

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

**“MORFOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN DE LAS CACTACEAS EN EL PAISAJE
COMPLEJO DE NIZANDA (OAXACA), MÉXICO. ”**

T E S I S:

**QUE PARA OBTENER EL TITULO DE
B I O L O G O**

P R E S E N T A:

HUGO ANTONIO TOVAR ROMERO

**DIRECTOR DE TEIS: M. en ECOL. BAS. EDUARDO ALBERTO PEREZ
GARCÍA**

MÉXICO, D.F.

2005



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.

A mis papás.

*"Salvo que no hay azar, salvo que lo que
llamamos azar es nuestra ignorancia de la
compleja maquinaria de la causalidad"*

J.L. Borges

Agradecimientos

Un agradecimiento especial a Lalo por dirigir esta tesis y comprender y apoyar a su alumnito especial (fue difícil pero lo logramos). Otro agradecimiento especial a Jorge Meave, por estar ahí, por todo el apoyo además de revisar también esta tesis.

Uno puede encontrar amigos donde menos se lo espera. Hay que estar atentos.

A los otros revisores de esta tesis: Dr. Carlos Martorell, Dr. Salvador Arias y al Biól. Carlos Gómez.

A mis papás, Javier y Mari, mis dos heroicos cielos.

A mis hermanos, Paco, Lucerito, Elvita, Ricardo y Anita así como a sus familias (mi familia). Mi sobrinitos Toñito, Alex, Sofí, Marianita, Cuatli (que le gusta, entre otras tantas cosas, la biología), y el que viene.

A mis amigas y amigos: Agus, Daniel (caspel), Anisú, Álvaro, Jessi, Sandra, Au, Nuria, Yuriria, Caritomio, Patricia, Talita, Marek, Ramadán, Daniel (poeciliflash), Brenda, Ian, Botello y Liz.

A mis amigos y compañeros del Laboratorio de Ecología de la facultad: primero a mis hermanitos de Nizanda Ixchel, Adina y Toño que compartieron muy cerca esta tesis y a mis demás compañeros: Marco, Yuriana, Beto, Oswaldo, Kiki, Ángela, Carlos, Ivan (peinadito), Edwin, Nancy, Liliana, Dulce, Paty y Irene.

A mis amigos y compañeros del Laboratorio de Restauración Ecológica: Luis, Vicky, Elsa, Lupita, Joel, Teo y Xavier.

A la gente de Nizanda, a la Fam Reyes Manuel, en especial a Clau por su linda sonrisa con la que nos recibe después de un duro día de trabajo.

Agradezco al fondo sectorial CONACyT-SEMARNAT (Proyecto C01-0267) y a la Dirección General de Personal Académico de la UNAM (Proyecto PAPIIT-IN221503) por el financiamiento de el proyecto de Nizanda así como de las becas de estudio que me otorgaron.

Por último agradezco a la Universidad Nacional Autónoma de México, mi casa, por la formación académica y todas las experiencias personales.

Muchas gracias.

Resumen

El estudio de la estructura de una planta puede abordarse desde dos enfoques: el análisis de la morfología vegetal considera la forma general de sus órganos, mientras que la arquitectura ofrece una visión dinámica de cómo se ordenan éstos en el espacio. Estas dos perspectivas permiten estudiar de forma integral la manera en que las plantas se adaptan a las condiciones ambientales. El presente trabajo tuvo como objetivos analizar los patrones morfo-arquitectónicos de las especies de la familia Cactaceae en la región de Nizanda (Oaxaca, México), y relacionar estos patrones con la distribución de las especies en los diferentes ambientes asociados al mosaico edáfico, así como evaluar la relación entre la distribución espacial de los caracteres considerados tanto ancestrales como derivados de las cactáceas de esta región y el grado de aridez edáfica de los ambientes presentes en ella. Nizanda se encuentra en el Istmo de Tehuantepec y en esa región se presentan seis tipos distintos de vegetación en los que se encuentran distribuidos 19 especies de cactáceas, de tres de sus cuatro subfamilias. Se hipotetizó que si la radiación evolutiva de la familia Cactaceae tiende al desarrollo de características xerófilas, entonces las especies con caracteres morfo-arquitectónicos más derivados se encontrarían en los hábitats más secos. A partir de observaciones de organismos en el campo, se realizaron esquemas arquitectónicos de todas las cactáceas, y se construyó una matriz de datos binarios a la cual se le aplicó un análisis de clasificación y un análisis heurístico utilizando el criterio de parsimonia cladista. Así mismo, se contrastó la distribución de las especies en el campo con una distribución generada al azar a través de un modelo nulo. No se encontró una correspondencia directa entre los grupos morfo-arquitectónicos de las cactáceas de Nizanda y sus hábitats particulares. El uso combinado de caracteres morfológicos y arquitectónicos permitió explorar desde puntos de vista complementarios algunas respuestas adaptativas de las Cactaceae a su ambiente. La filogenia obtenida en este estudio, basada sólo en caracteres vegetativos, coincidió fuertemente con las realizadas exclusivamente con base en caracteres moleculares. Las especies de forma globosa (de los géneros *Mammillaria* y *Melocactus*) se comportaron de acuerdo con lo hipotetizado, al encontrarse en los sitios con menor disponibilidad de agua en Nizanda.

Índice

Agradecimiento	iii
Resumen	iv
1. Introducción	1
1.1. Presentación	1
1.2. Morfología vegetal	1
1.3. Arquitectura vegetal	2
1.4. Integración de los enfoques arquitectónico y morfológico	3
1.5. Características morfológicas de las cactáceas	3
1.5. Planteamiento del problema	6
1.6. Objetivos	7
1.7. Hipótesis	7
2. Área de estudio	8
3. Método	11
3.1. Análisis de distribución de las especies	11
3.2. Análisis morfológicos	11
a) Elaboración de descripción y esquemas arquitectónicos	11
b) Construcción de matriz de datos	11
c) Análisis de clasificación	13
d) Análisis usando parsimonia cladística	14
3.3. Modelos aleatorios de distribución de especies	14
4. Resultados.	15
4.1. Distribución por tipos de vegetación	15
4.2. Descripción de especies y esquemas arquitectónicos	17
4.3. Análisis de clasificación de especies	26
4.4. Análisis heurístico usando parsimonia cladística	27
4.5. Modelos aleatorios de distribución de especies	27

5. Discusión	31
5.1. Selección y evaluación de caracteres morfológicos y arquitectónicos	31
5.2. Consistencia de los grupos morfo-arquitectónicos (GMA)	33
5.3. Distribución de los GMA en el mosaico vegetacional	33
5.4. Implicaciones evolutivas	35
6. Conclusiones	40
7. Literatura citada	41
Apendice 1	44

1. Introducción

1.1 Presentación

La morfología de las plantas está íntimamente ligada a la manera en que éstas hacen frente al ambiente en el que viven (Bell, 1991). La manera en que las plantas captan agua, luz y nutrientes, así como su recuperación en caso de daño, está en buena parte determinada por su forma y patrón de crecimiento. Todas las plantas de una determinada especie comparten un plan arquitectónico de crecimiento. La arquitectura vegetal es la expresión morfológica del crecimiento de las plantas y está controlada genéticamente (Hallé *et al.*, 1978). Ésta, en combinación con los atributos morfológicos de los órganos vegetativos, juega un papel importante en el establecimiento y supervivencia de las plantas, y puede generar diferencias en su distribución a lo largo de un gradiente ambiental. Por ejemplo, un número reducido de ramas (Terrazas y Mauseth, 2002), la succulencia del tallo, la presencia de espinas, y raíces abundantes son propios de plantas de ambientes secos.

En este estudio se analiza la variación morfológica de las especies de una familia de plantas presentes en una región del trópico seco del sur de México. En esta región, centrada en el poblado de Nizanda, se ha descrito un mosaico vegetacional relativamente complejo, que comprende desde comunidades vegetales dominadas por hierbas de 40 cm de altura hasta aquellos en las que dominan los árboles de más de 15 m de altura. Las variaciones en la composición florística y en la estructura de la vegetación corresponden, en general, a unidades ambientales con distintos grados de disponibilidad de agua en el suelo (Pérez-García *et al.*, 2001). La familia de estudio es Cactaceae, la cual constituye uno de los grupos vegetales más particulares por su morfología y que presenta notables adaptaciones a las condiciones de aridez (Bravo-Hollis, 1978). Debido a la estrecha relación entre la morfología de una planta y el ambiente donde ésta vive, es de esperarse que las especies de cactáceas de Nizanda presenten patrones morfológicos que correspondan con los ambientes en los que se distribuyen, y por lo tanto, con los tipos de vegetación.

1.2 Morfología vegetal

La morfología vegetal estudia las características externas de las plantas (Bell, 1991). Los estudios de la morfología se pueden abordar desde dos perspectivas contrastantes. Por un lado, pueden enfocarse en las analogías presentes en los organismos; por el otro, el énfasis puede hacerse en las homologías. Este último enfoque es el que se sigue en los trabajos de sistemática. Sin embargo, el primero puede dar más información acerca de las adaptaciones de los organismos a sus hábitats, ya que se enfoca en las convergencias que han surgido en distintos grupos al estar sometidos a las mismas presiones de selección (Kaplan, 2001).

Un concepto central en el entendimiento de la morfología vegetal es el de organismo modular. A diferencia de la mayoría de los animales, el desarrollo de una planta consiste en la acumulación repetida de partes semejantes, cada una derivada de su propio meristemo apical; es precisamente este modo de crecimiento lo que otorga a una planta el carácter de organismo modular (Begon *et al.*, 1999; Bell, 1991; Silvertown y Lovett Doust, 1995).

No obstante, existen dos enfoques diferentes para definir a un módulo vegetal. Desde una perspectiva demográfica, módulo es cualquier parte de una planta que se repite y que por lo tanto es contable (Harper, 1977). Por el contrario, desde un punto de vista arquitectónico, el módulo se define como todo el tejido vegetal que es resultado del crecimiento de un meristemo apical (Hallé *et al.*, 1978). Esta última definición limita de manera más precisa a las unidades de construcción de una planta. De igual forma, bajo el enfoque arquitectónico, la unidad de crecimiento formada por un nudo, un entrenudo, una estructura foliar, un meristemo axilar y en ocasiones raíces se denomina metámera (Bell, 1991). Esto es importante porque a las metámeras o fitones (según Bell, 1991), comúnmente se les ha denominado como módulos, de acuerdo con el enfoque demográfico (Harper, 1977); sin embargo, existen serios problemas al utilizar el mismo nombre para estructuras substancialmente diferentes. Por ello, y por ser más preciso, en este trabajo se empleó el concepto arquitectónico de módulo.

El crecimiento modular confiere a las plantas una gran plasticidad en su fenología, su tamaño y su longevidad. Una planta modular puede perder grandes porciones de su cuerpo y sobrevivir como parte de su historia de vida, rasgo que no presentan los organismos no modulares. Las plantas pueden hacer una asignación de recursos diferencial según la situación específica de cada una de sus unidades de crecimiento (por ejemplo, a módulos de partes sombreadas contra módulos iluminados; Barbour *et al.*, 1998; Gurevitch *et al.*, 2002), alterándose así su morfología y su arquitectura.

1.3 Arquitectura vegetal

La arquitectura de una planta es la expresión morfológica del arreglo de los ejes de crecimiento, que está genéticamente programado (Hallé *et al.*, 1978), mientras que el modelo arquitectónico es una estrategia de crecimiento inherente, la cual define la manera en la que la planta elabora su forma y la arquitectura resultante (Barthélémy *et al.*, 1991). La arquitectura vegetal se puede definir como la acumulación progresiva de unidades morfológicas, es decir, de módulos o metámeras, por efecto de la actividad meristemática (Hallé *et al.*, 1978; Bell, 1991). La contribución de un meristemo apical al desarrollo de una planta puede ponderarse tomando en cuenta su posición en la planta, su potencial y la duración de su actividad (Bell, 1991). La arquitectura de una planta en un momento dado es una expresión del equilibrio entre el proceso de crecimiento endógeno y las condiciones externas ejercidas por el ambiente (Barthélémy *et al.*, 1991).

Hallé *et al.* (1978) describieron un total de 24 modelos arquitectónicos básicos para los árboles tropicales. Éstos se basan en la ontogenia de los módulos, en su dirección y disposición espacial, y en el ordenamiento de sus ramas. Sin embargo, estos modelos contemplan algunos eventos inesperados, como daños, que dan origen a reiteraciones y metamorfosis. En dicho trabajo, estos autores sentaron las bases teóricas para el estudio de la arquitectura vegetal. En suma, los siguientes son

los atributos que se consideran para el estudio de la arquitectura de una planta (Barthélémy *et al.*, 1991):

- Tipo de crecimiento: rítmico o continuo.
- Patrón de ramificación: presencia o ausencia de ramificación vegetativa; ramificación terminal o lateral; ramificación monopodial o simpodial; ramificación rítmica, continua o difusa.
- Diferenciación morfológica de los ejes: ortótropa o plagiotropa.
- Posición de las estructuras sexuales: terminal o lateral.

Esta misma forma de estudio arquitectónico ha sido aplicada a plantas herbáceas y a lianas (Hallé *et al.*, 1978; Pérez-García, 1993). El marco teórico alrededor del estudio de la arquitectura vegetal ha sido de utilidad en estudios ecológicos, puesto que ayuda a conocer y diagnosticar la posible historia de vida de una planta, así como a interpretar la dinámica de una comunidad vegetal. Además, en estudios sistemáticos puede ayudar a reconocer especies, a encontrar relaciones filogenéticas entre éstas o fenómenos de convergencia en su arquitectura (Vester, 2002).

1.4 Integración de los enfoques arquitectónico y morfológico

El uso tanto de la morfología como de la arquitectura vegetal para la descripción del crecimiento de las cactáceas permite relacionarlos con su ambiente. Debido a que ambos marcos conceptuales están detrás de la forma de las plantas, podría argumentarse que el uso de los dos en un análisis podría ser redundante. Por ello, es necesario establecer las semejanzas y diferencias entre estos dos enfoques. Ambos constituyen los aspectos visibles de las plantas y a través de ellos estos organismos hacen frente al ambiente. Además, ambos conjuntos de caracteres están determinados genéticamente y las plantas tienen cierta flexibilidad para hacer ajustes sobre ellos, dependiendo de la variabilidad ambiental (Hallé *et al.*, 1978; Barthélémy *et al.*, 1991). No obstante las semejanzas entre estos enfoques, existen diferencias importantes. Mientras que la morfología se refiere a la descripción detallada y estática de las características de cada uno de los órganos de las plantas que les permiten adquirir recursos o resistir las limitaciones del ambiente, la arquitectura refleja una visión dinámica de la manera en que los ejes se acomodan en el espacio a través del tiempo y, por lo tanto, de la posición que van tomando los órganos en dichos ejes (Hallé *et al.*, 1978; Bell, 1991). Por lo tanto, cada una de estas concepciones hace alusión a la forma de las plantas desde diferentes perspectivas, complementándose entre sí.

