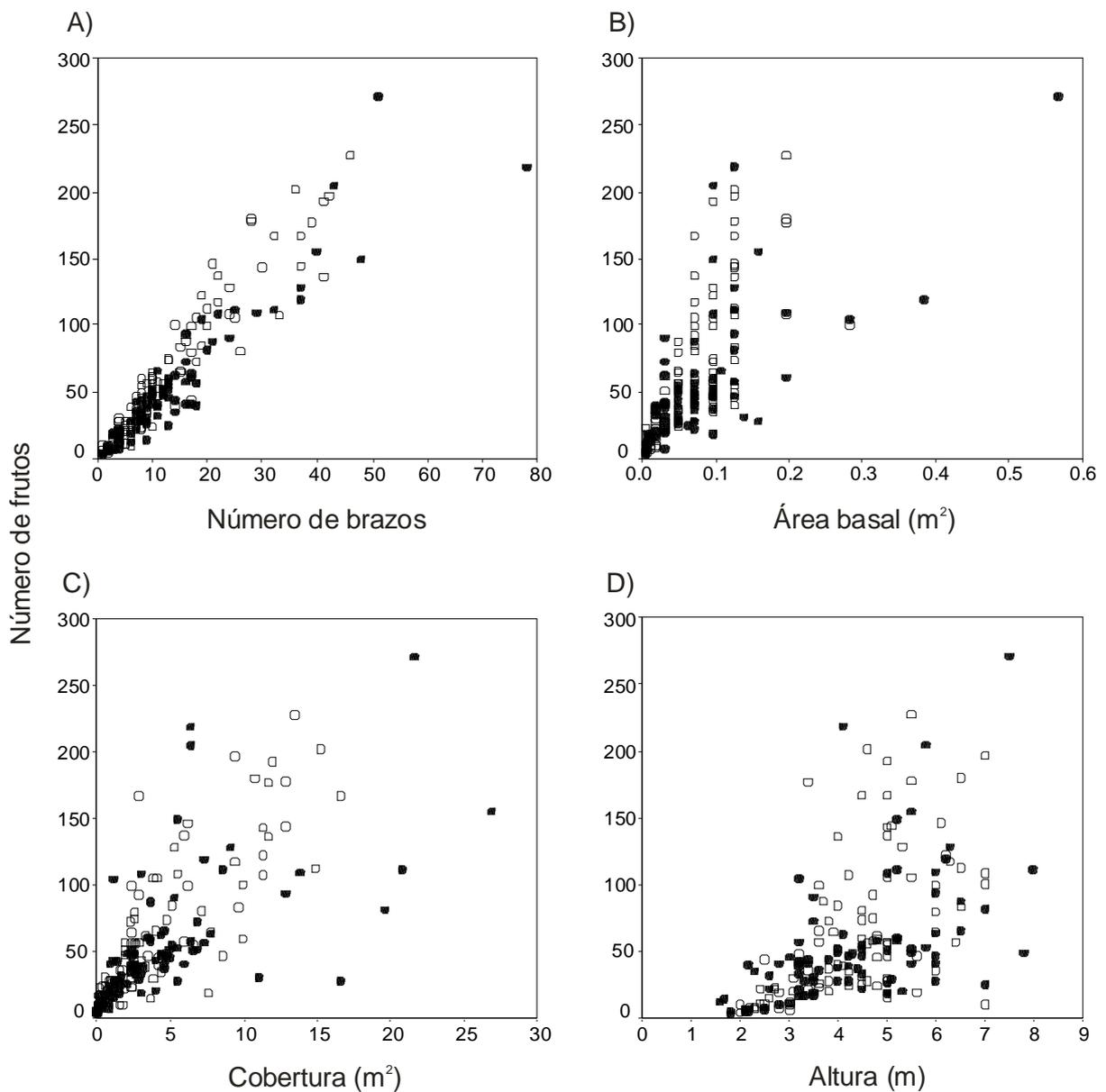


Figura 4.7. Número de frutos como una función del número de brazos, el área basal, la cobertura y la altura. El sitio 1 esta representado por los círculos rellenos y el sitio 2 por los vacíos. Los análisis de regresión para cada una de las variables nos muestran: A) $R^2 = 0.874$, $F_{1,86} = 594.293$, $P < 0.001$ para el sitio 1 y $R^2 = 0.892$, $F_{1,86} = 800.249$, $P < 0.001$ para el sitio 2; B) $R^2 = 0.502$, $F_{1,86} = 88.749$, $P < 0.001$ para el sitio 1 y $R^2 = 0.526$, $F_{1,97} = 107.689$, $P < 0.001$ para el sitio 2; C) $R^2 = 0.411$, $F_{1,86} = 59.900$, $P < 0.001$ para el sitio 1 y $R^2 = 0.674$, $F_{1,97} =$, $P < 0.001$ para el sitio 2; D) $R^2 = 0.505$, $F_{1,86} = 88.749$, $P < 0.001$ para el sitio 1 y $R^2 = 0.526$, $F_{1,97} = 107.689$, $P < 0.001$.

Tabla 4.3. Ecuaciones de la regresión múltiple dadas con el método "stepwise" para predecir la producción de frutos basándose en las características morfológicas de los individuos de *Stenocerus thurberi*.

Sitio	Modelo	Ecuación	R ²	ΔR	ΔF	gl
1	1	$Nf = 4.594 + B 3.559$	0.874	0.874	594.293***	(1, 86, 87)
	2	$Nf = 1.149 + B 2.998 + Ab146.540$	0.913	0.042	41.655***	(2, 85, 87)
	3	$Nf = -9.764 + B 2.933 + Ab121.008 + A 3.210$	0.92	0.007	7.879***	(3, 84, 87)
2	1	$Nf = 0.881 + B 4.716$	0.892	0.892	800.249***	(1, 97, 98)
	2	$Nf = -29.070 + B 4.329 + A 8.071$	0.922	0.030	36.818***	(2, 96, 98)
	3	$Nf = -23.752 + B 3.843 + A 6.490 + C 1.891$	0.929	0.007	9.904***	(3, 95, 98)

Nota: Nf= número de frutos, B = número de brazos, Ab= área basal y C= cobertura. Los grados de libertad (gl) de izquierda a derecha corresponden a la regresión, el residual y el total. *** altamente significativa..

4.3.5 Variación en tamaño de frutos y producción de semillas

No se encontraron diferencias significativas entre sitios ni en la morfología de los frutos ni en la producción de semillas. Sin embargo, la variación temporal en las características métricas de los frutos fue notable y estadísticamente significativa dependiendo de la fecha en el que se desarrollaron los frutos (Tabla 4.4). Dado que no hubo diferencias significativas entre sitios, no se hace diferencia entre ellos en la presentación de los datos para cada uno de los años de estudio.

Tabla 4.4. Análisis de varianza de las características morfológicas de los frutos de *S. thurberi*. Nótese que no hay diferencias significativa entre sitios, pero si entre fechas, y que tampoco hay componentes de interacción.

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F	P
a) Masa de los frutos					
Modelo	302577.85	18	16809.88	186.66	<0.001
Sitio	25.25	1	25.25	0.28	0.60
Fecha	16784.43	10	1678.44	18.64	<0.001
Sitio * fecha	863.42	6	143.90	1.60	0.15
Error	27107.22	301	90.06		
Total	329685.07	319			
b) Volúmen de los frutos					
Modelo	254190.84	18	14121.71	102.91	<0.001
Sitio	59.79	1	59.79	0.44	0.51
Fecha	19196.50	10	1919.65	13.99	<0.001
Sitio * fecha	363.93	6	60.65	0.44	0.85
Error	41304.69	301	137.23		
Total	295495.53	319			
c) Número de semillas por fruto					
Modelo	452400.49	17	26611.79	88.65	<0.001
Sitio	301.97	1	301.97	1.01	0.32
Fecha	65899.78	9	7322198.18	24.39	<0.001
Sitio * fecha	2340.11	6	390.02	1.30	0.26
Error	79549.03	265	300.19		
Total	531949.52	282			

La correlación entre la masa del fruto y el número de semillas por fruto, muestra que existe una asociación positiva altamente significativa entre ambas variables, y lo mismo sucede con el volumen del fruto y el número de semillas. A diferencia de lo que sucede con la masa del fruto y el volumen del fruto, cuando

correlacionamos el peso individual de las semillas con el número de semillas, la correlación es negativa. Esto quiere decir que los frutos pequeños producen pocas semillas pero muy grandes y los frutos grandes producen muchas semillas pero de tamaño mucho menor (Tabla 4.5).

Tabla 4.5. Matriz de correlación de Pearson para las características morfológicas de los frutos de *S. thurberi* (N = 270). Entre paréntesis se muestra el nivel de significancia.

Atributos	Número de semillas	Masa del fruto	Volumen fruto	Masa individual de las semillas
Número de semillas	1			
Masa del fruto	0.674(<0.001)	1		
Volumen fruto	0.486(<0.001)	0.682(<0.001)	1	
Masa individual de las semillas	-0.554(<0.001)	-0.227(<0.001)	-0.144(0.018)	1

La variación temporal en las características de frutos es asombrosa. Dependiendo de la fecha de polinización, la masa individual de los frutos puede variar desde 8 gr hasta 69 gr. En términos temporales durante el año 2001, la masa promedio de los frutos varía desde un mínimo de 18.09 ± 1.60 gr en julio a un máximo de 34.75 ± 2.62 gr en agosto (Figura 4.8). El rango de variación del volumen individual de los frutos maduros puede ser también muy amplio, con un valor mínimo observado de 4.42 cm^3 y máximo de 114.5 cm^3 . La variación temporal en la masa y volumen de los frutos tiene un patrón parecido al del número de semillas a lo largo de la estación reproductiva (Figura 4.8). En el 2001 la producción promedio de semillas por fruto a finales de julio alcanzó un mínimo de 515.69 ± 95.00 semillas y 40 días después aumentó al máximo de 1918.30 ± 84.79 semillas por fruto. Durante el 2002, en donde se tiene más datos a lo largo de la estación reproductiva, se registró al inicio de la fructificación en mayo el promedio de semillas producidas más alto (1538.76 ± 115.89 EE), y al igual que en el 2001 los valores mínimos se observaron a mediados de la fructificación (Figura 4.8).

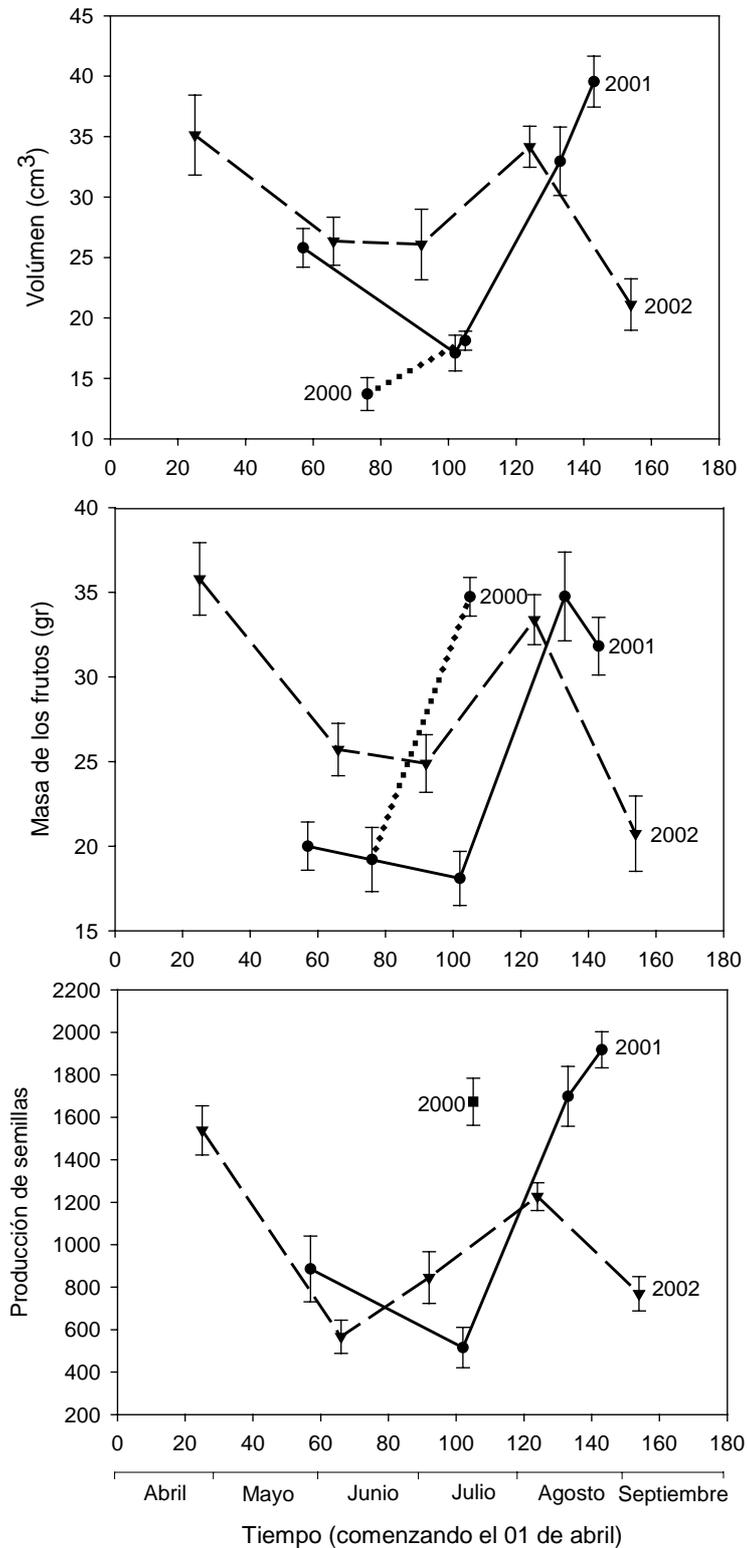


Figura 4.8. Variación temporal en la producción de semillas, masa y volumen de los frutos de *S. thurberi* como función de la fecha en el que fueron polinizadas las flores. Los datos muestran el promedio \pm un error estándar del promedio.

4.4 Discusión

Considerando las características fenológicas y de producción de frutos durante el 2001, es probable que al inicio del periodo de floración la disponibilidad de polinizadores haya sido escasa, incrementándose hacia el pico de floración. Aparentemente, hubo una limitación de polinizadores dada la saturación de los visitantes florales durante el pico de floración. Al final de la floración, el esfuerzo de los polinizadores se concentró en un número bajo de flores resultando en un aumento en la probabilidad de transición de flores a frutos. Esto parece indicar que el crecimiento de los frutos fertilizados a partir de esta fecha no fue limitado por ofrecimiento de polen o por recursos. Por otra parte, aunque el número de frutos maduros varió a lo largo del verano, no hubo un patrón claro de cambio en el tiempo. Esto probablemente se debió a que el número de polinizadores fue constante desde la mitad hasta el final del periodo de floración. La comparación de los resultados de las cruzas hechas manualmente con los resultados de la polinización natural, es una evidencia más de que no hubo limitación de recursos y de que la variación en la producción de frutos a lo largo de la estación reproductiva pudo deberse a la variación temporal en la presencia de polinizadores.

Se ha encontrado que las flores disminuyen su probabilidad de transición a frutos si otras flores polinizadas y frutos jóvenes se están desarrollando, lo cual sugiere que las flores y los frutos jóvenes compiten por recursos maternos limitados (Stephenson, 1981). Si esto sucede, es razonable suponer que el enriquecimiento o privación de recursos pueden afectar el éxito reproductivo. Al contrario de lo que sucedió en el 2001, durante el 2002 parece ser que hubo una limitación principalmente de recursos para la producción de los frutos, ya que este año no se presentaron lluvias extraordinarias como sucedió en el 2001 cuando la cantidad de lluvia total mensual durante los meses de floración y fructificación excedió en gran parte a los valores promedio de precipitación para estos meses (ver figura 2.4). Es bien sabido que la variación Inter-anual en la cantidad y estacionalidad de la lluvia puede afectar el éxito reproductivo en cactáceas columnares a través de la variación fenológica (Pimienta-Barrios y Nobel, 1995, 1998; Ruíz *et al.*, 2000; Pavon y Briones, 2001; Petit, 2001) y posiblemente a través de los cambios en la disponibilidad de nutrientes y captura, por lo que podríamos atribuir la baja producción de frutos en ese año a una limitación de

recursos, produciéndose más frutos al inicio de la fructificación debido a que las plantas en ese momento tuvieron más recursos para reproducirse. Por supuesto, no debemos descartar la posibilidad de que al igual que en el año anterior haya habido limitación de movimiento de polen.

El tiempo de floración afecta el destino de una flor (que sea o no abortada) y también el número y el peso de estas semillas. La variación en la producción de semillas a lo largo de la estación reproductiva es una evidencia más de la variación en la disponibilidad de polinizadores en el tiempo y de recursos para producirlas. En este estudio, la relación entre el número de semillas producidas y el tamaño de las semillas nos muestra que una baja producción de semillas se puede compensar teniendo más recursos para reproducirse, las semillas más grandes pueden producir plántulas más grandes y más competitivas. Así, el tamaño de las semillas involucra un compromiso con el número de semillas y a su vez puede tener repercusiones en la dispersión, germinación y establecimiento (Harper *et al.*, 1970). El incremento en la masa individual de las semillas con la disminución en el número de semillas es una evidencia de que existen fenómenos compensatorios internos que destinan más recursos a las semillas cuando existe limitación en la polinización (Sihag, 1986; Steffan-Dewenter, 2003). Las plantas parecen jugar apuestas a semillas de mejor calidad en términos de reservas y nutrientes cuando la polinización es deficiente y hacia mayores números con una menor asignación cuando se maximiza la fertilización de semillas por fruto. Durante el pico de floración fue cuando hubo una menor producción de semillas por fruto, esto puede ser explicado a que al haber muchas flores la competencia por visitantes reduce la producción de semillas al igual que como sucede con la producción de frutos. También el destino de recursos a la producción de flores puede afectar la producción de semillas (Harper, 1970).