1.5 Características morfológicas de las cactáceas

La familia Cactaceae tiene alrededor de 1500 especies (Hunt, 1999). La característica diagnóstica de las cactáceas es la presencia de aréolas, aunque la mayoría de ellas poseen tallos suculentos fotosintéticos y carecen de láminas foliares (Bravo-Hollis, 1978). También son notables las características florales de las cactáceas: el perianto está separado en muchas partes, los estambres son

numerosos, el ovario es ínfero y la placentación de los abundantes óvulos es parietal. Así mismo, los frutos son generalmente carnosos y contienen una gran cantidad de semillas (Barthlott, 1979; Gibson y Nobel, 1986; Wallace y Gibson, 2002).

La clasificación taxonómica de la familia Cactaceae es muy complicada y por lo tanto controvertida (Bravo-Hollis, 1978). De acuerdo con Wallace y Gibson (2002), existen cuatro grupos distintos en el nivel de subfamilia; éstos son Pereskioideae, Opuntioideae, Cactoideae y Maihuenioideae. Estas cuatro subfamilias reflejan en general la dirección evolutiva de la familia, en donde las Pereskioideae representarían el grupo más primitivo o basal de ésta. Esto significa que las especies de esta subfamilia todavía mantienen muchos de los caracteres ancestrales del grupo.

La característica morfológica más representativa de las cactáceas es la aréola, un meristemo axilar lateral que presenta un grupo de espinas (Gibson y Nobel, 1986). Las espinas de las cactáceas son estructuras foliares modificadas que crecen a partir de un pequeño cono de células en la epidermis de la planta y que posteriormente se lignifican.

Otra característica muy llamativa de las cactáceas es la succulencia de sus tallos (y de sus hojas, cuando las presentan). La succulencia de una planta o de una parte de una planta resulta de un gran desarrollo del tejido parenquimático, ubicado entre la epidermis y el sistema vascular del tallo. Esta característica permite a las plantas almacenar grandes cantidades de agua, lo cual confiere a éstas o a sus partes (tallos, hojas o raíces), un aspecto grueso, jugoso y caroso. En los casos de modificación más avanzados, cuando la succulencia se desarrolla en extremo (por ejemplo, el observado en el género *Mammillaria*), el tallo funciona literalmente como un reservorio esférico de agua (Barthlott, 1979). Cabe mencionar que la succulencia en los tallos no es exclusiva de las cactáceas, sino que existe en otros grupos taxonómicos, entre los que los géneros *Euphorbia* (Euphorbiaceae) y *Stapelia* (Asclepiadaceae) son ejemplos muy conocidos por su semejanza morfológica con algunas cactáceas. Este hecho demuestra que la succulencia puede resultar de convergencias entre especies de diferentes grupos taxonómicos, cuando se encuentran sometidas a restricciones ambientales similares, particularmente en climas cálidos y secos.

Según Altesor (1995), las consecuencias del desarrollo de la succulencia son varias. En primer lugar, destaca el desarrollo de la ruta fotosintética tipo CAM, la cual evita la pérdida de agua a través de un mecanismo fisiológico que permite la captación nocturna de CO₂ (Fitter y Hay, 2002), aunque se mantiene la posibilidad de utilizar el metabolismo C₃ durante la etapa de establecimiento. Así mismo, a través del mecanismo de la neotenia, ocurrió la pérdida de hojas junto con el desarrollo de tallos fotosintéticos (Altesor *et al.*, 1994). Además, la disposición de los haces vasculares en los tallos poco lignificados ha sufrido cambios que resultaron en el surgimiento de modificaciones como costillas y podarios (Altesor, 1995). Finalmente, conforme una planta es más succulenta, el número de ramas disminuye, decreciendo por lo tanto el número de meristemos apicales (Terrazas y Mauseth, 2002). Sin embargo, es importante señalar que el número de ramas también está determinado por otros factores ambientales, como la precipitación pluvial (Cornejo y Simpson, 1997).

Si bien el mecanismo CAM ayuda a conservar agua, tiene una desventaja. La cantidad de CO₂, en forma de ácido málico que puede ser almacenado en las vacuolas es limitado, por lo que su procesamiento es menor que en las plantas C₃ y C₄. Como consecuencia, las plantas CAM crecen de manera más lenta (Fitter y Hay, 2002).

Casi todas las cactáceas presentan modificaciones en sus tallos, ya sean podarios (tubérculos) o costillas. Aparentemente estas modificaciones se han originado varias veces de manera independiente en los diferentes grupos (Gibson y Nobel, 1986). Como ejemplo se puede citar el caso de las chollas de la subfamilia Opuntioideae, las cuales desarrollaron costillas de manera independiente de las presentes en las especies de la subfamilia Cactoideae. La formación de las costillas y los podarios está determinada por el patrón de filotaxia de la planta, que en el caso de las cactáceas comúnmente es helicoidal alternada. Existen especies que han reducido estas modificaciones, como es el caso de *Rhipsalis baccifera* de la subfamilia Cactoideae, que prácticamente carece de costillas o podarios. Se ha argumentado que algunas posibles consecuencias de estas modificaciones son el aumento de la superficie de captación de luz fotosintéticamente activa, así como un incremento en la captura de CO₂ (Gibson y Nobel, 1986). Sin embargo, la hipótesis más plausible es que en la mayoría de los casos, la alineación de las aréolas y la consecuente formación de costillas y podarios confiere a las plantas un mecanismo eficiente de almacenamiento de agua, al permitir que los tallos se expandan y se contraigan a manera de un acordeón, dependiendo de la disponibilidad de agua en el ambiente (Terrazas y Mauseth, 2002).

La forma de los tallos de las cactáceas es muy diversa. La variedad incluye desde los tallos cilíndricos y poco suculentos, como en el caso de *Pereskia lychnidiflora*, los tallos prismáticos triangulares de algunos cactus decumbentes como *Acanthocereus*, hasta los tallos en forma de roseta como en *Ariocarpus*. Principalmente en la subfamilia Cactoideae se encuentran tallos que se han modificado hasta tomar formas subsféricas o esféricas; éstas permiten mantener una relación superficie/volumen baja, minimizando de esta manera la pérdida de agua (Barthlott, 1979; Terrazas y Mauseth, 2002). Una variante morfológica muy particular de algunas cactáceas son los cladodios, que son tallos aplanados con capacidad fotosintética, los cuales presentan un crecimiento determinado por aborto meritemático (cada cladodio es un módulo en el sentido arquitectónico); por ello, el tallo de las plantas que los presentan consiste usualmente en una serie de internodos yuxtapuestos (Bell, 1991). Es importante distinguir entre dos tipos de cladodios (Gibson y Nobel, 1986). Por una parte están los presentes en la subfamilia Opuntioideae, en los cuales el sistema vascular se aplanar por las modificaciones sufridas por el tallo; este tipo se distingue porque las aréolas están presentes en toda la superficie del tallo. El segundo tipo, presente en otras subfamilias, se origina por la reducción en el número de costillas hasta quedar sólo dos, dando como resultado una lámina delgada formada por las costillas con una médula y sistema vascular cilíndrico (como en *Epiphyllum*). A su vez, los tallos aplanados y más delgados, como los de *Epiphyllum*, incrementan notoriamente la superficie en relación con el volumen de la planta (Gibson y Nobel, 1986).

Los organismos adultos de algunas especies de cactáceas presentan una estructura conocida como cefalio. Éste es una estructura formada a partir del mismo meristemo apical que el tallo, que se ubica en la parte superior del mismo. En el cefalio, las aréolas están muy próximas entre sí, y producen muchos tricomas y espinas cortas que cubren la superficie de la planta. Debido a su posición apical evitan el crecimiento de tejido fotosintético, por lo que en las plantas que los presentan ven reducida con el tiempo su capacidad fotosintética. Por otro lado, hay plantas con cefalios laterales (o pseudocefalios); éstos se originan de meristemos laterales que permiten el crecimiento apical de tejido fotosintético (Terrazas y Mauseth, 2002). Se han propuesto dos posibles consecuen-

cias de presentar un cefalio. Una de ellas especula que el costo de producción de las flores disminuye al encontrarse las yemas axilares muy cerca unas de otras (Terrazas y Mauseth, 2002). La otra, que es más factible, es que con este arreglo los meristemos florales se encuentran mejor protegidos de los insectos, así como de la radiación solar excesiva. En este trabajo se usó el término cefalio indistintamente para ambos tipo de cefalio, ya que sólo dos especies presentaban dichas estructuras.

En algunas especies, el envejecimiento de la epidermis en la base del tallo va acompañado de la producción de una corteza opaca, en la que la acumulación de suberina inhibe gradualmente el paso de la luz. Este proceso provoca que el clorénquima desaparezca. Al llegar a ese punto la planta sella estas zonas para evitar pérdidas de agua. Por lo general estas zonas se estrechan tanto, debido a la disminución del parénquima acuoso, que los tubérculos y las costillas se aplanan, las espinas caen y el meristemo de la aréola muere (Gibson y Nobel, 1986). Es importante señalar que en el caso de *Pereskia lychnidiflora* este fenómeno no se presenta. En este trabajo, propongo el término "pérdida senil de la succulencia" para designar a este proceso.

En los hábitats con baja disponibilidad de agua, el mecanismo de absorción del vital líquido es fundamental. Dicha labor es llevada a cabo básicamente por las raíces. Dependiendo de su origen, en las cactáceas existen tres tipos de raíces: raíz primaria, desarrollada a partir de la radícula embrionaria; raíz lateral, originada a partir de cualquier otra raíz; y raíz adventicia, que surge de cualquier otro órgano diferente de la raíz (Dubrovsky y North, 2002). Comúnmente las cactáceas de hábitats desérticos presentan raíces basales de baja profundidad (entre 3 y 15 cm), pero con una extensión horizontal mucho mayor. En algunos géneros de cactáceas se presentan raíces tuberosas o succulentas, por ejemplo en *Peniocereus* y *Nyctocereus*, y tienen como función especializada el almacenamiento de agua y de otras sustancias como el almidón. La cantidad de recursos acumuladas en este tipo de raíces es tan grande, que en ocasiones las plantas pueden perder su estructura aérea y recuperarse posteriormente a partir de la raíz (Dubrovsky y North, 2002). En contraste, las raíces adventicias son comunes en el caso de las cactáceas trepadoras, como por ejemplo en los géneros *Epiphyllum*, *Hylocereus* y *Selenicereus*, en los que no sólo tienen una función de absorción, sino que también actúan como órganos de anclaje (Bravo-Hollis, 1978). Por ello, a pesar de ser cortas, por lo general están excesivamente ramificadas.

1.6 Planteamiento del problema

La revisión de la morfología de las cactáceas presentada en la sección anterior ofrece una imagen de la gran variación que pueden presentar las plantas de esta familia, a pesar de las características comunes a todas ellas. En México esta familia alcanza su mayor diversidad, ya que aquí se distribuyen aproximadamente 563 especies de 48 géneros, de las cuales 439 son endémicas (77.9%), aunque para el caso de los géneros el endemismo se limita a 15 géneros (31.3%; Hunt, 1992). La distribución de las cactáceas abarca prácticamente todas las regiones ecológicas; además, a nivel del país, se ha observado que existe una cierta correspondencia entre la forma de las cactáceas y las comunidades vegetales en las que se desarrollan (Bravo-Hollis, 1978; Mourelle, 1997), pero es poco claro si esta correspondencia puede observarse a nivel de un paisaje, entre comunidades con distinta disponibilidad de agua y nutrientes.

En la región de Nizanda, localizada en la porción tropical seca del Istmo de Tehuantepec, se presenta un conjunto variado de comunidades vegetales asociado a un mosaico de condiciones edáficas, las cuales generan ambientes diferentes a pesar de compartir el mismo clima (Pérez-García *et al.*, 2001). La prospección florística llevada a cabo durante más de ocho años muestra que en esta región están presentes 19 especies de Cactaceae, y que éstas se distribuyen de manera diferencial en el paisaje, de modo que no hay una sola especie que esté presente en todos los tipos de vegetación. Cabe señalar que en todo el Distrito de Juchitán, donde se ubica Nizanda, se han reportado 29 especies de cactáceas (Hernández *et al.*, 2004); esto es, en Nizanda se presentan alrededor del 65% de las especies halladas en dicho distrito.

Considerando la relación entre la forma de las plantas y el ambiente en el que viven, y tomando en cuenta la distribución diferencial de las cactáceas en el paisaje de Nizanda, así como las tendencias evolutivas en esta familia, se plantearon las siguientes preguntas: ¿Existe alguna relación entre la morfología de las cactáceas de Nizanda y el ambiente en el que se distribuyen?, y ¿en qué tipo de ambientes de la región se concentran los caracteres morfológicos ancestrales y en cuáles se encuentran los más derivados de la familia Cactaceae?

1.7 Objetivos

El objetivo general de este trabajo es el siguiente:

1) Analizar los patrones morfológicos de las especies de la familia Cactaceae en el contexto de tendencias evolutivas y relacionar estos patrones con la distribución de las especies en los diferentes ambientes de un mosaico de disponibilidad de agua en el suelo en la región de Nizanda (Oaxaca, México).

Los objetivos particulares fueron:

- 1) Identificar un conjunto de caracteres arquitectónicos y morfológicos que permitiera caracterizar, de manera sintética y semicuantitativa, la morfología de cada una de las especies incluidas en el estudio.
- 2) Reconocer grupos de especies basados en los atributos morfológicos que comparten.
- 3) Analizar la distribución de los grupos morfológicos en los diferentes tipos de vegetación.

1.8 Hipótesis

Si la probabilidad de que una planta se establezca en un cierto ambiente está determinada por su morfología, entonces las cactáceas morfológicamente más parecidas tendrían que estar presentes en ambientes similares. Por otra parte, si la radiación evolutiva de la familia Cactaceae muestra una tendencia al desarrollo de características cada vez más xerófilas, entonces cabría esperar que los caracteres morfológicos más derivados de las especies se encontrarán en los hábitats con mayores restricciones hídricas.

2. Área de estudio

Nizanda se encuentra en el Istmo de Tehuantepec; en su parte sur está delimitada por la Planicie Costera de Tehuantepec, al norte por las planicies de Chivela, al oeste por las laderas orientales del Cerro Naranjo, y al este por el tramo Chivela - La Ventosa de la carretera federal No. 185. La región de Nizanda ocupa aproximadamente 85 km². La altitud de la región en general va desde 90 a 700 m s.n.m. (Pérez-García *et al.*, 2001). Durante gran parte del año, la región es azotada por ráfagas de viento que pueden alcanzar más de 120 km/h (J. Meave, com. pers.).

Los tipos de suelo predominantes son Litosoles, aunque los Feozems háplicos y los Regosoles éutricos se presenta comúnmente. La composición litológica de la región está dominada por rocas de filita y calizas. En la planicies aluviales, bajo los lomeríos de filita de la región, el suelo llega a ser profundo (>1 m) y arenoso. En las laderas bajas y los piedemontes se presenta una acumulación de suelo intermedio. En las cimas de estos lomeríos los suelos son poco profundos y con gravas superficiales. Por otro lado, los suelos de las cimas de las laderas de roca caliza están constituidos por porciones de materia orgánica acumulada de manera escasa y discontinua. En la parte media de estas laderas el suelo alcanza profundidades < 50 cm. En el piedemonte, en el suelo son frecuentes las arcillas, pudiendo alcanzar profundidades > 50 cm. En los piedemontes, dolinas y hondonadas se encuentra un suelo mejor desarrollado: suele tener una profundidad mayor que 50 cm, presenta arcillas y sobre él se observa un mantillo evidente. Toda esta caracterización pone en evidencia una gran heterogeneidad en el suelo de Nizanda.

Una descripción detallada de la vegetación y la flora de la región fue publicada por Pérez-García *et al.* (2001), en donde se presentan los siguientes datos relevantes. El clima prevaleciente es muy estacional, cálido y sub-húmedo (Aw0); la precipitación pluvial promedio aproximada es de 1000 mm anuales. La flora publicada de la región presenta 746 especies de 458 géneros pertenecientes a 119 familias (pero actualmente el inventario regional supera 900 especies; E.A. Pérez-García, com. pers.).

La selva baja caducifolia es el tipo de vegetación predominante en la región. Su dosel comúnmente alcanza 7 m pero algunos árboles pueden alcanzar hasta 15 m de altura. En este trabajo se usó como base a la clasificación empleada por Pérez-García *et al.* (2001) para los diferentes tipos de vegetación, aunque sólo se estudiaron los siguientes: bosque de galería, matorral subinermes, matorral xerófilo, sabana, selva baja caducifolia y selva mediana. Sin embargo, se consideraron como diferentes tipos de vegetación a la selva baja caducifolia que se asienta en suelo de la que se asienta sobre roca caliza expuesta. Esta diferenciación se basó en las diferencias en composición florística reportadas para los afloramientos calcáreos por Pérez-García y Meave (2004) y la similitud florística encontrada para las selvas en suelo, aun cuando éstas se desarrollan en diferentes subs-

tratos litológicos (Meave y Pérez-García, 2000). A continuación se describen algunas de las características más relevantes de cada uno de los tipos de vegetación incluidos en este trabajo.

a) Sabana

La sabana (Sab) es la comunidad que ocupa el segundo lugar en extensión en la región. Esta comunidad está dominada por plantas de la familia Poaceae (más de 80% de su cobertura lo aporta una sola especie de pasto; López-Olmedo, 2001), pero también son comunes especies de las familias Asteraceae y Fabaceae. De hecho, la sabana es una comunidad de gran riqueza florística, ya que se han registrado en ella alrededor de 180 especies (Pérez-García *et al.*, en prensa). La vegetación tiene una altura de alrededor de 40 cm, aunque esporádicamente se presentan algunos arbustos emergentes y muy ocasionalmente se llegan a encontrar árboles no mayores a 3 m. Las sabanas se localizan en las cimas de los cerros de filitas, y al parecer los incendios son un factor ambiental frecuente en estas comunidades.

b) Matorral subinerme

Con un dosel muy cerrado y una altura menor a 4 m, el matorral subinerme (MSI) se encuentra asociado a las laderas altas y cimas de los cerros de filitas. Comúnmente se encuentra delimitado en su partes superiores por la sabana y en las inferiores por la selva baja caducifolia. En el MSI dominan las leguminosas arbóreas que, junto con otros árboles y arbustos, cubren densamente el terreno, evitando así el paso de grandes cantidades de radiación solar al suelo.

c) Selva baja caducifolia

Es el tipo de vegetación predominante en la región. Su dosel tiene en promedio 7 m de altura pero puede haber árboles que alcanzan hasta 15 m, regularmente del género *Bursera*. La cobertura sobrepasa 350% (Pérez-García, 2002). Por su estructura se pueden distinguir dos tipos de selva baja caducifolia (SBC) La primera se encuentra asentada en suelo (SBCs) y está dominada por especies de las familias Fabaceae y Mimosaceae. Es común encontrar plantas trepadoras herbáceas y leñosas. Las epífitas son más bien, raras pero las Orchidaceae y Bromeliaceae pueden encontrarse frecuentemente (Pérez-García, 2002).

La selva baja caducifolia en roca (SBCr) colinda comúnmente con los matorrales xerófilos (MX) con el que comparte varias especies. En ella se presentan algunas especies de árboles rupícolas tales como *Ficus pertusa*, *Bursera excelsa* o *Jacaratiá mexicana*. Comúnmente abundan las epífitas del género *Tillandsia*. También suelen encontrarse manchones de *Neobuxbaumia scoparia* en esta zona (Pérez-García y Meave, 2004). Debido a que las especies presentes en esta comunidad pierden de manera más rápida el follaje, suele filtrarse mayor cantidad de luz al sotobosque en comparación con lo observado en la SBCs.

d) Matorral xerófilo

El matorral xerófilo (MX) se establece en los sitios donde la roca caliza se encuentra expuesta, es decir, en cimas y escarpes de los cerros calcáreos. Está constituido principalmente por estratos menores de 1 m de altura. Por carecer de vegetación arbórea continua, las plantas están expuestas al viento y al sol.

Además de cactáceas, otras familias como Agavaceae, Euphorbiaceae y Crassulaceae, así como el género *Tillandsia*, están presentes. El estrato arbóreo discontinuo está constituido básicamente por la presencia de *Comocladia engleria*, *Ficus ovalis* y *Pseudosmodingium multifolium* (Pérez-García, 2002; Pérez-García y Meave, 2004). Éste parece ser el tipo de vegetación con mayor estrés hídrico de la zona, pero está libre de fuegos recurrentes.

e) Selva mediana

Este tipo de vegetación está estrechamente asociado a las riberas de los ríos y arroyos. Dependiendo de la humedad relativa, esta comunidad puede ser subperennifolia o subcaducifolia. La altura en promedio es de 17 m pero existen árboles que pueden alcanzar hasta 30 m (A. Sierra, com. pers.). Lebrija (2001) reporta que la familia dominante de la selva mediana (SM) es Leguminosae seguida por Euphorbiaceae. También refiere que los árboles son la forma de crecimiento dominante (39.6% de las especies) seguida por arbustos, hierbas y linas (17%) consecutivamente. El suelo está cubierto por hojarasca y la humedad ambiental es alta. Las copas de los árboles permiten poco paso de la luz al sotobosque, ya que la cobertura total alcanza 606% (Lebrija, 2001).

f) Bosque de galería

El bosque de galería (BG) se desarrolla en la planicie de inundación del río Verde, la fuente hídrica más importante de la región. Este tipo de vegetación se distingue por la dominancia de la especie arbórea *Astianthus viminalis*. También son frecuentes las especies *Thouinidium decandrum* (Sapindaceae), *Lantana hirta* y *Vitex mollis* (Verbenaceae) (Pérez-García *et al.*, 2001). El dosel del BG conserva sus hojas todo el año; por tanto, la luz que incide en el sotobosque es relativamente baja todo el año. Tiene una altura máxima promedio de 15.1 m, aunque en algunas ocasiones pueden encontrarse individuos de hasta 26 m. Según Lebrija (2001), esta comunidad es menos diversa respecto a la SM y tiene un importante componente herbáceo, aunque su estructura es muy similar.

Estas descripciones permiten ver claramente que la región de estudio está conformada por un paisaje heterogéneo donde coexisten, a manera de un complejo mosaico, diferentes comunidades vegetales. La diferenciación entre éstas es suficientemente fuerte como para reconocerlas como tipos de vegetación. Esta heterogeneidad parece estar basada principalmente en las diferencias en la capacidad del suelo en retener agua. De esta manera, se puede establecer un gradiente de aridez que va desde la SM y el BG como las comunidades propias de los ambientes más húmedos, pasando por la SBC y el MSI como típicas de sitios intermedios, hasta la sabana y el MX como las comunidades representativas de los ambientes más áridos.

3. Método

En este estudio se trabajó con dos conjuntos de datos de las especies de cactáceas de la región de Nizanda. Por un lado se encuentra los provenientes de la distribución de las especies en el mosaico ambiental regional, y por el otro el obtenido de la descripción de su arquitectura y morfología. A continuación se describe la forma de obtención de los conjuntos de información.

3.1 Análisis de distribución de las especies

Usando los datos obtenidos por Meave y Pérez-García (2000) y Lebrija (2001), se construyó una base de datos que comprende la información de 140 cuadros de muestreo de 100 m² (10 × 10 m) examinados en los ocho tipos de vegetación terrestre de la región Nizanda en los que se registró la presencia y ausencia de especies vegetales. Con esta información se obtuvo una lista de las especies de cactáceas y su distribución en los diferentes tipos de vegetación, así como su frecuencia de aparición en los cuadros de muestreo. Posteriormente se realizaron y compararon los histogramas de esta información en cada tipo de vegetación.

3.2 Análisis morfológico

a) Elaboración de descripciones y esquemas arquitectónicos

A partir de la observación de 10 o más individuos en diferentes estados de desarrollo, (exceptuando a *Pereskia lychnidiflora*, de la que sólo se localizaron cuatro individuos en la región, y a *Rhipsalis baccifera*, de la cual se tomaron muestras del material de herbario MEXU) para cada una de las especies de cactáceas estudiadas, se elaboraron descripciones de sus características morfológicas y arquitectónicas, así como esquemas arquitectónicos. Estos últimos no son ilustraciones de las plantas, sino abstracciones esquemáticas que representan su forma básica de crecimiento. Para esto se anotaron características como presencia y orientación del eje principal, orientación de las ramas y lugar de ramificación. En estos esquemas, una línea continua representa un módulo. El tipo de crecimiento del módulo se indicó con una flecha en el caso de ser indeterminado y con un círculo si es determinado. En el caso de existir un eje principal, éste se denotó con líneas más gruesas. El tamaño de la planta (la escala), así como el fenómeno de reiteración, no fueron considerados en la elaboración de los esquemas.

b) Construcción de matriz de datos

Para recabar la información necesaria para diversos análisis, se hicieron otras observaciones de las siguientes características morfológicas en al menos 10 individuos adultos de las 19 especies de cactáceas y se plantearon de manera binaria en la matriz de datos para su análisis posterior:

- 1) **Ubicación de las raíces.**- Se observó si las raíces se encuentran sólo en la base de la planta (0) o también en el tallo (1).
- 2) **Mantenimiento de la raíz primaria como principal.**- Si la raíz primaria mantenía mayor importancia (mayor grosor y extensión) sobre las raíces adventicias (0) o si se perdía su importancia o desaparecía (1).
- 3) **Suculencia en las raíces.**- La raíz almacena agua o nutrientes en forma de tubérculo (1) o no lo hace (0).
- 4) **Suculencia en el tallo.**- Si el tallo de la planta almacena grandes cantidades de agua en su parénquima. En la matriz "0" es tallo no suculento y "1" tallo suculento.
- 5) **Pérdida senil de la suculencia.**- En la matriz se señala con un "1" en las especies que presentan esta característica y "0" las que no.
- 6) **Tallo esférico.**- Se usó "1" para denotar a las plantas con forma semiesférica o globosas y "0" a las que no tenían estas formas.
- 7) **Presentan cladodios.**- Los ejes de las cactáceas puede estar contruidos por tallos modificados aplanados de crecimiento determinado (cladodios, 1) o sin ellos (0).
- 8) **Costillas.**- Si la planta presenta costillas se usó "1" y si no, se utilizó "0".
- 9) **Podarios.**- Cuando la cactácea presenta podarios se señaló con "1"; de lo contrario se usó "0".
- 10) **Cefalio.**- "0" si no lo presenta y "1" si lo hace.
- 11) **Espinas evidentes.**- Si bien todas las cactáceas presentan espinas, en algunas especies éstas son poco conspicuas. En caso de ser evidentes se señaló con "0"; en caso contrario se usó "1".
- 12) **Gloquidios.**- se señaló con "0" si no los presenta y con "1" si lo hace.
- 13) **Espinas formando una red.**- Si las espinas de la planta están lo suficientemente cerca o son lo suficientemente largas para entrecruzarse formando una especie de red que cubre al tallo entonces se calificó con "1"; en caso contrario se usó "0".
- 14) **Hojas.**- Si una especie, en cualquiera de sus estados de desarrollo, presenta láminas foliares se indicó con "0" y si no las presenta con "1".
- 15) **Filotaxia dística.**- Si los tallos presentan un arreglo de las aréolas dística se señala con un "1", en el caso contrario se señala con "0".
- 16) **Rearreglo de la filotaxia en los tejidos seniles.**- En módulos maduros, principalmente del tallo, de algunas especies sucede un engrosamiento y compresión. Esto otorga a la planta un fortalecimiento en el tallo que le permite soportar más carga. En algunas especies estos módulos aparentemente modifican la posición de sus aréolas. Estas especies fueron marcadas con "0", y al no presentar esta característica, con "1".
- 17) **Disminución del número de costillas.**- En algunas especies los módulos en estado juvenil presentan un número mayor de costillas que en su estado adulto. A las especies que presentan esta característica se les indicó con el número "1" y a las que no con un "0".
- 18) **Forma de crecimiento de los ejes de ramificación.**- Se refiere a si las ramas crecen de manera simpódica (0) o monopódica (1). En esta categoría, al igual que en todas las que se refieren a características de las ramificaciones, se dejó un espacio vacío en la matriz para las especies que no presentan ramificaciones.

- 19) **Dominancia de un solo eje de crecimiento.**- Si la planta tiene un eje principal, el cual determina la dirección del crecimiento de la planta, fue indicado con "0" y si no lo presenta, debido a la existencia de una ramificación continua formada por ejes equivalentes en grosor y jerarquía, se indicó con "1".
- 20) **Orientación del crecimiento de los ejes principales de la planta.**- La dirección del crecimiento del eje principal puede ser de manera ortótropa (0) o plagiótropa (1).
- 21) **Presencia de ramificaciones.**- Si la planta tiene ramas se usa "0" en la matriz, de lo contrario se usó "1".
- 22) **Ramificación aleatoria.**- Algunas de las especies presentan ramificaciones en alguna zona determinada de la planta (0), mientras que otras presentan ramificaciones en cualquier parte de la planta de manera aparentemente impredecible (1).
- 23) **Tipo de crecimiento de las ramas.**- Los módulos de ramificación pueden tener un crecimiento determinado (0) o indeterminado (1).
- 24) **Orientación del crecimiento de las ramas.**- Como en el caso del eje principal, aquí se indicó si los módulos de las ramas tienen un crecimiento ortótropo (0) o plagiótropo (1).
- 25) **Longitud de los ejes principales de la planta menor de 50 cm.**- Dos especies de plantas pueden tener características morfológicas y arquitectónicas similares pero diferir en su tamaño, lo cual puede sugerir una adaptación a un ambiente limitante. Para marcar la diferencia entre estas especies, si en promedio la planta adulta es menor a 50 cm se señaló con "1" en la matriz de datos, de lo contrario se usó "0".
- 26) **Forma trepadora.**- Esta característica, si bien no es morfológica en sí, engloba una serie de adaptaciones morfológicas que le confieren a las plantas la posibilidad de presentar esta característica. Si el crecimiento vegetativo sigue postrada de manera paralela al substrato se indicó con "1" y las que crecen de manera diferente, con "0".
- 27) **Crecimiento mediante módulos determinados.**- Si la planta presenta un crecimiento poliaxial, en el que el crecimiento ocurre por la acumulación repetida de módulos de crecimiento determinado, se indicó con "0" en la matriz y con "1" a aquellas que no lo hacen.
- 28) **Reiteración general del crecimiento.**- Si la planta repite mediante nuevos crecimientos a su estructura original básica, con un nuevo tallo y raíces, se señaló con "1"; si no lo hace, se anotó "0".
- 29) **Clonación regular.**- A pesar de que éste tampoco es propiamente un carácter morfológico, algunas características estructurales de las plantas permiten a las especies clonar con mayor facilidad. Además, esta característica puede conferir a las especies ventajas adaptativas en ciertas condiciones ambientales. Si las especies regularmente presentan clonación en el campo se indicó con "1" y si no lo hacen con "0".

c) Análisis de clasificación

Usando la matriz de datos binarios de la morfología vegetativa se realizaron análisis de clasificación. Para ello se usó el método de Ward (Zavala, 1986) con distancias euclidianas. Este análisis fue realizado con el paquete de cómputo "Community Analysis Package" (CAP; Seaby y Henderson, 1999). Ya que los grupos obtenidos en este análisis se basan en caracteres morfológicos y arquitectónicos, serán denominados aquí grupos morfo-arquitectónicos (GMA).

d) Análisis usando parsimonia cladística

Usando la misma matriz de datos se realizó un análisis cladístico utilizando el criterio de parsimonia. Se usó la opción heurística, con 100,000 replicas aditivas y aleatorias; con las funciones TBR y de árboles múltiples colapsados (COLLAPSE MULTITREES) activadas y colapsando las ramas (STEEPEST DESCENT) cuando estas presentaran un valor igual a cero. Se ejecutó mediante el paquete PAUP* 4.0 (Swofford, 2002). Se definió a *Pereskia lychnidiflora* como grupo externo por presentar los caracteres más primitivos del grupo.