Adicionalmente a la variación Inter-anual, la fecundidad también varía entre categorías de tamaño (independientemente de la variable morfológica que se tome en cuenta para definir las clases de tamaño de los individuos), mostrándose valores altos a medida que el tamaño de la planta aumenta. Este patrón ha sido reportado para otras cactáceas columnares como *Carnegia gigantea*, *Lophocereus schottii*, *Neobuxbaumia tetetzo* y *N. macrocephala* (Steenbergh y Lowe, 1977; Parker, 1989; Godínez-Álvarez *et al.*, 1999; Esparza-Olguín *et al.*, 2002), y puede resultar del largo de los brazos de las plantas que da

lugar a un alto número potencial de botones florales que posteriormente se convertirán en frutos, tal y como se muestra en este estudio donde la producción de frutos se correlaciona positivamente con la longitud de los brazos, aunque esto no quiere decir que los brazos de mayor longitud son los más productivos. Aún cuando todos los rasgos morfológicos considerados para predecir el número de frutos que produce un individuo por sí solos son buenos estimadores, el número de brazos es el mejor, lo que nos indica que basándonos sólo en esta variable podemos obtener una idea buena de la cantidad de frutos que se están produciendo.

La mayoría de los trabajos en cactáceas columnares sobre fenología y biología reproductiva se han concentrado en un solo año de observación para medir el éxito reproductivo (Lomeli-Mijes y Pimienta-Barrios, 1993; Nassar *et al.* 1997; Valiente-Banuet *et al.*, 1997a; Casas *et al.*, 1999; Ruíz *et al.*, 2000; Cruz y Casas, 2002; Otero-Arnaíz *et al.*, 2003). Otros, aún cuando muestran variación entre años, presentan observaciones puntuales restringidas a momentos específicos a lo largo de la estación reproductiva. Estas observaciones deben ser tratadas con cuidado ya que la variación entre años y entre fechas dentro de una misma estación reproductiva puede ser muy grande (Peterson, 1991; Fishbein y Venable, 1996). La variación en la fecundidad de las plantas de *S. thurberi* está relacionada tanto con la variación en el ambiente físico (variación climática), como en el ambiente biológico (abundancia e identidad de polinizadores) e interno de la planta (potencial hídrico, balance de nutrientes).

La variación espacial y temporal de polinizadores que contribuyen al éxito reproductivo en *S. thurberi*, puede potencialmente limitar el grado de especialización en la interacción con estas especies. Aunque las flores de *S. thurberi* muestran un síndrome quiropterófilo, los polinizadores diurnos han mostrado ser polinizadores más efectivos, lo cual indica que basarse en las características florales no es una garantía de cómo es polinizada una especie. El bajo éxito reproductivo que producen los visitantes nocturnos, que son principalmente murciélagos (Fleming *et al.* 1996, 2001), está probablemente relacionado con la variación temporal en su llegada, los bajos números poblacionales en comparación con la oferta de flores abiertas y la disminución en el éxito reproductivo que aparentemente sufren las plantas conforme avanza la fructificación.

Este trabajo no incluye el estudio de las interacciones planta-polinizador en una escala temporal y geográfica completa, pero aún con los pocos años de estudio y la limitación geográfica, la variación observada en el éxito reproductivo en comparación con otros reportes para *S. thurberi*, deja claro que la interacción entre polinizadores y la fenología floral es compleja y los estudios futuros deben tomar en cuenta la variación temporal y espacial al estudiar su efecto en el éxito reproductivo de esta especie.

Examinando las relaciones entre la fenología floral, producción de frutos y semillas, tamaño de la planta, y el grado de variación espacial y temporal en estas relaciones, se puede ver como las fuerzas selectivas afectan la evolución del tiempo de floración. En este tipo de estudio la variación en el resultado de los experimentos y observaciones es de esperarse, el reto es descubrir los mecanismos y los patrones que expliquen y nos ayuden a entender mejor las fuerzas selectivas que tienen un impacto ecológico y evolutivo en las características e interacciones de estas especies.

Literatura citada

- Byers, D. L. 1995. Pollen quantity and quality as explanations for low seed set in small populations exemplified by *Eupatorium* (Asteraceae). *American Journal of Botany*, 82(8):1000-1006.
- Cambell, D. R. y K. J. Halama. 1993. Resource and pollen limitations to lifetime seed production in a natural plant population. *Ecology*, 74(4): 1043-1051.
- Casas, A., A. Valiente-Banuet, A. Rojas-Martínez y P. Davila. 1999. Reproductive biology and the process of domestication of the columnar cactus *Stenocereus stellatus* in Central Mexico. *American Journal of Botany*, 86(4): 534-542.
- Charlesworth, D. 1989a. Why do plants produce so many more ovules than seeds?. *Nature*, 338: 21-22.
- Charlesworth, D. 1989b. Evolution of low female fertility in plants: pollen limitation, resource allocation, and genetic load. *Trends in Ecology and Evolution*, 4 (10): 289-292.
- Cruz, M. y A. Casas. 2002. Morphological and reproductive biology of *Polaskia chende* (Cactaceae) under domestication in central México. *Journal of Arid Environments*, 51: 561-576.

- Dieringer, G. 1992. Pollinator effectiveness and seed set in populations of *Agalinis strictifolia* (Scrophulariaceae). *American Journal of Botany*, 79 (9): 1018-1023.
- Esparza-Olguín, L., Valverde, T. y Vilchis-Anaya, E. 2002. Demographic analysis of a rare columnar cactus (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, Mexico. *Biological Conservation*, 103: 349–359.
- Fishbein, M. y L. Venable. 1996. Diversity and temporal change in the effective pollinators of *Asclepias tuberosa*. *Ecology*, 77(4): 1061-1073.
- Fleming, T. H., C. T. Sahley, J. N. Holland, J. D. Nason y J. L. Hamrick. 2001. Sonoran desert columnar cacti and the evolution of generalized pollination systems. *Ecological Monographs*, 71(4): 511-530.
- Fleming, T. H., M. D. Tuttle y M. A. Horner. 1996. Pollination biology and the relative importance of nocturnal and diurnal pollinators in three species of Sonoran Desert columnar cacti. *The Southwestern naturalist*, 41(3): 257-269.
- García, D., R. Zamora, J. M. Gómez, P. Jordano y J. A. Hódan. 2000. Geographical variation in seed production, predation and abortion in *Juniperus communis* throughout its range in Europe. *Journal of Ecology*, 88: 436-446.
- Godínez-Álvarez, H., A. Valiente-Banuet y L. Valiente Banuet. 1999. Biotic interaction and the populations and the population dynamics of the long lived cactus *Neobuxbaumia tetetzo* in the Tehuacán Valley, Mexico. *Canadian Journal of Botany*, 77: 203-208.
- Goodwille, C. 2001. Pollen limitation and the evolution of self-compatibility in *Linanthus* (Polemoniaceae). *International Journal of Plant Science*, 162(6): 1283-1292.
- Griffin, S. R. y S. C. Barret. 2002. Factors affecting low seed: ovule ratios in a spring woodland herb, *Thillium grandiflorum* (Melanthiaceae). *International Journal of Plant Science*, 163(4): 581-590.
- Harper, J. L. 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, London.
- Harper, J. L., P. H. Lovell y K. G. Moore. 1970. The shapes and sizes of seeds. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 1: 327-356.

- Herrera, C. M. 1993. Selection on floral morphology and environmental determinants of fecundity in a hawk moth-pollinated violet. *Ecological Monograph*, 63: 251-275.
- Huang, S. Q. y Y. H. Guo. 2002 Variation of pollination and resource limitation in a low seed set tree, *Liriodendron chinensis* (Magnoliaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 140 (1): 31-38.
- Johnson, S. D. y W. J. Bond. 1997. Evidence for widespread pollen limitation of fruiting success in cape wildflowers. *Oecologia*, 109: 530-534.
- Johnston, M. O. 1991. Pollen limitation of female reproduction in *Lobelia cardinalis* and *L. siphilitica*. *Ecology*, 72(4): 1500-1503.
- Kirk, W. D. J. 1984. Pollen-feeding in thrips (Insecta: Thysanoptera). *Journal of Zoology*, 204: 107-117.
- Kunin, W. E. 1997. Population size and density effects in pollination: pollinator foraging and plant reproductive success in experimental arrays of *Brassica kaber*. *Journal of Ecology*, 85:225-234.
- Lomeli-Mijes, E. Y E. P. Pimienta-Barrios. 1993. Demografía reproductiva del Pitayo (*Stenocereus queretaroensis* (Web.) Buxbaum). *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*, 38: 13-20.
- McIntosh, M. E. 2002. Plant size, breeding system, and limits to reproductive success in two sister species of *Ferocactus* (Cactaceae). *Plant Ecology*, 162: 273-288.
- Nassar, J. M., N. Ramírez y O. Linares. 1997. Comparative pollination biology of venezuelan columnar cacti and the role of nectar-feeding bats in their sexual reproduction. *American Journal of Botany*, 84(8): 918-927.
- Ollerton, J. y A. Lack. 1998. Relationships between flowering phenology, plant size and reproductive success in *Lotus corniculatus* (Fabaceae). *Plant Ecology*, 139: 35-47.
- O'Neil, P. 1999. Selection on flowering time: an adaptative fitness surface for nonexistent character combinations. *Ecology*, 89(3): 806-820.
- Otero-Arnaiz. A., A. Casas, C. Bartolo, E. Pérez-Negrón y A. Valiente-Banuet. 2003. Evolution of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) under domestication in the Tehuacán Valley, Central Mexico: reproductive biology. *American Journal of Botany*, 90(4): 593-602.