3.3 Modelos aleatorios de distribución de especies

Para determinar si un GMA tiene preferencia por un cierto ambiente se realizaron dos análisis diferentes. Uno de ellos utilizó el índice de Simpson, bajo el supuesto de que si un GMA tiene preferencias por algún tipo de vegetación, se esperaría que la dominancia promedio de éstos por tipo de vegetación fuera mayor que la generada aleatoriamente. El segundo análisis se realizó bajo la suposición de que si el número promedio de GMA que aparecen por tipo de vegetación fuese menor que el generado al azar, entonces esto se podría interpretar como evidencia de una cierta preferencia por algún hábitat.

Para evaluar si los GMA tienen preferencia por algún nivel de humedad en el ambiente, se obtuvo el promedio de la tolerancia a la aridez observado en el campo y se contrastó contra el obtenido al azar. Este análisis se hizo bajo la hipótesis de que si los GMA están asociados a un nivel de humedad en el ambiente, entonces el valor observado deberá ser distinto del obtenido al azar. Para ello se estableció un gradiente de humedad relativa y se otorgó a cada tipo de vegetación una calificación (del uno al cinco) de acuerdo con el nivel de disponibilidad de agua en el suelo. De esta manera, a la SM se le calificó como el tipo de vegetación más húmedo (1), seguido por la SBCs (2), el MSI (3), la SBCr (4) y por último el MX como el tipo de vegetación más seco (5). El nivel de xerofilia de un GMA se estableció obteniendo el promedio de los valores de los hábitats ocupados por un determinado GMA.

Para obtener las distribuciones aleatorias se utilizó un modelo nulo elaborado por el Dr. Carlos Martorell. Éste calcula el índice de Simpson y el número promedio de los GMA por tipo de vegetación y la preferencia de éstos a cierto nivel de xerofilia. En el modelo se mantuvieron tres parámetros constantes: (1) el número de especies presentes en cada tipo de vegetación, (2) el número de tipos de vegetación en que se presentaba cada especie, y (3) el número de especies por GMA. El modelo nulo se iteró 1,000 veces para obtener un número significativo de muestras aleatorias. Del estudio se eliminaron dos tipos de vegetación, el BG y la sabana porque cada uno sólo presentó una especie. Al remover del análisis a la sabana se perdió una especie, *Melocactus ruestii*, que es exclusiva de este tipo de vegetación.

4. Resultados

4.1 Distribución por tipos de vegetación

El conjunto total de especies de la familia Cactaceae en Nizanda incluye a 19 especies (tabla 4.1). Estas especies muestran una distribución diferencial en la región, y de hecho ninguna especie ha sido registrada en todos los tipos de vegetación. A su vez, en cada tipo de vegetación se encontró al menos una especie de esta familia. La selva baja caducifolia que se desarrolla en roca caliza

Tabla 4.1. Lista de especies de cactáceas presentes en la región de Nizanda, Oaxaca. En la parte derecha se indica la distribución de estas especies en siete tipos de vegetación reconocidos en la región. Las celdas con cuadrícula indican las comunidades en las que las especies han sido registradas en cuadros de muestreo; las celdas con rayas corresponden a comunidades donde las especies sólo se conocen de colectas u observaciones directas en el campo.

Especies	Presencia en tipos de vegetación						
	Sab	MSI	SBCs	SBCr	MX	SM	BG
<i>Acanthocereus tetragonus</i> (L.) Hummelinck.			■	■			
<i>Cephalocereus nizandensis</i> (Bravo et MacDoug.) Buxb.				■	■		
<i>Epiphyllum phyllanthus</i> (L.) Haw. var. <i>hookeri</i> (Haw.) Kimn.				▨			
<i>Hylocereus undatus</i> (Haw.) Britton et Rose.			▨				
<i>Mammillaria albilanata</i> Backer.				■	■		
<i>Mammillaria voburnensis</i> Scheer var. <i>collinsii</i> (Britton et Rose) Repp.		■		■	■		
<i>Melocactus ruestii</i> K.Schum.	■						
<i>Neobuxbaumia scoparia</i> (Poselg.) Backeb.			■	■	■		
<i>Nopalea karwinskiana</i> (Salm-Dyck) K.Schum.		■	■	■			■
<i>Nyctocereus oaxacensis</i> Britton et Rose.			■				
<i>Opuntia puberula</i> Pfeiff.		■	■	■		■	
<i>Pachycereus pecten-aboriginum</i> (A.Berger) Britton et Rose.			■	■			
<i>Peniocereus fosterianus</i> Cutak var. <i>nizandensis</i> Sánchez-Mej.		■	■				
<i>Pereskia lychnidiflora</i> DC.			▨				
<i>Pereskiaopsis kellermanii</i> Rose.				■			
<i>Pilosocereus collinsii</i> (Britton et Rose) Byles et Rose.		■	■	■		■	
<i>Rhipsalis baccifera</i> (J.S. Muller) Stearn.						▨	
<i>Selenicereus coniflorus</i> (Weing.) Britton et Rose.				■	■		
<i>Selenicereus testudo</i> (Karw. ex Zucc.) Buxb.			■	■			
Número total de especies por comunidad	1	5	11	13	5	3	1

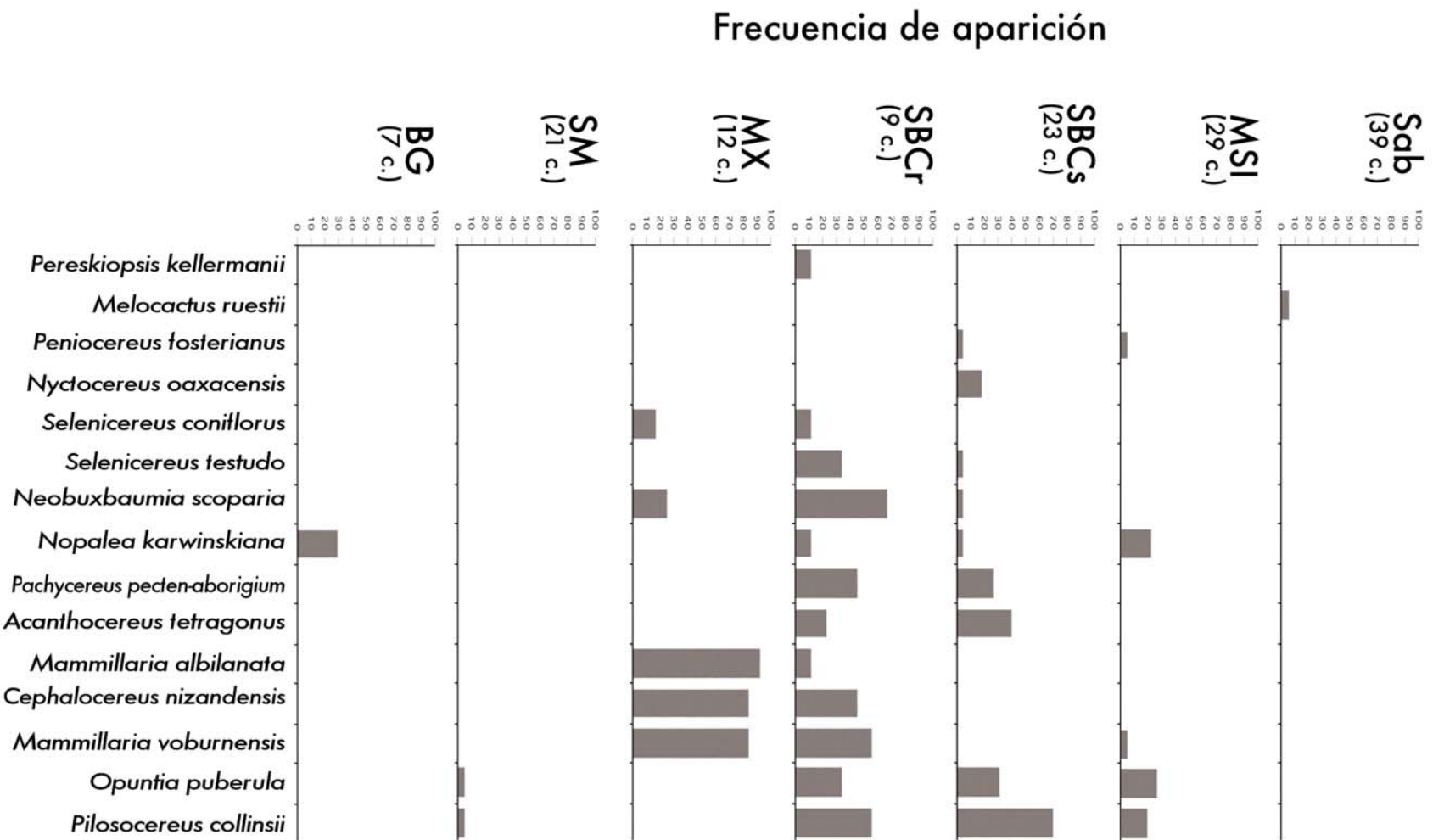


Figura 4.1. Frecuencia de aparición por especies por tipo de vegetación. Entre paréntesis aparece en número de cuadros muestreados en cada tipo de vegetación.

expuesta (SBCr) presentó el mayor número de especies (13), seguida por la selva baja caducifolia establecida en suelo (SBCs, 11). Por el contrario, en la sabana (Sab) y en el bosque de galería (BG) se encontró una sola especie en cada uno, *Melocactus* y *Nopalea*, respectivamente (de aquí en adelante se hará mención de las especies sólo con el epíteto genérico, excepto en los dos casos de géneros representados por dos especies). Las especies con mayor frecuencia en los tipos de vegetación fueron *Nopalea*, *Opuntia* y *Pilosocereus* (4 tipos cada una), seguidas por *Selenicereus coniflorus* y *Mammillaria voburnensis* (3), mientras que *Epiphyllum*, *Melocactus*, *Pereskia*, *Peresklopsis* y *Rhipsalis* fueron exclusivas de un solo tipo de vegetación. De las 19 especies, 15 han sido registradas en cuadros de muestreo de vegetación en diferentes estudios, y las cuatro restantes sólo han sido registradas a través de colectas u observaciones (indicadas con cuadros rayados en la Tabla 4.1). La distribución de *Hylocereus* es algo confusa debido a que es una especie cultivada y distribución puede estar ampliada artificialmente; por ello, sólo se tomó en cuenta como su hábitat original a los sitios más alejados del poblado.

Las cactáceas de Nizanda no sólo difirieron en su distribución entre comunidades, sino también lo hicieron de manera notable en sus frecuencias de aparición en ellas (fig. 4.1). De las cinco especies presentes en el MX, tres tuvieron las frecuencias más altas que cualquier otra cactácea en todas las comunidades (> 80%; *Mammillaria voburnensis*, *M. albilanata* y *Cephalocereus*), y las otras dos (*Neobuxbaumia* y *S. coniflorus*) alcanzaron valores pequeños pero por arriba de 15%. En los dos tipos de SBC, las cactáceas registraron frecuencias de bajas a medias; en la SBCr cinco de las 12 especies mostraron valores cercanos a 70%, mientras que en la SBCs sólo una se acercó a este valor. A diferencia de las anteriores, las especies del matorral subinermes y la única del BG (*Nopalea*) tuvieron en general frecuencias de bajas a medias. Las dos comunidades más contrastantes respecto a las anteriores son la SM y la sabana, ya que las tres especies de la primera y la única de la segunda tuvieron frecuencias alrededor de 5%.

4.2 Descripción de especies y esquemas arquitectónicos

En los siguientes párrafos se presentan las descripciones de las 19 especies de cactáceas así como los esquemas arquitectónicos elaborados de acuerdo con las especificaciones indicadas en la sección de métodos. En estas descripciones destaca el hecho de que a pesar de que la variación morfológica es muy evidente, la variación arquitectónica no lo es tanto. Esto se manifiesta en el hecho de que algunas especies con tamaño contrastante presentan patrones arquitectónicos similares.

Acanthocereus tetragonus (L.) Hummelinck

Además de la raíz primaria, esta especie produce raíces adventicias, las cuales tienen un grosor no mayor de 0.5 cm; éstas se presentan asociadas a los nudos. Los módulos son suculentos, en forma de prisma triangular, de alrededor de 5 cm de grueso, y alcanzando una longitud de 60 cm en promedio. Los módulos maduros presentan tres costillas, dándole al tallo adulto una forma de prisma triangular, aunque los módulos juveniles pueden tener un mayor número de costillas (hasta seis). Nunca presenta hojas, y sus espinas pueden medir hasta 5 cm de largo. La distancia entre sus aréolas es de 5 cm en promedio. Los ejes de crecimiento son poliaxiales; inicialmente los módulos tie-

nen una orientación ortótropa, aunque después cambian su dirección, probablemente debido a su mismo peso. El crecimiento resultante forma una serie de arcos consecutivos, en donde cuando un nudo toca el suelo, ocasionalmente se producen raíces (fig. 4.2, k). Los ejes de crecimiento pueden alcanzar más de 2.5 m de largo. *Acanthocereus* crece principalmente en el sotobosque de la SBCs y dada su facilidad para clonar, suele encontrarse en conjuntos de varios individuos. Esta especie presenta pérdida senil de la suculencia.

Cephalocereus nizandensis (Bravo et MacDoug.) Buxb.

Su raíz primaria se mantiene en estado adulto y no produce raíces adventicias. El tallo es de color verde cenizo, con tonos más claros hacia su base, presenta una forma cilíndrica y es suculento, tiene un diámetro promedio de 11 cm. El número de costillas varía entre 23 y 25; éstas no son muy sobresalientes y tienen alrededor de 1 cm de ancho. El tallo está cubierto por numerosas espinas de 1.5 a 2 cm de largo y sus aréolas están separadas entre sí por distancias de 1 cm. La densidad y la longitud de las espinas permite que éstas se entrelacen, formando una especie de red que cubre a los tallos de la planta. Por lo general esta especie presenta pocas ramas (una o dos) que crecen de manera ortótropa e indeterminada, pero si existe daño del eje principal se pueden producir más. *Cephalocereus* es una cactácea monoaxial, monocauliscente, con crecimiento ortótropo indeterminado y ramificación acrotónica (fig. 4.2, g). Su altura máxima es ca. 3.5 m, pero en general son más pequeños (de 1.5 m). Las plantas de esta especie crecen en suelo rocoso, principalmente en el MX y en menor proporción en la SBCr. Una característica importante para esta especie es la presencia de un pseudocefalio.