- Parker, K. C. 1989. Height structure and reproductive characteristics of Senita, *Lophocereus schottii* (Cactaceae) in Southern Arizona. *The Southwestern Naturalist*, 34: 392–401.
- Parra-Tabla, V. y S. H. Bullock. 1998. Factors limiting fecundity of the tropical tree *Ipomoea wolcottiana* (Convolvulaceae) in a Mexican tropical dry forest. *Journal of Tropical Ecology*, 14: 615-627.
- Pavón, N. P. y O. Briones. 2001. Phenological patterns of nine perennial plants in an intertropical semi-arid Mexican scrub. *Journal of Arid Environments*, 49: 265-277.
- Petit, S. 2001. The reproductive phenology of three sympatric species of columnar cacti on Curaçao. *Journal of Arid Environments*, 49: 521-531.
- Peterson, M. W. 1991. Pollination by a guild of fluctuating moth populations: option for unspecialization in *Silene vulgaris*. *Journal of ecology*, 79: 591-604.
- Pimienta-Barrios, E. y P. S. Nobel. 1995. Reproductive Characteristics of pitayo (*Stenocereus queretaroensis*) and their relationships with soluble sugars and irrigation. *Journal of American Society of Horticultural Science*, 120(6): 1082-1086.
- Pimienta-Barrios, E. y P. S. Nobel. 1998. Vegetative, reproductive, and Physiological adaptations to aridity of pitayo (*Stenocereus queretaroensis*, Cactaceae). *Economic Botany*, 52(4): 401-411.
- Rathcke, B. y E. P. Lacey. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16: 179–214.
- Ruiz, A., M. Santos y J. Cavelier. 2000. Estudio fenológico de cactáceas en el enclave seco de la Tatacoa, Colombia. *Biotropica*, 32(3): 397-407.
- Sahley, C. 2001. Vertebrate pollination, fruit production, and pollen dispersal of *Stenocereus thurberi* (Cactaceae). *The Southwestern Naturalist*, 46(3): 261-271.
- Severns, P. 2003. Inbreeding and small population size reduce seed set in a threatened and fragmented plant species, *Lupinus sulphureus* ssp. *kincaidii* (Fabaceae). *Biological Conservation*, 110: 221-229.
- Sihag, R. C. 1986. insect pollination increases seed production in cruciferous and umbelliferous crops. *Journal of Apicultural Research*, 25(2): 121-126.
- SPSS.1999. Advanced statistics, release 10.0.1. SPSS, Chicago.

- Steenbergh, W. F. y C. H. Lowe. 1977. *Ecology of the saguaro II: reproduction, germination, establishment, growth and survival of the young plant*. National Park Service Scientific Monograph Series No. 8. Government Printing Office. Washington, D. C.
- Steffan-Dewenter, I. 2003. Seed set of male-sterile and male-fertile oilseed rape (*Brassica napus*) in relation to pollinator density. *Apidologie*, 34 (3): 227-235.
- Steffan-Dewenter, I. y T. Tschardt. 1999. Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set. *Oecologia*, 121: 432-440.
- Stephenson, A. G. 1980. Fruit set, herbivory, fruit reduction, and the fruiting strategy of *Catalpa speciosa* (Bignoniaceae). *Ecology*, 61(1): 57-64.
- Stephenson, A. G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 12: 253-279.
- Sutherland, S. 1986a. Floral sex ratios, fruit-set, and resource allocation in plants. *Ecology*, 67: 991–1001.
- Sutherland, S. 1986b. Patterns of fruit-set: what controls fruit-over ratios in plants?. *Evolution*, 40: 117–128.
- Valiente-Banuet, A., Ma. del C. Arizmendi, A. Rojas-Martínez y I. Domínguez-Canseco. 1996. Ecological relationships between columnar cacti and nectar-feeding bats in Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 12: 103-119.
- Valiente-Banuet, A., A. Rojas-Martínez, A. Casas, Ma. Del C. Arizmendi y P. Dávila. 1997a. Pollination biology of two winter-blooming giant columnar cacti in the Tehuacán Valley, central Mexico. *Journal of Arid Environments*, 37:331-341.
- Valiente-Banuet, A., A. Rojas-Martínez, A. Casas, Ma. Del C. Arizmendi y P. Dávila. 1997b. Pollination Biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalensis* and *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, central Mexico. *American Journal of Botany*, 84(4): 452-455.
- Venable, D. L. y Levin, D. A. 1985. Ecology of achene dimorphism in *Heterotheca latifolia* II. Demographic variation within populations. *Journal of ecology*, 73(3): 743-755.
- Wiens, D., C. L. Calvin, C. A. Wilson, C. I. Davern, D. Frank y S. R. Seavey. 1987. Reproductive success, spontaneous embryo abortion, and genetic load in flowering plants. *Oecologia*, 71: 501-509.

Young, H. J. y M. L. Stanton. 1990. Influence of environmental quality on pollen competitive ability in wild radish. *Science*, 248: 1631-1633.

CAPITULO V

PATRONES ESTRUCTURALES Y REPRODUCTIVOS A NIVEL GEOGRÁFICO: CONSIDERACIONES FINALES

Un análisis del manejo actual de los recursos naturales hace evidente la ruptura de los procesos naturales, la disminución de los servicios ecosistémicos y la disminución de poblaciones y especies clave para el funcionamiento de los ecosistemas o de utilidad inmediata para el hombre. La pérdida del hábitat y la fragmentación que resulta de cambios en el uso de suelo, son algunos de los factores que más contribuyen a la disminución de las poblaciones. Por tal motivo, el crear modelos y analizar como está cambiando el paisaje, tanto espacial como temporalmente, resulta cada vez más importante. Los Sistemas de Información Geográfica (SIG) son una herramienta que puede proveernos de información valiosa en este sentido y son muy útiles para entender la estructura de la vegetación o los patrones en el paisaje.

Los resultados de este estudio señalan de manera consistente que existe una gran variación espacial y temporal tanto en las características morfológicas como reproductivas de *Stenocereus thurberi* en El Pitayal. En esta sección del trabajo se hace una síntesis de la información proporcionada en los capítulos anteriores sobre la variación morfológica en un contexto geográfico y su relación con la biología reproductiva y la producción de frutos. Con este fin se utilizó un SIG como herramienta de visualización de los patrones de variación espacial en el área de estudio. Con la información proporcionada por el análisis espacial de los SIG, se podrán predecir los cambios en biomasa y productividad. También, servirán como base para incorporar el conocimiento de la ecología de una especie clave para el funcionamiento del ecosistema, incluyendo las poblaciones humanas que habitan esta región. La incorporación de la información poblacional en SIGs, permitirá nuevas formas de análisis para futuras propuestas de manejo y conservación de los recursos de El Pitayal y también proporcionará una herramienta útil de visualización para difundir la necesidad de conservar este importante recurso biológico en el entorno local, regional y mundial.

5.1 Análisis espacial de los datos

Para representar en términos geográficos la información de las 53 parcelas descritas en el capítulo III, las coordenadas geográficas (x = latitud, y = longitud) de cada parcela fueron asociadas a los valores correspondientes de los parámetros estimados (z = densidad, altura promedio, promedio del número de brazos, sumatoria de número de brazos, sumatoria de las coberturas, biomasa y producción de frutos). Para hacer un análisis espacial de cada uno de los atributos medidos en las parcelas, se hizo una interpolación de los datos usando la técnica de *kriging* con el programa Surfer 8.0. *Kriging* es una técnica geoestadística de interpolación que considera tanto la distancia como la dependencia direccional entre datos conocidos para realizar la estimación (Burrough y McDonnell, 1998). *Kriging* es un buen interpolador cuando se tienen tamaños de muestra pequeños. Para hacer el análisis estadístico se utilizaron los valores predeterminados por el programa ya que así se recomienda cuando se tiene un número de observaciones menores a 250.

Las imágenes obtenidas fueron integradas en un Sistema de Información Geográfica (transferidas como matrices de datos al programa Idrisi 32.2; Clark Labs., Clark University, Worcester, Massachusetts, USA) para su manipulación y la obtención de las imágenes finales que se muestran en este trabajo.

5.2 Interpolación y análisis de tendencias superficiales

Las características promedio de los individuos presentes en las parcelas muestran una substancial variación espacial. Para presentar de manera gráfica la variación espacial en las características de las poblaciones de *Stenocereus thurberi* en la región, se crearon imágenes con cada uno de los atributos obtenidos en el muestreo (Figura 5.1). Para el proceso de interpolación debe de considerarse que en la porción sureste de la imagen donde sí se tienen puntos de muestreo, se pueden obtener valores de cero e incluso negativos debido a la presencia de severo disturbio antropogénico (principalmente cultivos). Asimismo, todos aquellos valores que aparecen en las figuras en la porción superior de la línea que representa la carretera México 15 no deben ser considerados correctos ya que no se incluyeron puntos de muestreo en esta área (ver Figura 5.1). Al igual que en el caso de la matriz de correlación presentada en el capítulo III, las imágenes pueden agruparse en dos tipos principales: los valores promedio de los

pitayos presentes en cada parcela, y la suma de características del contenido de cada parcela.