Epiphyllum phyllanthus (L.) Haw. var. *hookeri* (Haw.) Kimn.

Epiphyllum mantiene la raíz primaria, así como numerosas raíces adventicias. Sus tallos son aplanados y poco suculentos (filocladodios), de alrededor de 5 cm de ancho y menos de 1 cm de grosor; su color abarca tonos que van del verde oscuro al verde limón. La longitud de sus filocladodios es en promedio de 60 cm, constituidos básicamente por dos costillas aplanadas, extendidas, que forman una lámina, en cuyos bordes se presentan las aréolas. Éstas están separadas entre sí por una distancia de alrededor de 5 cm. Las espinas se encuentran muy reducidas, por lo que no son muy conspicuas. Se trata de una planta con crecimiento policaulescente y poliaxial y ramifica con frecuencia, sobre todo a partir de los ejes enraizados. Sus módulos tienen crecimiento determinado con orientación ortótropa (fig. 4.2, l). Es una planta litófito, del sotobosque de la SBCr. Cuando crece en lugares muy sombreados y húmedos las plantas alcanzan los mayores tamaños (más de 2 m de largo), lo cual provoca que sus ejes se cuelguen por el peso. De igual forma, en estos ambientes se llegan a presentar módulos más suculentos con tres costillas. En sitios soleados, los ejes de crecimiento son más cortos, los filocladodios adquieren tonos rosados, y existe una menor dominancia de un eje principal. En esta especie se presenta el fenómeno de la pérdida senil de la suculencia.

Hylocereus undatus (Haw.) Britton et Rose

Carece de raíz primaria. Presenta raíces adventicias que emergen en cualquier parte de los tallos y prácticamente todos los tallos las presentan, lo cual permite a la planta, además de absorber nutrientes, fijarse al sustrato. Los tallos son suculentos, de color verde botella, y están conformados por

módulos de crecimiento indeterminado que alcanzan tamaños de hasta 4 m de largo. Éstos tienen forma de prisma triangular, de 3 cm por lado. Sus aréolas están separadas por distancias de alrededor de 3 cm, y presentan pequeñas y escasas espinas. Se trata de una cactácea trepadora que presenta varios ejes de crecimiento. Las ramas surgen en cualquier parte de los módulos y son todas equivalentes (fig. 4.2, m). La orientación del crecimiento de los módulos está determinada por el sustrato, afectando su forma y tamaño, por lo cual su cobertura es muy variable. En promedio esta variable fue de 5 m². En Nizanda, *Hylocereus* se encuentra más ampliamente distribuido sobre los árboles de la SBCs.

Mammillaria albilanata Backer.

Esta especie conserva su raíz primaria y no produce raíces adventicias. A pesar de ser una planta pequeña, se midieron raíces de hasta 1.5 m de largo. Su tallo es muy suculento y tiene forma globosa. Su superficie está llena de podarios cuya altura aproximada es de 5.5 mm. Las aréolas se encuentran en el ápice de los podarios, separadas por distancias de alrededor de 0.6 mm. Sus espinas tienen en promedio 5 mm de largo, por lo que se cruzan formando una red densa sobre el tallo. La apertura reducida de la red formada está en gran medida dada por la alta densidad de aréolas y espinas, más que por la longitud de estas últimas. Sus aréolas se encuentran en una disposición de 13/21 series espiraladas. Su altura promedio es de 16 cm y su diámetro promedio de 8 cm. Es una planta monoaxial, monocaulescente, de crecimiento indeterminado (figura 4.2, h). Aunque como regla general no presenta ramificaciones, raramente se pueden encontrar individuos con ramificaciones en la parte basal, y con menor frecuencia se puede presentar ramificación en la parte apical de la planta. Esto último parece ser resultado de un daño en el meristemo apical. Se encuentra principalmente en el MX, aunque también hay individuos en la SBCr.

Mammillaria voburnensis Scheer var. *collinsii* (Britton et Rose) Repp.

Sólo el primer módulo presenta una raíz principal, mientras que los módulos de ramificación sólo presentan raíces adventicias. Esta especie presenta ramificación basitónica, formando nuevos módulos con las características del primero. Su tallo es semiesférico, de color verde oscuro, en promedio de 6 cm de diámetro, incluyendo los podarios. La distancia entre aréolas es de alrededor de 1 cm; las espinas miden en promedio 5 mm. Sus podarios están dispuestos en 8/13 series espiraladas. Se trata de una planta policaulescente, isomodular, con módulos de crecimiento indeterminado. Presenta un eje de crecimiento original a partir del cual surgen las primeras ramificaciones, pero que no actúa como un único eje principal de crecimiento (fig. 4.2, j). De esta manera se pueden encontrar plantas simpodiales de *M. voburnensis*, que alcanzan en promedio una altura de 9.5 cm y una cobertura de 0.6 m². Por lo general esta especie crece en la SBCr, pero también se encuentra en el MX; en este último es común que tengan de uno a tres módulos por planta y su tamaño es menor. Una variante no muy frecuente en el crecimiento de esta especie, no considerada en este estudio, es la formación de módulos acrotónicos de ramificación. En este caso, los módulos adventicios carecen de raíces, por lo cual se forman plantas heteromodulares.

Melocactus ruestii K.Schum.

Melocactus conserva su raíz primaria, pero produce raíces secundarias en la base de la planta, las cuales tienen un grosor promedio de 0.3 cm. La forma de esta cactácea es semiesférica, muy suculenta y con superficie de color verde oscuro. Comúnmente presenta 14 costillas, más o menos tuberculadas. En el ápice de los tubérculos surgen espinas, en poca densidad, las cuales son gruesas y recurvadas. Presenta un cefalio muy conspicuo con vellosidades blanquecinas y espinas rojizas. Muy raramente presenta ramificaciones y éstas parecen ser consecuencia de alteraciones en el crecimiento. De esta manera, el patrón arquitectónico general de *Melocactus* es monocaulescente, monoaxial y de crecimiento determinado. Tiene una altura promedio de 11 cm y un diámetro de 11 cm, aunque se pueden encontrar individuos de hasta 20 cm de alto por 18 cm de diámetro. En Nizanda crece sólo en las sabanas ubicadas al sur del poblado, típicamente en manchones pequeños de este tipo de vegetación, en áreas donde la densidad de pastos es baja y el sustrato muy pedregoso. Es interesante que esta especie la única cactácea que crece en esta comunidad y que sea exclusiva de ella, y coincidentemente es la única especies monocaulescente, monoaxial, de crecimiento determinado en la región (fig. 4.2, i).

Neobuxbaumia scoparia (Poselg.) Backeb.

Esta especie columnar presenta raíz principal primaria y no produce raíces adventicias. Sus tallos son suculentos y tienen una epidermis de color verde grisáceo. A lo largo del tallo se observan numerosas costillas, comúnmente de 14 a 20, aunque el número varía de rama a rama y entre niveles de las mismas. Se presentan más costillas hacia el ápice de las ramas y del eje principal. Las costillas son ligeramente tuberculadas. En estos tubérculos se presentan las aréolas, las cuales están separadas entre sí por una distancia aproximada de 2 cm. *Neobuxbaumia* es monocaulescente, donde este eje principal es ortótropo, monoaxial y de crecimiento indeterminado. Tiene ramificación acrotónica y el crecimiento de las ramas es similar al del eje principal. De hecho, las principales ramas presentan una reiteración general del crecimiento de la planta, dándole una apariencia de candelabro (fig. 4.2, g). El eje principal llega a alcanzar 6.5 m de altura y las plantas en su conjunto llegan a medir 5 m² de cobertura. Es una especie común en la SBCr donde llega a formar bosquetes densos, aunque también se llega a encontrar de manera esporádica en el MX y en la SBC en suelo de los afloramientos calcáreos.

Nopalea karwinskiana (Salm-Dyck) K.Schum.

En *Nopalea* la raíz primaria se mantiene en el estado adulto y no produce raíces adventicias. Sus cladodios son suculentos; cuando son jóvenes tiene forma aplanada y ovalada, pero se tornan más tubulares cuando envejecen, sobre todo en la región basal de la planta. No presentan modificaciones como costillas o tubérculos. En ocasiones se presentan en las aréolas de los módulos jóvenes hojas muy pequeñas y subcónicas. En los cladodios jóvenes las espinas son largas, mientras que en los más viejos presentan un menor tamaño. Las aréolas tienen gloquidios y en la parte central del cladodio están separadas por una distancia promedio de 5 cm. Una particularidad de esta especie es que las aréolas sufren un rearrreglo en su disposición en los módulos más viejos del eje principal, conforme estos cladodios adquieren su forma tubular. El crecimiento del eje principal es poliaxial y

ortótropo, y la planta generalmente es monocaulescente, aunque se han observado individuos policaulescentes. Las ramas surgen en la parte superior de la planta, son poliaxiales y son plagiótropas. Todos los módulos tienen un crecimiento determinado. Es una especie arborescente que sobrepasa 2.5 m de altura. Su cobertura promedio es de 2.4 m², aunque en ocasiones ésta llega a medir 5.8 m². *Nopalea* está presente en cuatro de los siete tipos de vegetación estudiados, pero su abundancia es considerablemente mayor en el MSI (fig. 4.2, b).

Nyctocereus oaxacensis Britton et Rose

La raíz primaria permanece en estado adulto y es suculenta, la planta no presenta raíces adventicias. Esta raíz puede sobrevivir aunque la parte aérea se pierda completamente, ya que de ella pueden surgir nuevos tallos. Los tallos son suculentos, tienen un diámetro de alrededor de 3 cm y su superficie es de color verde oscuro. Regularmente presenta 10 costillas, a lo largo de las cuales se distribuyen las aréolas, en intervalos de 0.5 cm. La densidad de espinas es tan alta que forman una red continua sobre los tallos. Las plantas de esta especie presentan un desarrollo poco claro: aparentemente, se presenta un eje de crecimiento basal a partir del cual surgen nuevos módulos, los cuales se orientan de manera paralela al substrato. Por lo general, las plantas presentan entre uno y tres módulos basales, y tienen una longitud promedio de 20 cm. El crecimiento de los módulos es en apariencia determinado, debido a que suelen presentar un tamaño pequeño, a pesar de que crecen rápido y de que carecen de floración terminal. Además, es frecuente que la ramificación sea aparentemente simultánea, dado que todos los módulos que surgen de la base son de un tamaño y de apariencia similar (fig. 4.2, e). En la región de Nizanda, esta especie crece exclusivamente en el sotobosque de la SBCs, tanto en sitios planos con suelo profundo como en sitios pedregosos, principalmente en las cañadas húmedas. En algunas ocasiones, los módulos pueden ramificar en la parte distal, pero esto es más frecuente cuando crece en taludes rocosos respecto a cuando lo hace en los sitios planos.

Opuntia puberula Pfeiff.

Esta especie, además de mantener su raíz primaria, frecuentemente forma raíces adventicias de cualquier parte de sus módulos. Sus módulos son cladodios suculentos, los cuales presentan una orientación plagiotrópica. Éstos en promedio tienen una longitud de 18 cm, aunque ocasionalmente alcanzan hasta 30 cm. Esta planta carece de podarios y de costillas. En el centro del cladodio las aréolas están separadas entre sí por distancias aproximadas de 3 cm. Las aréolas presentan espinas pequeñas, en baja densidad, así como gloquidios. Al igual que en *Nopalea*, en esta especie se llegan a presentar hojas en algunas aréolas. Estas hojas son subcónicas, muy reducidas y efímeras, y se desprenden con mucha facilidad. La especie es monocaulescente y sus tallos son poliaxiales. Comúnmente presenta de una a tres ramificaciones en la parte media y superior de sus módulos. Al principio la dirección de los ejes de crecimiento es ligeramente ortótropa, pero posteriormente predomina el crecimiento plagiótropo; este aspecto determina que esta planta prácticamente no rebase alturas de 40 cm (fig. 4.2, c). Un eje de crecimiento puede tener hasta 1 m de longitud. *Opuntia* se presenta en cuatro de los siete tipos de vegetación de Nizanda: MSI, SBCr, SBCs y SM. Esta especie es notable por su gran capacidad de clonación.

Pachycereus pecten-aboriginum (A. Berger) Britton et Rose

Esta especie columnar mantiene su raíz primaria y no produce raíces adventicias. Las raíces de *Pachycereus* sólo se encuentran en la base del eje principal. Sus tallos presentan crecimiento indeterminado, son suculentos y de color verde oscuro. Por lo regular tienen ocho costillas, pero su número puede variar entre 7 y 11. En ellas se encuentran sus aréolas, separadas por una distancia promedio de 3 cm. La longitud promedio de las espinas es de 1.5 cm; éstas se presentan en bajas densidades, comúnmente en los módulos jóvenes. Las plantas de esta especie son monocaulescentes, su eje principal es monoaxial y crece de manera ortótropa. Sus ramas, ortótropas, emergen en la parte superior (a partir de 2 m de altura) y ramifican a su vez con la misma orientación (fig. 4.2, g). La altura promedio del eje principal es de 7 m, pero puede sobrepasar 10 m. Dado que las ramas vuelven a ramificar, las coberturas llegan a ser tan grandes como 48 m². Es una especie frecuente en la SBCs, aunque también se encuentra en la SBCr.

Peniocereus fosterianus Cutak var. *nizandensis* Sánchez-Mej.

Las raíz primaria de *Peniocereus* es suculenta. Sus tallos son poco suculentos, miden alrededor de 1 cm de diámetro y tienen color verde claro. En sus ramas más jóvenes presentan comúnmente seis costillas, que son poco conspicuas. Las aréolas están separadas en promedio por una distancia de 2.5 cm y tienen pocas espinas que miden 2 ó 3 mm de longitud. Es una planta que presenta un eje principal monoaxial, de orientación ortótropa, aunque ésta puede cambiar ligeramente hacia una orientación plagiótropa en la parte superior. Sus módulos tienen crecimiento indeterminado. Las ramas emergen en la mitad superior del eje principal y se caracterizan por presentar un crecimiento ortótropo pero que comúnmente se vencen ligeramente por su peso (fig. 4.2, d). Los individuos de esta especie pueden rebasar una altura de 1.5 m, pero en promedio miden alrededor de 1 m. *Peniocereus* crece en la SBCs y el MSI, pero en ambas comunidades sus densidades son bajas. Si por alguna razón se pierde la parte aérea, la acumulación de nutrientes en la raíz le permite brotar de nuevo, ya sea directamente de ésta o a partir de un tocón.

Pereskia lychnidiflora DC.

En *Pereskia* las raíces se presentan únicamente en la base del tallo. No presenta raíces adventicias, pero mantiene raíz primaria. En la región de Nizanda ésta es la única cactácea cuya forma de crecimiento forma un árbol verdadero. Sus tallos y ramas son leñosos, poco suculentos, y carecen de modificaciones tales como costillas o tubérculos. Sus láminas foliares están bien desarrolladas y son ligeramente suculentas, pero la planta es caducifolia. La distancia que separa las aréolas es de aproximadamente 5 cm en los tallos adultos. Las espinas que se presentan en éstos son gruesas, miden en promedio 5 cm de longitud y tienen una permanencia muy larga en la planta. Los tallos jóvenes tienen un patrón filotáxico 2/6; sin embargo, éste cambia a lo largo del desarrollo de la planta, como lo indica el hecho de que el tronco mayor del individuo más grande hallado tenía un patrón 9/24. Se trata de plantas exclusivamente monocaulescentes y su eje principal crece por la acumulación de módulos de crecimiento determinado (formando un eje poliaxial), con una orientación ortótropa. Este eje de crecimiento se caracteriza por un crecimiento rítmico, que produce ramas verticiladas a diferentes alturas. Las ramas se extienden siguiendo una orientación plagiótropa y se ramifican profusamente sobre el mismo plano.

La reiteración es común en los organismos mayores. Los pocos individuos encontrados de esta especie (cuatro en total) estaban presentes en la SBCs; el mayor de ellos midió 14 m de altura y 120 m² de cobertura, mientras que los otros individuos oscilaban entre 6 y 10 m de altura (fig. 4.2, a).

Pereskiopsis kellermanii Rose

La raíz primaria de esta especie no es suculenta y se presentan siempre en la base de la planta. No presenta raíces adventicias. Los tallos son poco suculentos, algo leñosos y carecen de costillas o tubérculos. Las ramas jóvenes son de color verde claro, mientras que las más viejas adquieren tonalidades parduscas. En los ejes se presentan hojas conspicuas, acorazonadas y son algo suculentas. Las aréolas distan en promedio 1 cm unas de otras, y en ellas se observan tanto gloquidios como espinas. Éstas últimas pueden medir hasta 2 cm de largo. En sus ramas el patrón filotáxico más común es 1/5. Las plantas de esta especie son monocaulescentes y su eje principal es ortótropo, formado por la acumulación de módulos de crecimiento determinado. Las ramas en *Pereskiopsis* emergen en la zona terminal y crecen con una orientación plagiótropa (fig. 4.2, b). En promedio las plantas miden 1.3 m de altura y 1 m² de cobertura. Esta especie crece exclusivamente en la SBCr.

Pilosocereus collinsii (Britton et Rose) Byles et Rose

Pilosocereus preserva su raíz primaria, pero puede producir fácilmente raíces adventicias de cualquier parte de sus tallos cuando éstos se encuentran tirados en el suelo. Los tallos miden alrededor de 8 cm de diámetro, son de color verde oscuro con algunas partes blanquecinas, y están conformados por módulos de crecimiento indeterminado. Los tallos presentan 9 ó 10 costillas a lo largo de las cuales la densidad de espinas es alta. Éstas miden aproximadamente 1 cm y sus aréolas están separadas por poco menos de 2 cm. Estas plantas son monocaulescentes; todos sus ejes, tanto el principal como las ramas, son monoaxiales de crecimiento indeterminado (fig. 4.2, g). Las ramas emergen en cualquier parte del tallo principal. Pueden alcanzar hasta 3 m de altura, pero comúnmente miden alrededor de 2.2 m. *Pilosocereus* está ampliamente distribuido en la región de Nizanda, habiéndose encontrado en cuatro tipos de vegetación (SM, SBCs, SBCr y MSI). Por su facilidad para producir raíces, esta cactácea clona con gran facilidad.

Rhipsalis baccifera (J.S. Muller) Stearn

Esta especie preserva la raíz primaria y no presenta raíces adventicias. Sus tallos miden alrededor de 6 mm de grosor, son suculentos y tienen color verde limón. Sus ejes están constituidos por módulos de crecimiento determinado, los cuales no presentan modificaciones como costillas o tubérculos. Las aréolas crecen a distancias aproximadas de 1.7 cm, pero sus espinas están tan reducidas que son poco conspicuas. Son plantas monocaulescentes y todos sus ejes son simpodiales. Las ramas surgen en las partes distales de los módulos (fig. 4.2, f). Esta especie sólo crece en la SM, como epífita colgante, en las porciones más altas y húmedas de Nizanda.

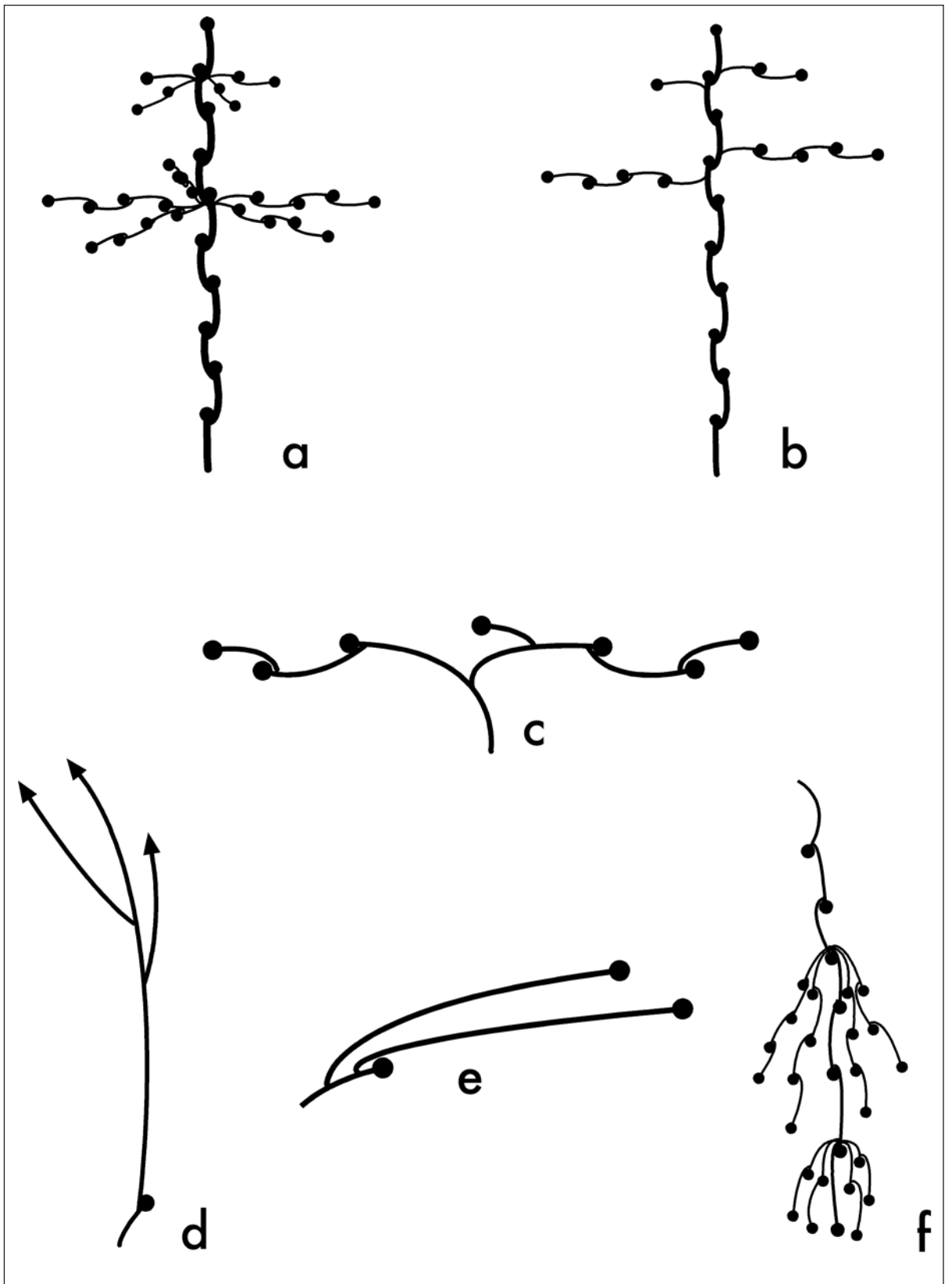


Figura 4.2. Esquema arquitectónico de a) *Pereskia lychnidiflora*, b) *Nopalea karwinskiana* y *Pereskiopsis kellermanii*, c) *Opuntia puberula*, d) *Peniocereus fosterianus*, e) *Nyctocereus oaxacensis*, f) *Rhipsalis baccifera*,

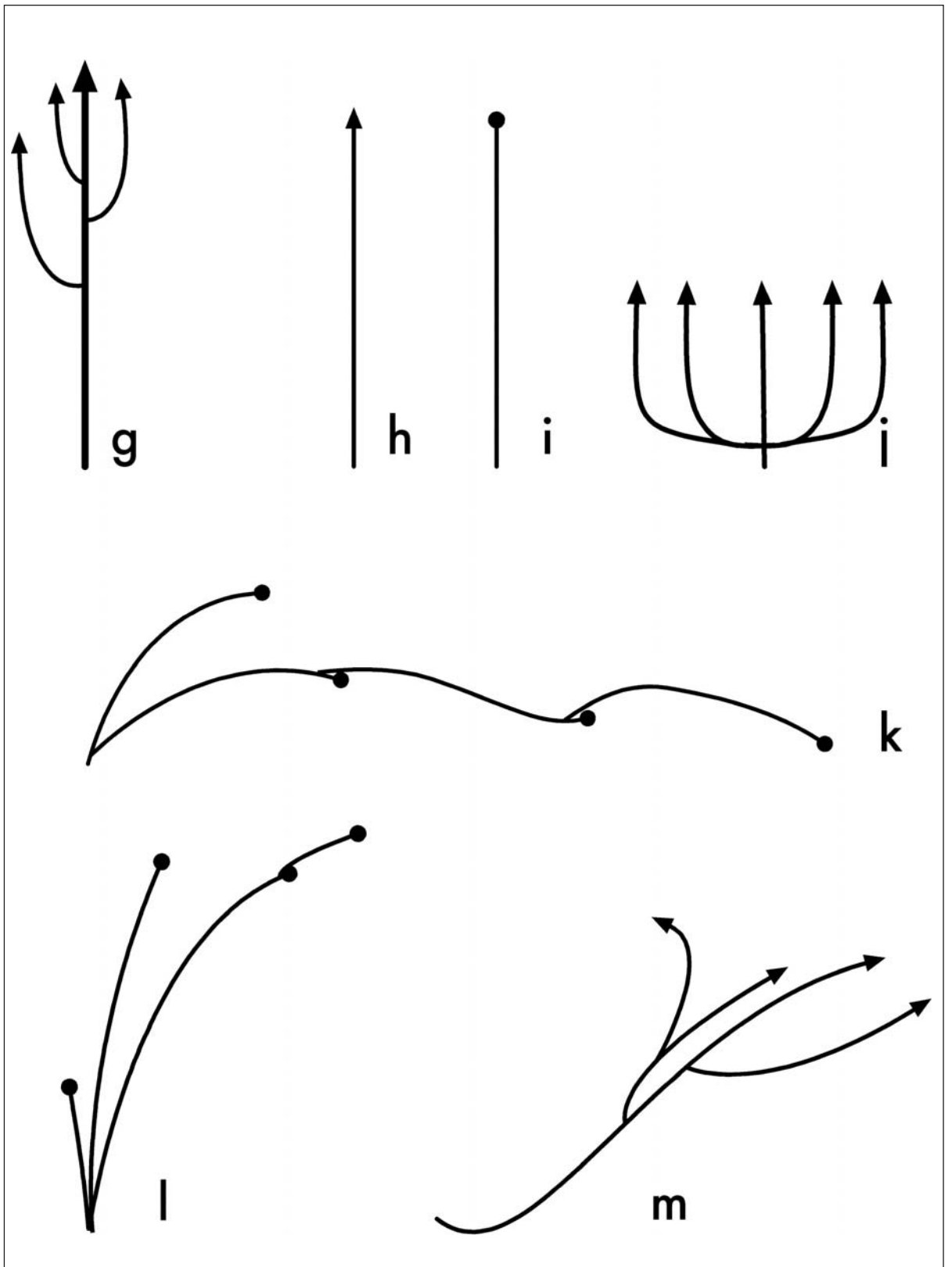


Figura 4.2. Continuación. g) *Cephalocereus nizandensis*, *Neobuxbaumia scoparia*, *Pachycereus pecten-aboriginum* y *Pilosocereus collinsii*, h) *Mammillaria albilanata*, i) *Melocactus ruestii*, j) *Mammillaria voburnensis*, k) *Acanthocereus tetragonus*, l) *Epiphyllum phyllanthus*, y m) *Hylocereus undatus*, *Selenicereus coniflorus* y *Selenicereus testudo*.

Selenicereus coniflorus (Weing.) Britton et Rose

Esta especie presenta raíces adventicias que emergen de cualquier parte de sus tallos y que le permiten asirse al sustrato. Sus tallos miden alrededor de 1 cm de diámetro, y son de color verde claro. Comúnmente presentan ocho costillas, pero el número varía de 7 a 10. Sus espinas son abundantes, pequeñas y delgadas, y son tan densas que forman una red sobre los tallos. La distancia entre aréolas es de alrededor de 1 cm. No se distingue en esta especie un eje principal y sus módulos son de crecimiento indeterminado. La dirección de crecimiento de estos últimos está determinada por la orientación de su sustrato. Las ramas también pueden emerger en cualquier parte de los módulos (fig. 4.2, m). Aunque las plantas de esta especie pueden alcanzar coberturas de hasta 7.5 m², es más común que éstas sean de alrededor de 3 m², aunque en realidad es difícil determinar un tamaño preciso dada la irregularidad de su crecimiento. *Selenicereus coniflorus* crece en la SBCr y en el MX. Su capacidad de producir raíces adventicias le confiere una gran facilidad para clonar.

Selenicereus testudo (Karw. ex Zucc.) Buxb.

S. testudo sólo presenta raíces adventicias. Estas últimas ayudan a las plantas a asirse al sustrato, ya que es una especie trepadora. Sus tallos van de tonalidades verde oscuro a verde amarillento; presentan cinco costillas, de las cuales por lo general sólo tres forman alas largas. Estas alas miden hasta 5 cm de ancho y son las que constituyen el cuerpo principal de la planta. Las otras dos costillas, que comúnmente quedan unidas al sustrato, son de menor tamaño y de su base surgen las raíces adventicias. La distancia entre aréolas es de alrededor de 2 cm y éstas tienen espinas de unos 2 cm de longitud, las cuales se caen muy fácilmente con el paso del tiempo. En las plantas de esta especie no se distingue un eje principal; el crecimiento de sus módulos es indeterminado, y la dirección en que lo hacen está definido por la forma del sustrato (fig. 4.2, m). Las raíces y las ramas pueden formarse en cualquier parte de sus módulos. Dependiendo del tamaño y lo propicio del sustrato, estas plantas pueden alcanzar coberturas de hasta 48 m². La especie abunda en la SBCr, aunque también crece en la SBC que se establece en sitios con suelo desarrollado de los cerros de caliza. Entre los rasgos característicos de esta especie se encuentran la pérdida senil de la succulencia y su alta capacidad de clonación.