La densidad total de individuos varía espacialmente y también lo hace la densidad de las diferentes clases de tamaño de los individuos. Existen dos patrones superpuestos: 1) en términos generales, existen más individuos en las zonas costeras y su número disminuye gradualmente conforme se incrementa la distancia al litoral, y 2) existen picos locales de densidad que alteran el patrón descrito en el punto 1 (Figura 5.2). Al comparar la imagen en la que se presenta el total de individuos por hectárea (Figura 5.2) con la imagen en la que sólo se muestran los individuos no reproductivos (Figura 5.3), es evidente la existencia de una tendencia hacia una mayor proporción de individuos no reproductivos en las zonas costeras. Las causas para este patrón pueden ser muy variadas, desde efectos de influencia del rocío marino que amortigua y aumenta los episodios de reclutamiento permitiendo una mayor densidad de individuos, hasta el efecto de la salinidad u otro factor ambiental que hace que los individuos tengan una tasa de crecimiento muy baja y provoca que los individuos permanezcan muy pequeños y en estado no reproductivo.

La biomasa por hectárea, que es una variable que involucra el producto de la cobertura por la altura de los individuos, al igual que la densidad, también varía espacialmente. Considerando un gradiente de la costa hacia la carretera, la mayor cantidad de biomasa se detecta en la porción media de la región, donde aparentemente se concentran los individuos más grandes (Figura 5.4). Dado que en esta parte no es donde se encuentra la mayor densidad de individuos, podemos decir que en términos de la estructura de tamaños, los individuos más grandes se concentran en esta porción. El hecho de que en la costa se encuentran los individuos de menor tamaño puede estar dado por la densidad de individuos que hace que aumente la competencia entre ellos por recursos, por una menor disponibilidad general de recursos como agua y nutrientes, o porque las subpoblaciones costeras están más expuestas a fenómenos independientes de la densidad como el efecto de marejadas, ciclones tropicales o sequías prolongadas que mantienen a la población con una estructura de tamaños o de edades donde las clases pequeñas están mejor representadas. Existe solo una pequeña porción cerca del poblado de Coteco donde la biomasa de individuos es muy grande y que coincide con la mayor densidad de individuos por hectárea.

Esta misma porción coincide con los sitios donde actualmente se han establecido las dos reservas mencionadas en el capítulo III.

Ya que todos los brazos pueden ser reproductivos, la cantidad de brazos por hectárea de los individuos, nos permite entender el comportamiento espacial de la población en términos reproductivos (ver capítulo IV). En la costa, el promedio del número de brazos por individuo es menor que en los individuos que están hacia la carretera (Figura 5.5). Algunas áreas con un mayor número de brazos promedio, coinciden con los sitios con menor densidad, indicándonos que los individuos en estas porciones pueden ser de mayor tamaño y con mayor potencial reproductivo. De alguna manera, estas imágenes reflejan la correlación que existe entre la biomasa y el número de brazos. De igual manera, los sitios de mayor densidad son aquellos donde el número de brazos promedio es menor. Como un efecto compensatorio, la sumatoria del número de brazos por hectárea resulta ser muy homogénea en la región (Figura 5.6), esto es, el número de brazos totales se ve compensado por cambios en la densidad de individuos. Por ejemplo, los individuos de la faja costera que tienen pocos brazos, ven compensada esta deficiencia con una mayor densidad. Este efecto compensatorio, provoca un aumento en el número total de brazos presentes y potencialmente reproductivos. Las relaciones entre biomasa y densidad son parte de un proceso de autoaclareo, donde el incremento en tamaño de algunas plantas es acompañado por la muerte de otras (ver Yoda *et al.*, 1963; Stoll, *et al.*, 2002; Morris, 2003).

5.3 Potencial reproductivo de El Pitayal

Para calcular la producción de frutos por hectárea, se utilizó la fórmula obtenida para estimar la producción de frutos (descrita en el capítulo IV) en una operación escalar sobre la imagen del número de brazos por hectárea. Esta fórmula, que explica con el conteo de los brazos más del 85% de la varianza en la producción de frutos, es un estimador muy preciso del potencial reproductivo individual. Se seleccionó la fórmula del sitio 2, pues aunque no existen diferencias significativas en la producción de frutos entre un sitio y otro, existe una sobreestimación del número total de frutos producido debida a errores metodológicos que permitieron que algunos frutos no se contabilizaran (por madurar muy rápido, por ser depredados o por haber escapado al conteo). En

este sentido el cálculo sigue siendo una estimación conservadora de la producción de frutos.

La información presentada en la figura 5.7 nos muestra como puede variar la producción de frutos por hectárea en la región de El Pitayal desde valores de menos de 1,000 frutos hasta poco más de 25,000 frutos por hectárea. Esta variación espacial en el número de frutos, altamente correlacionada con el número de flores producidas, tiene efectos muy importantes en la atracción de los polinizadores responsables de la misma producción de frutos y sin duda, tiene efectos en los tipos de polinizadores que visitan las flores. En términos de los frutos mismos, existen puntos mucho más productivos y potencialmente más viables para la recolección de pitaya que se localizan en la parte media de la región, mismos que coinciden con los sitios de mayor biomasa en el área de estudio. Estos puntos, deben de tener un importante efecto en la dinámica de los dispersores, y en las actividades de recolecta de los habitantes locales.

5.4 Conclusiones

En comparación con las poblaciones de Arizona (Parker, 1987), los individuos en El Pitayal son aproximadamente del doble de tamaño. Esto es causado probablemente por la cobertura de especies más cerrada, la falta recurrente de heladas y las condiciones más húmedas que existen en el sur de Sonora. La gran producción de frutos y la alta cantidad de semillas por fruto indican un alto potencial reproductivo. Sin embargo, la ausencia de plántulas y la distribución multimodal de las características estructurales, claramente indican un establecimiento episódico.

Tanto la fenología reproductiva como el éxito reproductivo pueden ser muy variables debido a la variación climática y particularmente a la abundancia e identidad de polinizadores. La variación en la producción de frutos y semillas a través de la estación reproductiva muestra la relevancia de los polinizadores en el éxito reproductivo de *S. thurberi*. La interacción de *S. thurberi* con sus polinizadores, de los cuales depende para garantizar su éxito reproductivo, debe ser considerada de gran importancia, ya que una disminución o desaparición de estos polinizadores puede ocasionar una baja en el reclutamiento de individuos, que debido al reclutamiento episódico, está muy comprometido, y disminuir la abundancia o distribución de otras especies que dependen en mayor o menor

grado de *S. thurberi* para su subsistencia. Los estudios futuros en *S. thurberi* deben de incluir una observación detallada de la interacción con sus polinizadores. Así como, comparar poblaciones a una mayor escala geográfica para entender mejor su dinámica poblacional, que puede cambiar de manera espacial y temporal a lo largo de su distribución debido a la variación de los factores abióticos y de las interacciones ecológicas tanto de animales como de plantas.

La información obtenida de este tipo de estudio es muy importante para establecer estrategias de conservación y manejo de cactáceas columnares, así como para mantener las interacciones planta-polinizador. El uso tradicional de *S. thurberi* parece ser la opción mas viable, en comparación con formas destructivas y poco eficientes como desmonte para pastoreo de ganado, agricultura o acuicultura. En este sentido, un estudio etnobotánico donde se establezcan los sitios predilectos de colecta de frutos por los Mayos, así como los usos que se le ha dado al pitayo en el pasado y que se le da actualmente, puede ayudarnos en conjunto con la información ecológica a comprender mejor la dinámica de El Pitayal para crear futuras propuestas de manejo y conservación.