4.3 Análisis de clasificación de las especies

La figura 4.3 muestra el dendrograma obtenido a partir de la clasificación de las 19 especies basada en la información morfológica y arquitectónica (apéndice 1), utilizando el método de Ward con distancias euclidianas. Usando como umbral de corte a un valor de distancia euclidiana de 6.1 se distinguen seis GMA. El grupo 1 está conformado por las cuatro especies que se distinguen por presentar hojas, es decir, *Pereskia* de la subfamilia Pereskioideae, y *Pereskiaopsis*, *Opuntia* y *Nopalea* de la subfamilia Opuntioideae. *Peniocereus* y *Nyctocereus*, las cuales presentan raíces succulentas, constituyen el grupo 2, junto con la epífita *Rhipsalis*. En el grupo 3 quedaron incluidas las especies que presentan una forma columnar: *Cephalocereus*, *Neobuxbaumia*, *Pachycereus* y *Pilosocereus*; todas ellas también comparten la presencia de costillas. El grupo 4 está constituido por *Mammillaria albilanata*, *M. voburnensis* y *Melocactus*, que se distinguen principalmente por su forma globosa.

M. albilanata y *Melocactus* están más cercanos por carecer ambas de ramificaciones. El grupo 5 está conformado por *Acanthocereus* y *Epiphyllum*. Ellas comparten el crecimiento determinado de sus módulos, así como la pérdida senil de la suculencia y la disminución del número de costillas. Por último, al grupo 6 lo forman las plantas caracterizadas por una ramificación aleatoria y el hábito trepador; éstas son *Hylocereus*, *Selenicereus coniflorus* y *S. testudo*.

4.4 Análisis heurístico usando parsimonia cladística

En la figura 4.4 se presenta el árbol de consenso estricto resultado del análisis heurístico usando el criterio de parsimonia (simplicidad) cladista. Este cladograma generó una filogenia basada sólo en caracteres vegetativos y usando a *Pereskia* como grupo externo. En la base del árbol de consenso estricto hay una politomía con tres clados. El primero lo forma sólo *Pereskiopsis*, el cual difiere de *Pereskia* únicamente en que presenta gloquidios y que no sufre rearrreglo de la filotaxia. El segundo clado lo forman dos especies de Opuntioideae, *Nopalea* y *Opuntia*, que comparten todos sus caracteres a excepción del tipo de crecimiento de los ejes, ya que en *Nopalea* se presenta un eje principal y en *Opuntia* esto no sucede. Además, en *Nopalea* existe un rearrreglo de la filotaxia. El tercer clado lo forman 15 especies; todas ellas tienen tallos muy suculentos y carecen de hojas. Dos subclados se forman de este grupo; uno formado por siete especies en cinco grupos politómicos y el otro por ocho especies en tres grupos politómicos. En el primero de estos subclados, cuatro de los cinco grupos son monoespecíficos y están constituidos por las cuatro especies de cactáceas columnares: *Cephalocereus*, *Neobuxbaumia*, *Pachycereus* y *Pilosocereus*. El quinto grupo lo forman las tres especies con tallos de forma globosa (*Mammillaria albilanata*, *M. voburnensis* y *Melocactus*). En el segundo subclado, dos de los tres grupos politómicos son monoespecíficos y contienen a las especies *Peniocereus* y *Nyctocereus*, las cuales presentan raíces tuberosas. El tercer grupo está formado por las seis especies más derivadas. Este grupo se dividió en dos subgrupos, uno formado por *Rhipsalis*, a tres pasos de la base del árbol, y junto a él se encuentra un conjunto de cinco especies divididas en tres subgrupos. Dos de ellos son monoespecíficos, a cuatro pasos de la base, y están formados por *Acanthocereus* y *Epiphyllum*. Al mismo nivel, se encuentra un tercer subgrupo, el cual está formado por las especies trepadoras, *Hylocereus*, *Selenicereus coniflorus* y *S. testudo*.

A nivel morfológico se puede observar que las especies con caracteres más derivados son las trepadoras, las cuales conforman un grupo monofilético, mientras que *Acanthocereus* y *Epiphyllum* serían las siguientes especies con caracteres más derivados, junto con las dos especies de *Mammillaria*.

4.5 Modelos aleatorios de distribución de especies

La tabla 4.2 muestra los resultados del modelo aleatorio de distribución de especies (modelo nulo). El índice de Simpson obtenido en el modelo nulo es casi idéntico al observado en campo; esto quiere decir que la dominancia de cada GMA en los tipos de vegetación no difiere del valor esperado si las especies se distribuyeran al azar ($P = 0.481$). El número de grupos promedio por tipo de vegetación encontrado en el campo sólo fue un poco menor (por 0.364) del obtenido al azar, y por tanto no existen diferencias significativas entre la distribución observada y la esperada al azar ($P = 0.147$).

Para el nivel de tolerancia a la aridez o índice de xerofilia, se encontró que el grupo 4 (*Mammillaria albilanata*, *M. voburnensis* y *Melocactus*) resultó ser más afín a los ambientes secos de lo esperado al azar ($P = 0.034$) y el grupo 2 (*Peniocereus*, *Nyctocereus* y *Rhipsalis*) resultó ser más afín a los ambientes más húmedos respecto a lo esperado aleatoriamente ($P = 0.001$). En los demás grupos no se observó una tendencia significativamente distinta de la esperada al azar.

Tabla 4.2 Comparación de la distribución de los seis grupos morfo-arquitectónicos (GMA) observada en cinco tipos de vegetación el campo (Observados) contra una distribución generada aleatoriamente (Esperados), mediante 1000 iteraciones de un modelo nulo. A cada tipo de vegetación le fue asignado un rango de aridez, de la SM = 1, SBCs =2, MSI = 3, SBCr = 4 y MX =5. El índice de xerofilia de un GMA es el valor promedio del rango de aridez tolerada por cada GMA. El índice de Simpson representa la dominancia promedio de los GMA por tipo de vegetación. N = número promedio de GMA por tipo de vegetación.

	Índice de Simpson	N	Índice de xerofilia					
			Grupo 1	Grupo 2	Grupo 3	Grupo 4	Grupo 5	Grupo 6
Observado	0.283	4.000	2.778	2.000	3.273	4.200	3.333	3.400
Esperados	0.284	4.364	3.157	3.157	3.178	3.190	3.154	3.172
<i>P</i>	0.481	0.147	0.116	0.001	0.367	0.034	0.339	0.289

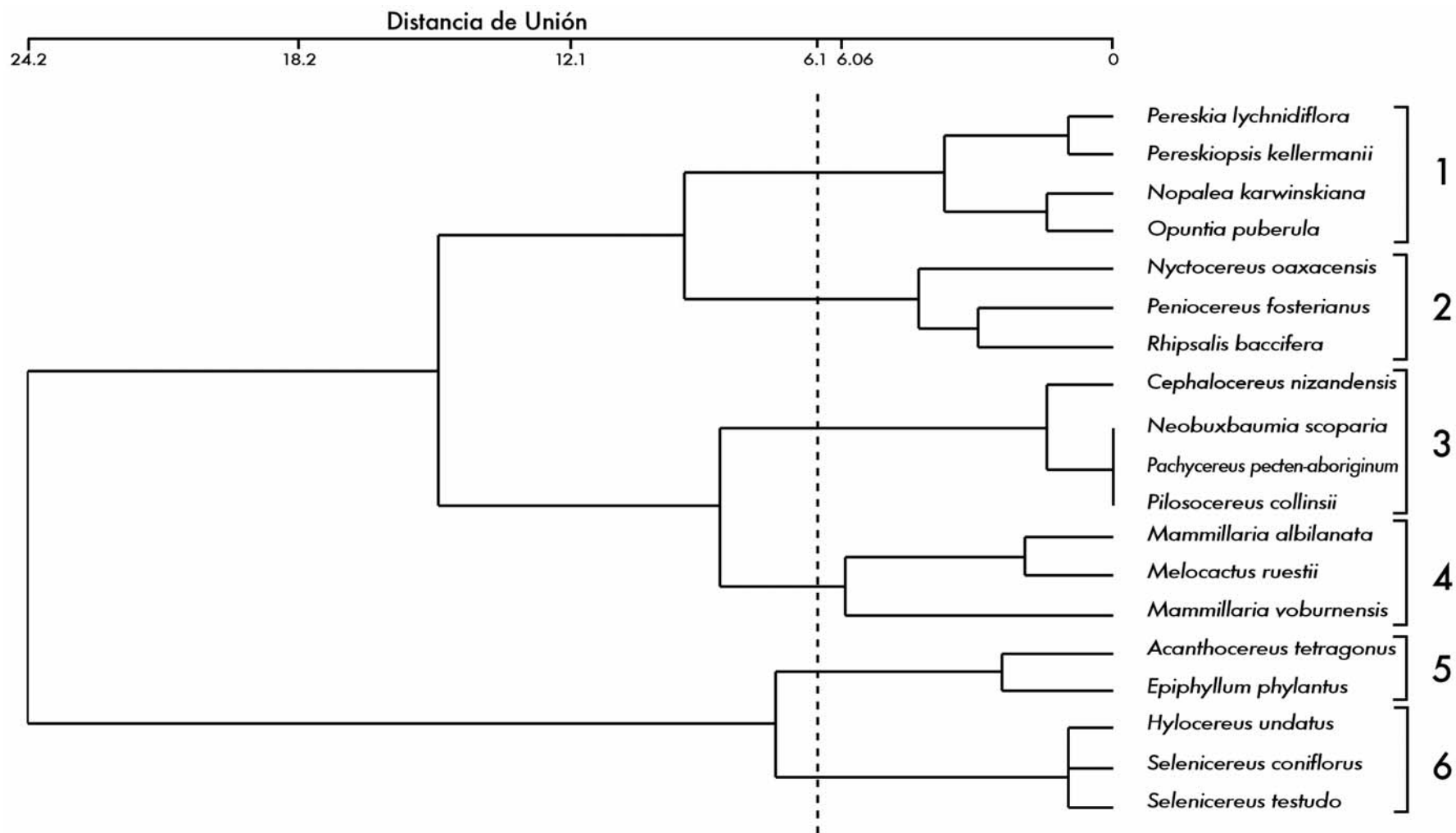


Figura 4.3. Dendrograma resultante del análisis de clasificación aplicado a la matriz de datos binarios, morfológicos y arquitectónicos, de las 19 especies de cactáceas de la región de Nizanda (Oaxaca), empleando el método de Ward y usando distancias euclidianas.

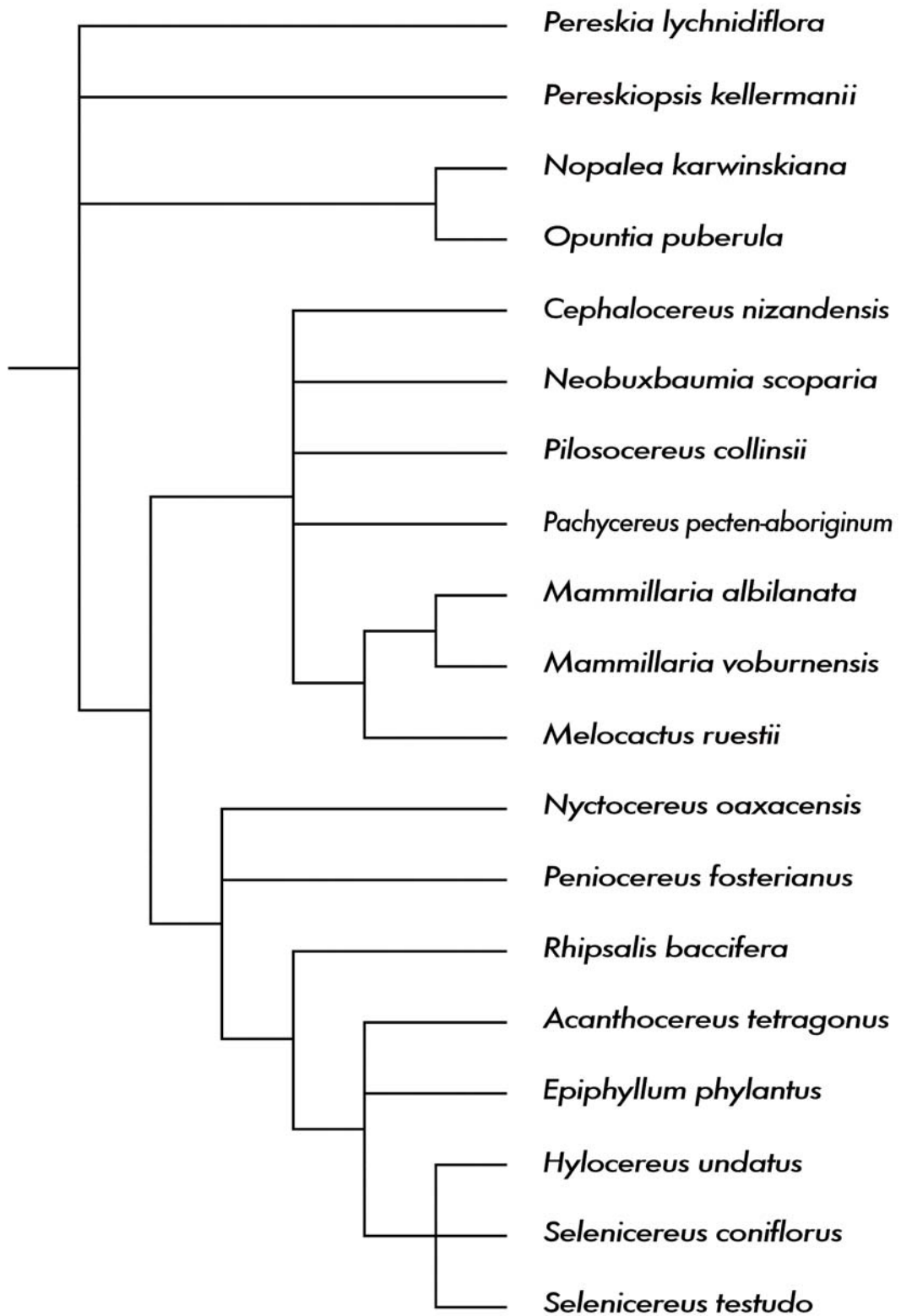


Figura 4.4 Árbol de consenso estricto de 44 árboles igualmente parsimoniosos. L= 60, CI = 0.4746, HI = 0.5167, RI = 7019, RC = 0.3393. Número de caracteres informativos 28.

5. Discusión

A pesar de que la familia Cactaceae no es la más diversa de la región de Nizanda (Pérez-García *et al.*, 2001), la distribución de sus especies abarca casi todos los tipos de vegetación de la región. Por ejemplo, tomando en cuenta a las tres familias con mayor riqueza específica, las 19 cactáceas incluidas en este estudio representan menos de la mitad de la riqueza de éstas (Fabaceae, 57 especies; Poaceae, 52; Asteraceae, 44). No obstante, las cactáceas están mejor representadas en las comunidades xerófitas respecto a las Poaceae y las Fabaceae.

Si bien el número de especies de cactáceas no es muy grande en la región de estudio, los resultados de este trabajo hacen evidente la gran variedad morfológica que presenta esta familia en el mosaico vegetal de Nizanda. Además, es notable que esta variación morfológica existe a pesar de que el grupo exhibe un menor número de formas arquitectónicas.