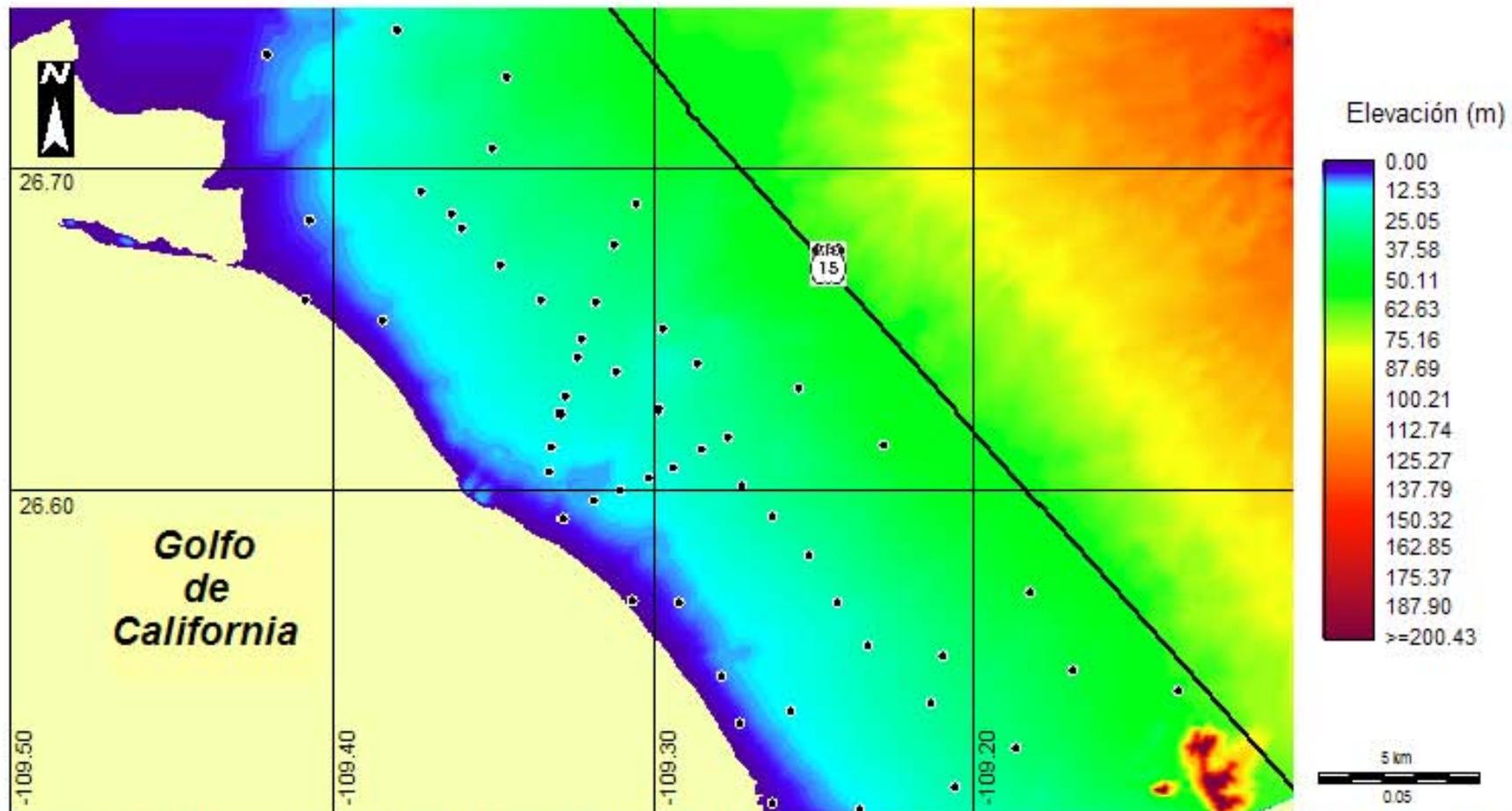


Figura 5.1. Modelo digital de elevación donde se muestra la localización de las 53 parcelas censadas en El pitayal del sur de Sonora para detectar los patrones de variación espacial de los atributos morfológicos y reproductivos de *S. thurberi*. Escala 1:250,000.

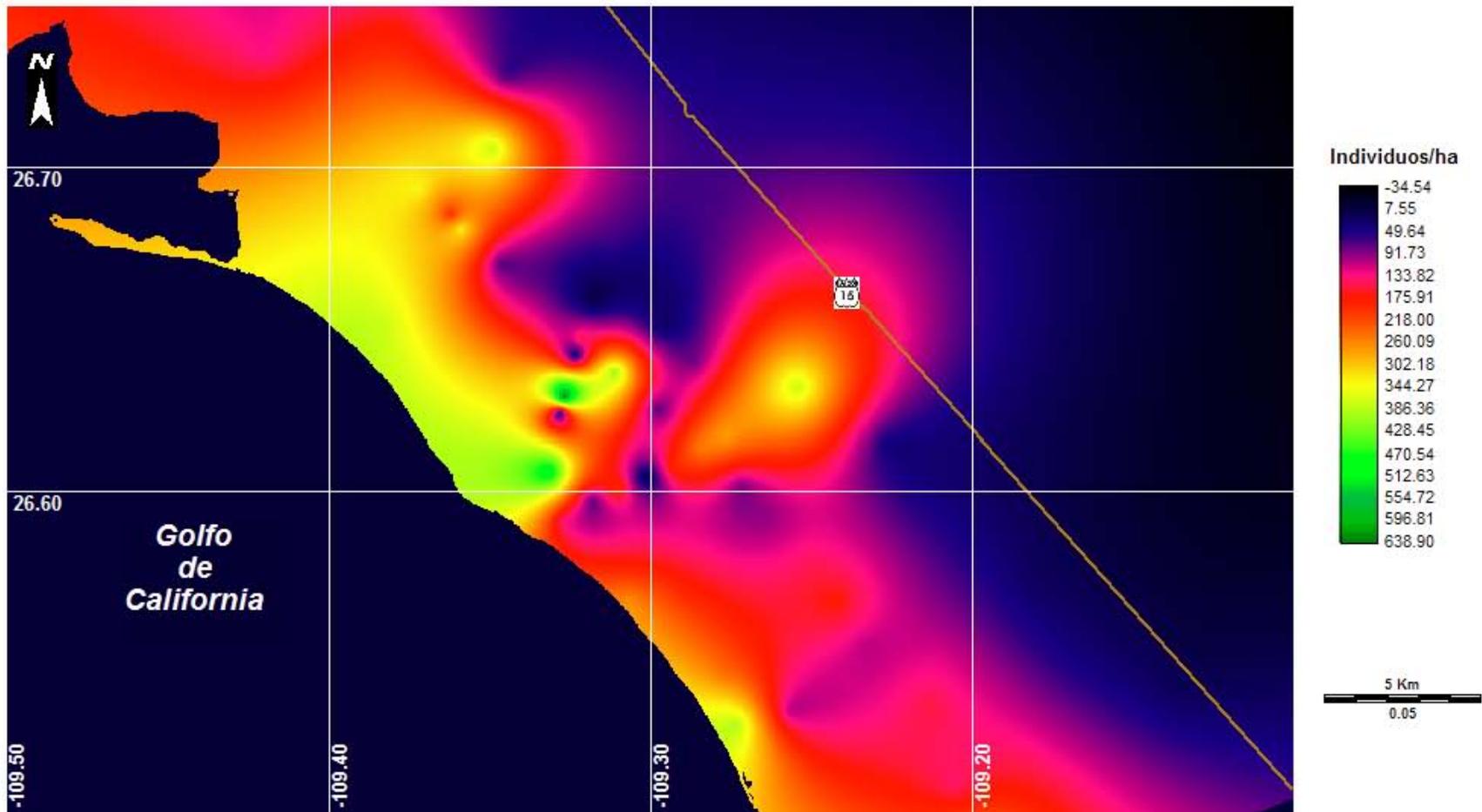


Figura 5.2. Variación espacial en la densidad promedio de individuos por hectárea de *Stenocereus thurberi* en El Pitayal del sur de Sonora.

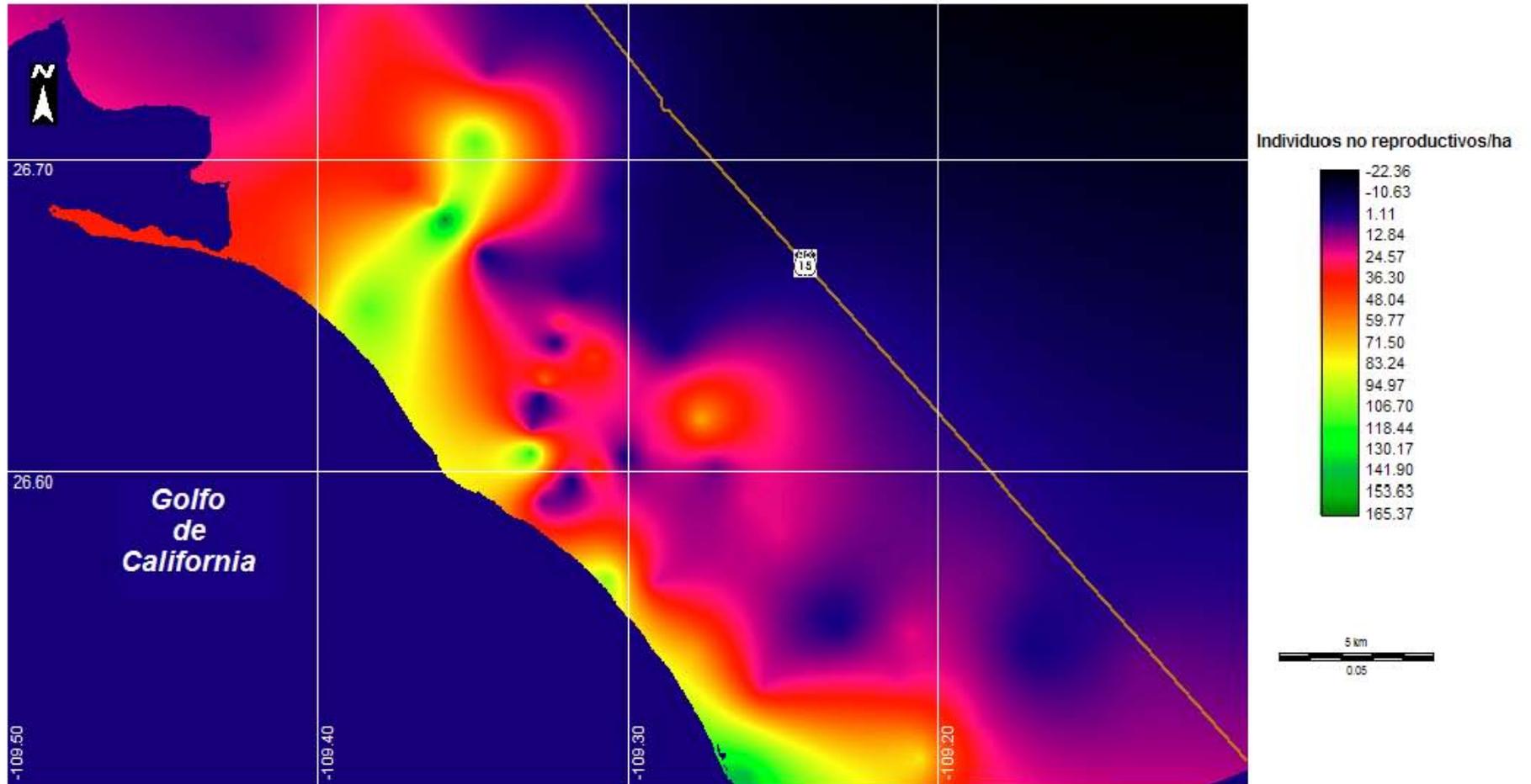


Figura 5.3. Variación espacial en la densidad promedio de individuos no reproductivos/ha de *Stenocereus thurberi* en El Pitayal del sur de Sonora. Escala 1:250,000

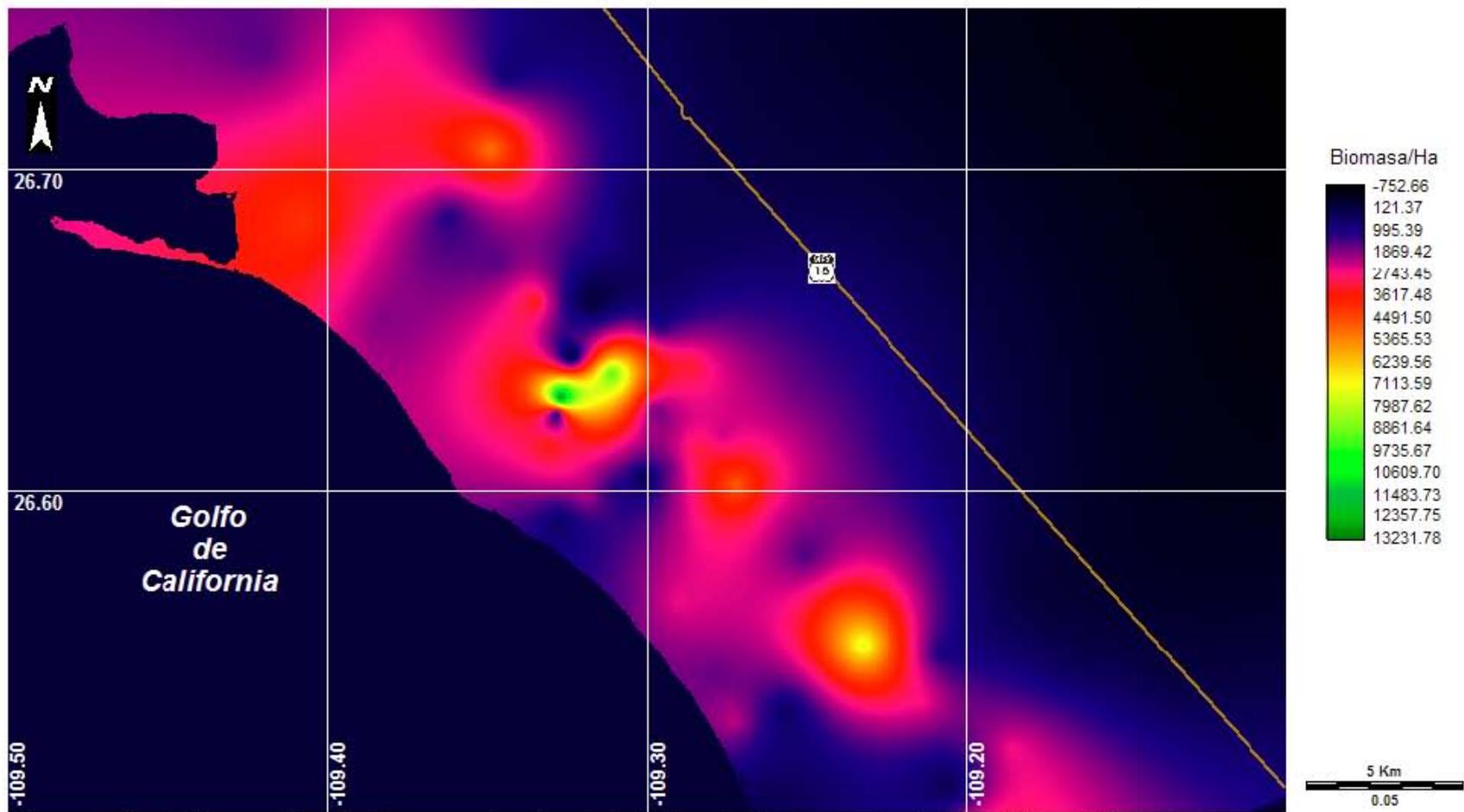


Figura 5.4. Variación espacial de la biomasa por hectárea de individuos de *Stenocereus thurberi* en El Pitayal del sur de Sonora. Escala 1:250,000.

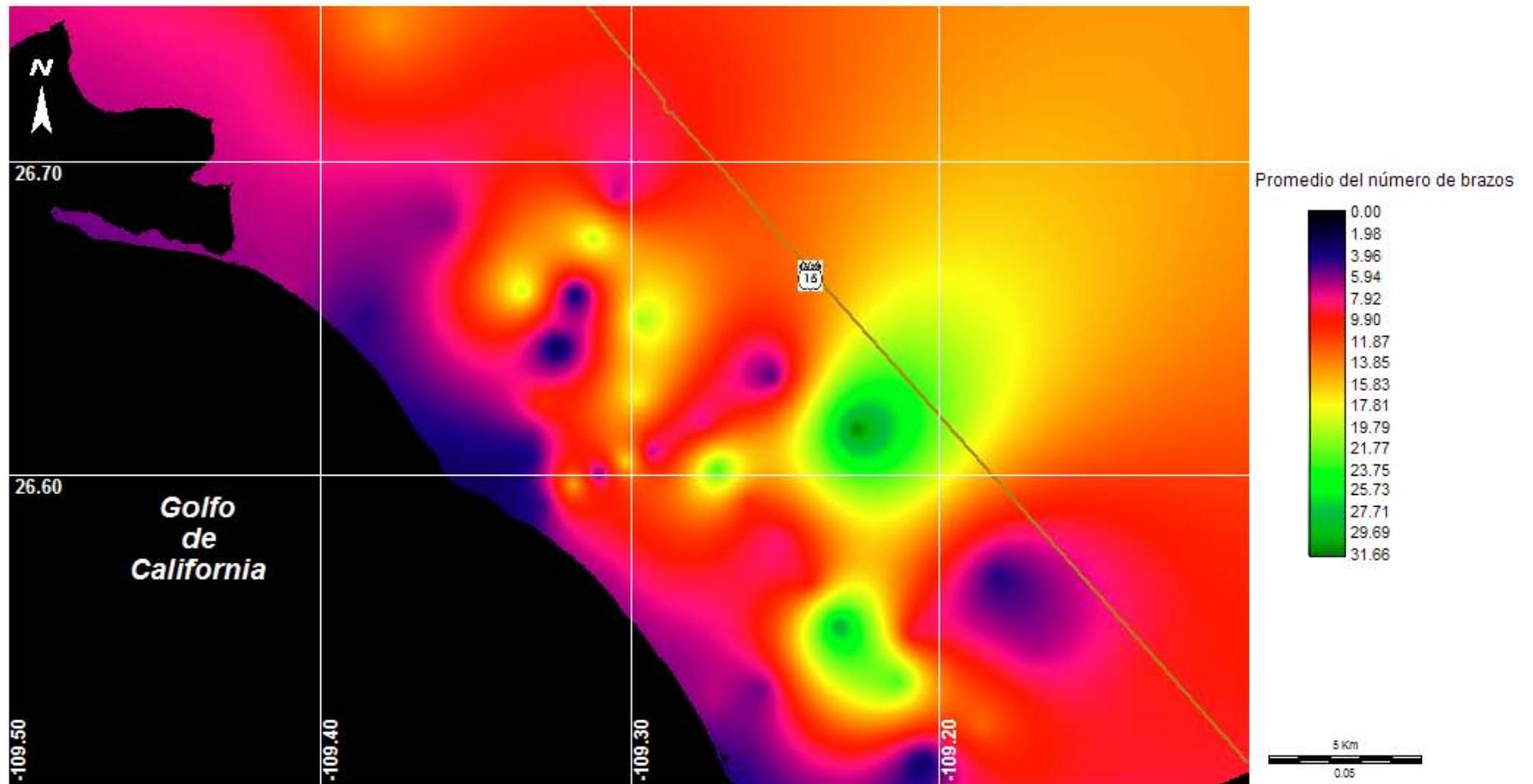


Figura 5.5. Variación espacial del promedio del número de brazos de individuos de *Stenocereus thurberi* en El Pitayal de sur de Sonora. Escala 1:250,000.

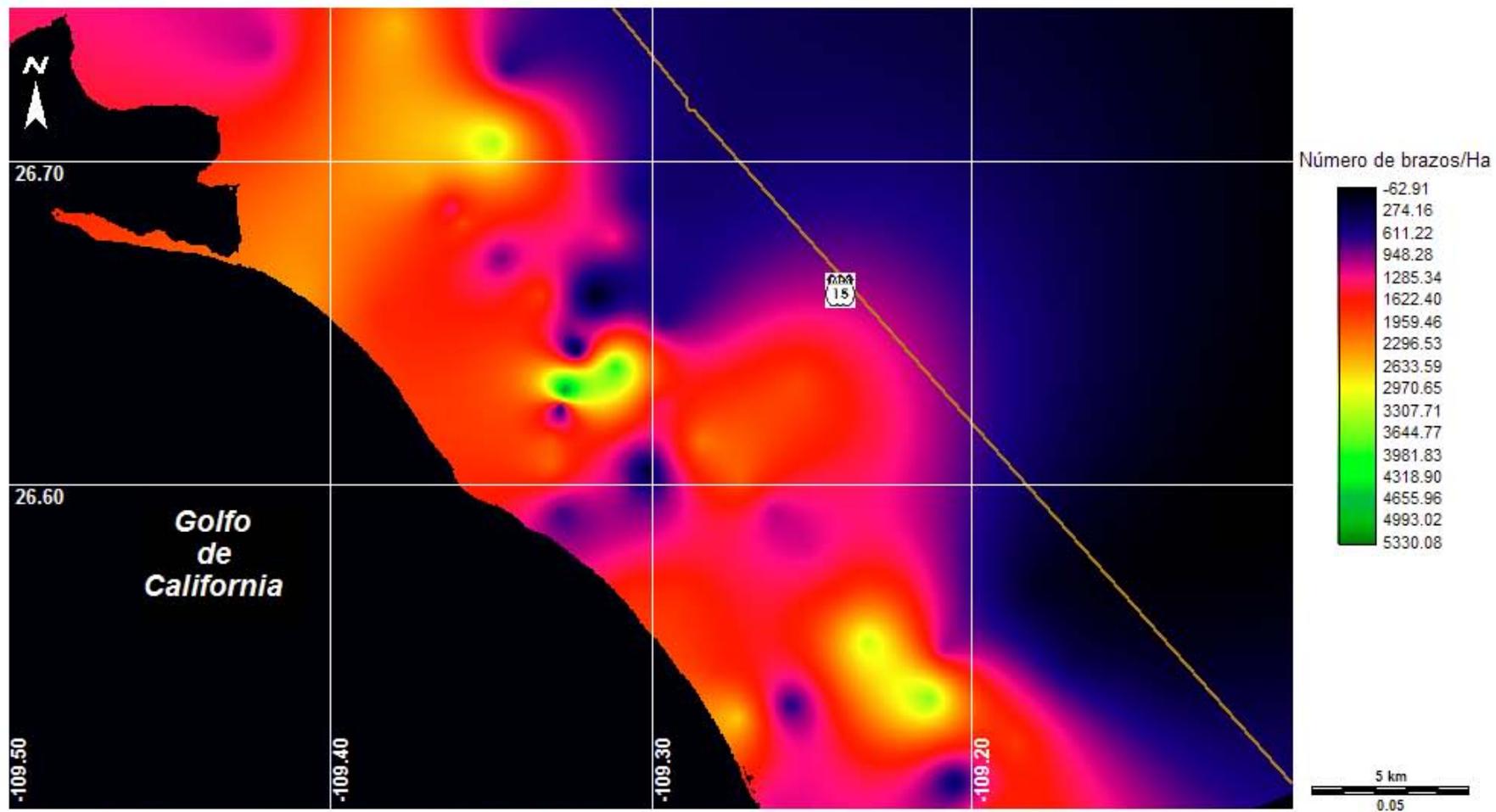


Figura 5.6. Variación espacial de la suma de la suma del número de brazos por hectárea de individuos de *Stenocereus thurberi* en El Pitayal del sur de Sonora. Escala 1:250,000.

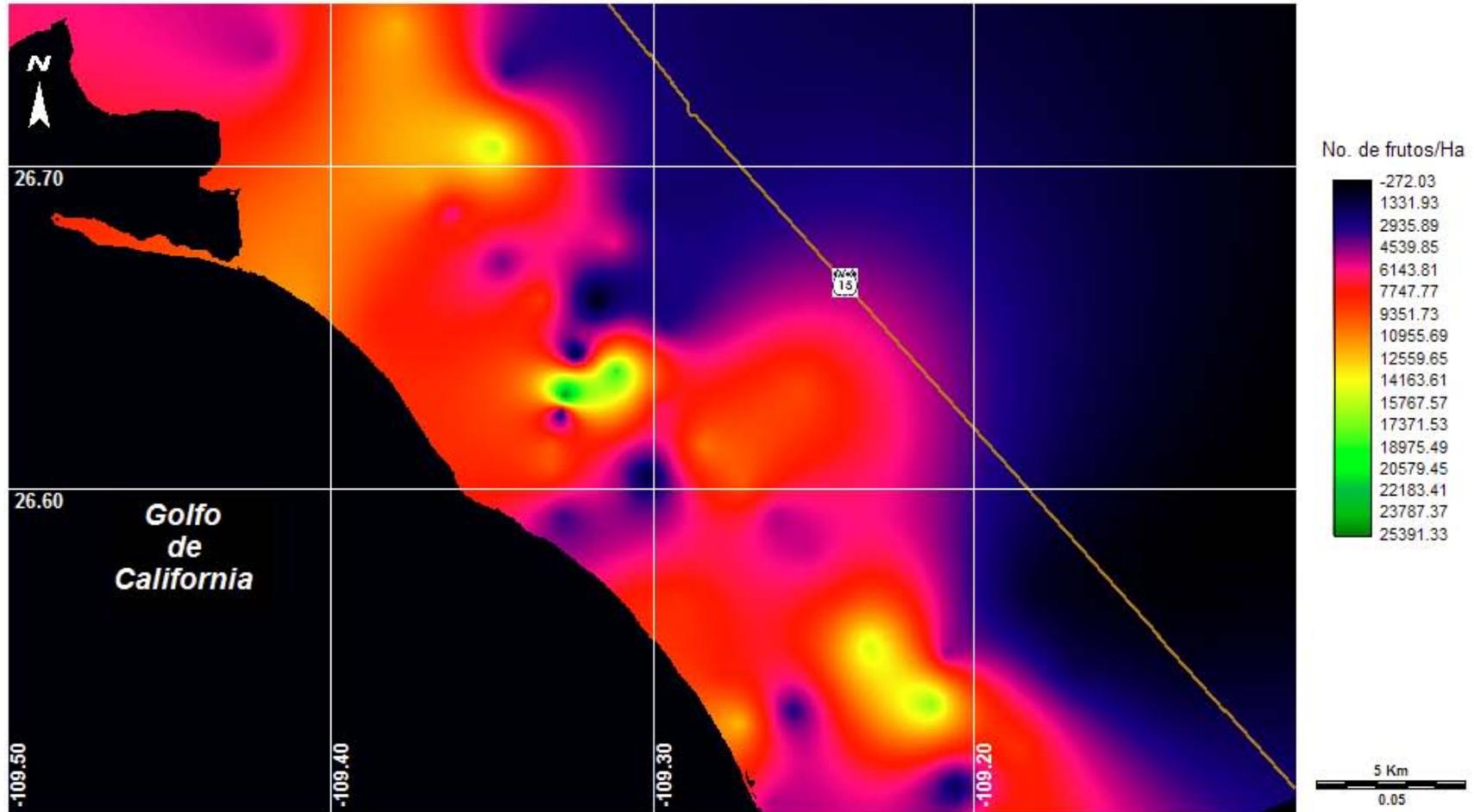


Figura 5.7. Variación espacial en la producción de frutos por hectárea de *Stenocereus thurberi* en El Pitayal del sur de Sonora. Escala 1:250,000.

Literatura citada

- Burrough, P. A. y R. A. McDonnell. 1998. *Principles of geographical information systems*. Oxford University Press. Gran Bretaña.
- Morris, E. C. 2003. How does fertility of the substrate affect intraspecific competition? Evidence and synthesis from self-thinning. *Ecological Research*, 18 (3): 287-305.
- Parker, K. C. 1987. Seedcrop characteristics and minimum reproductive size of organ pipe cactus (*Stenocereus thurberi*) in southern Arizona. *Madroño*, 34(4): 294-303.
- Stoll, P, J. Weiner, H. Muller-Landau, E. Mueller y T. Hara. 2002. Size symmetry of competition alters biomass-density relationships. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, 269(1506): 2191-2195.
- Yoda, K., T. Kira, H. Ogawa, y K. Hozumi. 1963. Self thinnig in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions. *Journal of Biology*. Osaka City University. 14: 107–129.