5.1 Selección y evaluación de los caracteres morfológicos y arquitectónicos

Existe una serie de caracteres de uso común en el análisis de la morfología de las plantas. Los diferentes trabajos echan mano de estas características dependiendo de la especie o grupo de estudio. Dada la gran diversidad y peculiaridad morfológica de las cactáceas, en este trabajo fueron considerados algunos caracteres que son exclusivos de esta familia, y cuya inclusión no tendría sentido en el estudio de la mayoría de los demás grupos de plantas. Como ejemplo podemos mencionar la presencia de podarios, costillas, gloquidios y cefalio, la posición de las aréolas; o bien la presencia de una morfología particular de algún órgano, aunque este sea común a todas las plantas, como es el caso de los cladodios que son un tipo particular de tallo presente en un grupo de cactáceas.

Hay que tomar en cuenta que en el presente análisis sólo fueron considerados los caracteres morfológicos vegetativos; de hecho, incluso la presencia de cefalio, carácter que fue incluido en este estudio y que está íntimamente ligado a las estructuras reproductivas, es una característica vegetativa. La exclusión de los caracteres sexuales se justifica por el hecho de que las estructuras vegetativas son las partes de las cactáceas que se encuentran en contacto permanente con su hábitat, mientras que las estructuras reproductivas podrían ser modificadas más bien de acuerdo con las presiones de selección que imponen los sistemas de apareamiento y los polinizadores, entre otras, que no necesariamente están ligadas a las condiciones del hábitat. Por esta razón, la interpretación de los rasgos vegetativos como adaptaciones al ambiente es más directa que la de los caracteres reproductivos. Cabe aclarar que en la selección de caracteres quedaron excluidos aquellos que fueran demasiado específicos, ya que si bien éstos acentuarían las diferencias entre especies, probablemente no contribuirían a la búsqueda de patrones morfológicos generales que correspondieran con alguna variable ambiental. Como ejemplos de caracteres excluidos en el estudio se puede mencionar al número de espinas por aréola, el color del tallo o la longitud de las ramas.

Al intentar caracterizar la morfología de las plantas fue necesario describir en términos numéricos los caracteres elegidos. Si bien algunos caracteres podrían tipificarse de manera relativamente sencilla por su naturaleza binaria (presentes o ausentes), como la presencia de láminas foliares, gloquidios y podarios, la obtención de esta información en campo no siempre fue sencilla. En algunos de estos caracteres se requirió de la observación de una amplia gama de individuos de distintas tallas y edades, e incluso de individuos que crecían en diferentes condiciones ambientales, para lograr obtener la información deseada. Ejemplos de esto son la permanencia de la raíz primaria como la principal, la pérdida senil de la succulencia y el lugar de ramificación.

Además de esos caracteres binarios, para los caracteres con más de dos estados, que son la orientación del crecimiento de los ejes principales de la planta y la de las ramas, se tomó la decisión de asignar a la forma primaria (ortótropa) el valor de 0; en contraste, al resto de los estados (plagiótropo, orto-plagiótropo y plagio-ortótropo) se les consideró como un solo carácter. Si bien esta decisión puede parecer algo arbitraria, en realidad no lo es si se toma en cuenta que muchos de los estados de carácter seleccionados representan extremos de un continuo. Ciertamente con esta transformación se perdió variación y resolución en estos caracteres, pero sólo de esta manera se logró incluirlos en el análisis global. Por otro lado, el carácter "forma trepadora" engloba una serie de respuestas morfológicas y arquitectónicas que en general permiten a las plantas crecer de manera adherida al sustrato, y que de manera conjunta expresan mejor la forma en que éstas crecen, pero que no son fáciles de diferenciar en ceros y unos.

Durante la realización de las observaciones en el campo se hizo evidente que existían características morfológicas o arquitectónicas que no se habían contemplado inicialmente; éstos fueron incluidos debido a su aparente importancia para el análisis morfológico. Éste es el caso del rearrreglo de la filotaxia en los tejidos seniles, el cual puede estar asociado a la robustez de las plantas al crecer, ya que dicha característica está presente en los troncos gruesos de las especies arborescentes. Otro caso es la pérdida senil de la succulencia, fenómeno asociado al envejecimiento normal de un buen número de cactáceas (Gibson y Nobel, 1986) y que está fuertemente ligado a el posible origen neoténico de la succulencia (Altesor *et al.*, 1994). Es importante destacar que esta característica, junto con la presencia de espinas que forman una red, son los únicos caracteres que separan a las dos especies del género *Selenicereus* en el análisis. El otro carácter hallado conforme se tomaron los datos, incluido en el estudio, es el que se refiere a la disminución del número de costillas con el desarrollo de la planta. Si este cambio ontogenético es un reflejo de la historia evolutiva de los taxones que lo presentan, puede dar indicios sobre los patrones de ajuste morfológico a través de procesos evolutivos (Altesor, 1995).

Por otro lado, en las cactáceas estudiadas se encontró que existe variación en los caracteres cuando las plantas de una misma especie están en condiciones ambientales diferentes. Por ello, cuando se registraron varios "ecotipos" para un cierto carácter fue necesario decidir cuál registrar en la matriz. En congruencia con el objetivo de este trabajo de reflejar la forma general de las especies respecto a los tipos de vegetación regionales, el criterio utilizado fue escoger al "ecotipo" más frecuente. El caso de *Epiphyllum* permite ilustrar esta situación: aunque esta especie comúnmente crece de manera policauléscente y sin un eje principal evidente, en algunas zonas más húmedas crece con un eje principal más claro. Así mismo, la orientación de sus ramas puede cambiar ante

este nuevo tipo de crecimiento, lo que hace que su arquitectura cambie de manera global. Sin embargo, en la matriz de datos la codificación de los caracteres reflejó la forma más común.

5.2 Consistencia de los grupos morfo-arquitectónicos (GMA)

Dentro de los grupos obtenidos se pueden reconocer los criterios morfo-arquitectónicos que los caracterizan, como los grupos formados por las especies con tallos esféricos, el de las cactáceas columnares, el de las cactáceas poco suculentas con hojas, el de las especies con hábito trepador, y el de las especies con cladodios. Por ejemplo, el agrupamiento de *Hylocereus*, *Selenicereus coniflorus* y *S. testudo* (grupo 6) está justificado ya que comparten el hábito trepador, la forma de ramificación, el crecimiento indeterminado de sus módulos, las presencia de raíces adventicias y costillas. Estos grupos se mantuvieron constantes aun cuando se aplicaron otros análisis de clasificación (no mostrados), produciendo grupos muy homogéneos con distancias de unión bajas.

En contraste, en algunos casos la morfología de las plantas agrupadas es aparentemente poco parecida, pero las similitudes en aspectos arquitectónicos o estructurales pueden explicar la formación de grupos, por ejemplo, el formado por *Acanthocereus* y *Epiphyllum*. Estas cactáceas son de diferente aspecto pero comparten una serie de características como la disminución en el número de costillas, así como la presencia de módulos de crecimiento determinado y raíces adventicias. Es de notar que dichos caracteres en estas especies aparentemente no tienen un origen evolutivo común.

5.3 Distribución de los GMA en el mosaico vegetacional

Los resultados del modelo de distribución aleatoria de especies indican que la distribución de los GMA formados no tienen una fuerte relación con los distintos tipos de vegetación presentes en Nizanda. Esto no coincide con la hipótesis de que cada una de las formas básicas está estrechamente ligada a los problemas específicos a los que se enfrentan en cada ambiente.

A pesar de que no existe una correspondencia absoluta entre los GMA y los diferentes tipos de ambientes, un análisis más general de la distribución de las especies y de las morfologías en los tipos de vegetación indica que esta distribución no es completamente indiferente al ambiente de cada comunidad. Los modelos de distribución aleatoria de especies mostraron una preferencia significativa del GMA 2 (*Peniocereus*, *Nyctocereus* y *Rhipsalis*) por los ambientes húmedos, así como del grupo 4 (*Mammillaria albilanata*, *M. voburnensis* y *Melocactus*) por los sitios secos.

Una posible explicación para esta falta de correspondencia es que existen diferentes soluciones morfológicas para un mismo problema ambiental. Por ejemplo, en los ambientes rocosos de los afloramientos de caliza, donde el suelo está poco desarrollado y el déficit hídrico es muy marcado, existen restricciones muy fuertes al crecimiento en altura de las plantas. Esta situación da pauta al desarrollo de plantas compactas con partes aéreas de pequeño tamaño, pero también permite el desarrollo de plantas trepadoras, las cuales pueden alcanzar trallas considerables, pero sobre un eje horizontal. Así mismo, *Cephalocereus* y las dos especies de *Mammillaria* comparten el MX como hábitat. Este tipo de vegetación se desarrolla en uno de los ambientes más inhóspitos para las plantas que existen en la región, ya que en él prácticamente no hay acumulación de suelo y por lo tanto el déficit hídrico puede ser extremo. A pesar de afrontar este hábitat común, las diferencias mor-

fológicas entre *Cephalocereus* y las dos especies globosas son evidentes. De hecho, las dos especies de *Mammillaria* son más similares morfo-arquitectónicamente a *Melocactus*, que es la única especie de cactácea presente en la sabana. Es decir, a pesar de que las especies de *Mammillaria* comparten muchas características con *Melocactus*, las primeras no parecen ser capaces de colonizar el ambiente de la sabana, y viceversa. Esto constituye un indicio de que las características morfo-arquitectónicas de las cactáceas son sólo uno de los factores que determinan su distribución en los tipos de vegetación de Nizanda, de modo que para entender esta distribución haría falta integrar otros aspectos, como pueden ser los de tipo fisiológico o anatómico. Por ejemplo, es posible que *Melocactus* presente una cierta tolerancia al fuego, ya que este factor ocurre con una frecuencia alta en la sabana (López-Olmedo, 2001; 2005), mientras que las especies de *Mammillaria* pueden ser completamente intolerantes a este factor. De todas maneras, cabe mencionar que el estrés hídrico, que es similar en ambos tipos de vegetación, podría explicar el parecido morfológico de ambos tipos de plantas.

Existen razones para sospechar que la distribución de las Cactaceae en algunas comunidades vegetales de Nizanda no necesariamente está limitada por la escasez de agua, sino al contrario, por el exceso de este factor. Por ejemplo, en el bosque de galería, que es una comunidad con menor estrés hídrico, solamente está presente una especie de esta familia (*Nopalea*). Hay que señalar que entre las cactáceas estudiadas, esta especie cuenta con una de las distribuciones más amplias en los tipos de vegetación de la región. Esta amplitud ecológica podría explicar la presencia de esta especie en este ambiente, aunque quedaría sin explicación la ausencia en él de las otras dos especies con distribuciones amplias (*Opuntia* y *Pilosocereus*).

Por otro lado, aunque se puede argumentar que la distribución diferencial de las cactáceas en Nizanda puede deberse a limitaciones en la dispersión, esto es poco probable. Chain-Guadarrama (2005) determinó que estas especies tienen un síndrome de dispersión sarcócora, lo cual implica que el transporte de las diásporas podría ser llevado a cabo por aves o murciélagos y, por tanto, realizarse a grandes distancias (Howe y Westley, 1988). Tomando en cuenta que las distancias entre las comunidades de Nizanda no son tan grandes, la dispersión de semillas entre sitios no parece ser un fenómeno limitante.

Por otra parte, es necesario reconocer que las limitaciones en la distribución de las cactáceas pueden estar dadas por la presencia de otras especies (que las desplazarían por competencia principalmente en los hábitat con mayor humedad) más que por las restricciones ambientales. Esto en parte ocurre porque las cactáceas invierten mucho en estructuras de perennación (espinas, cutículas gruesas, metabolismo CAM, etc.), y por ello tienen un crecimiento lento.

Por otro lado, es evidente que no todos los ambientes pueden sostener el mismo número de especies de cactáceas ni la misma variedad de formas y arquitecturas. En la SBCr se presenta la mayor diversidad de estos aspectos, contrastando fuertemente con la pobreza de cactáceas en la sabana y en el BG. Sin duda, esto constituye una evidencia de que en Nizanda hay hábitats que son muy favorables para el establecimiento de las especies de esta familia, a la vez que hay otros que parecen imponerles tantas restricciones que casi están ausentes de ellos. Por ejemplo, llama la atención el considerable número de especies de cactáceas compartidas entre la SBCr y el MX; aunque estas dos comunidades difieren significativamente en su estructura, son relativamente seme-

jantes en términos de su composición florística (Pérez-García y Meave, 2004). Es importante destacar que estas dos comunidades comparten un componente ambiental único en la región, que es precisamente el sustrato de roca caliza. Por lo tanto, no parece ser una coincidencia el hecho de que compartan tantas especies en general y de cactáceas en particular. Aun así, la riqueza de especies y de formas de cactáceas es mucho mayor en la SBCr que en el MX, lo que sugiere que la primera es una comunidad menos restrictiva para el desarrollo de esta familia que la segunda.

Un aspecto potencialmente útil para entender la relación de los GMA y el ambiente es el que tiene que ver con los hábitos de vida de las especies. Este aspecto no fue evaluado ampliamente en este trabajo, ya que el único carácter estudiado que lo alude directamente es el que determina si la planta es trepadora; este es el carácter que separa a las plantas con este hábito (*Hylocereus*, *Selenicereus coniflorus* y *S. testudo*) del resto. Es interesante que estas tres especies muestran una tendencia fuerte a estar presentes en la SBC. Si bien es lógico que ellas crezcan en comunidades donde hay disponibilidad de forofitos, llama la atención su ausencia en muchas de las comunidades arbóreas; además, aunque es frecuente que las dos especies de *Selenicereus* crezcan directamente sobre la roca caliza en la SBCr, no lo hacen en el MX a pesar de existir el mismo sustrato. Esta distribución tan limitada ejemplifica cómo en algunos casos parece existir una correspondencia entre las formas arquitectónicas y los hábitos de vida, por un lado, y las características del ambiente por el otro.

5.4 Implicaciones evolutivas

El estudio de la distribución de las cactáceas y de la variación en su morfología a través del mosaico ambiental de Nizanda nos permite especular sobre la diversificación y adaptación de estas plantas a sus hábitats. Ante la posible disyuntiva de estudiar la evolución de las Cactaceae mediante el análisis de caracteres vegetativos o reproductivos sería pertinente realizar un análisis equivalente al presentado aquí, pero basado en caracteres florales. Sin embargo, la evaluación de la variación floral, abarcando aspectos como coloración, el diámetro de las flores, tamaños específicos de las partes florales, puede ser más difícil de obtener en el campo. De igual forma, hay que tomar en cuenta que las presiones de selección que actúan sobre los atributos florales no necesariamente son las mismas que los que moldean la variabilidad del crecimiento vegetativo. De hecho, se ha encontrado que la presión evolutiva podría ser más fuerte sobre la forma de las partes vegetativas que sobre ningún otro atributo (Kingsolver *et al.*, 2001). De esta manera, si se considera la relativa baja variabilidad en la morfología floral de las cactáceas es razonable afirmar que en general la morfología vegetativa podría reflejar mejor la evolución del grupo al ambiente en el que viven.

El dendrograma basado en los caracteres morfo-arquitectónicos permitió separar con claridad grupos de especies homogéneos internamente, pero discretos entre sí. Es interesante que, en términos generales, estos grupos muestran una buena coincidencia con los conjuntos de caracteres que han sido considerados, ya sea como plesiomórficos (e.g. la presencia de hojas) o como apomórficos (e.g. la forma esférica o el hábito trepador o epífita) en las tendencias evolutivas del grupo. Esto constituye un primer indicio de que la morfología vegetativa refleja en una buena medida la evolución en esta familia.

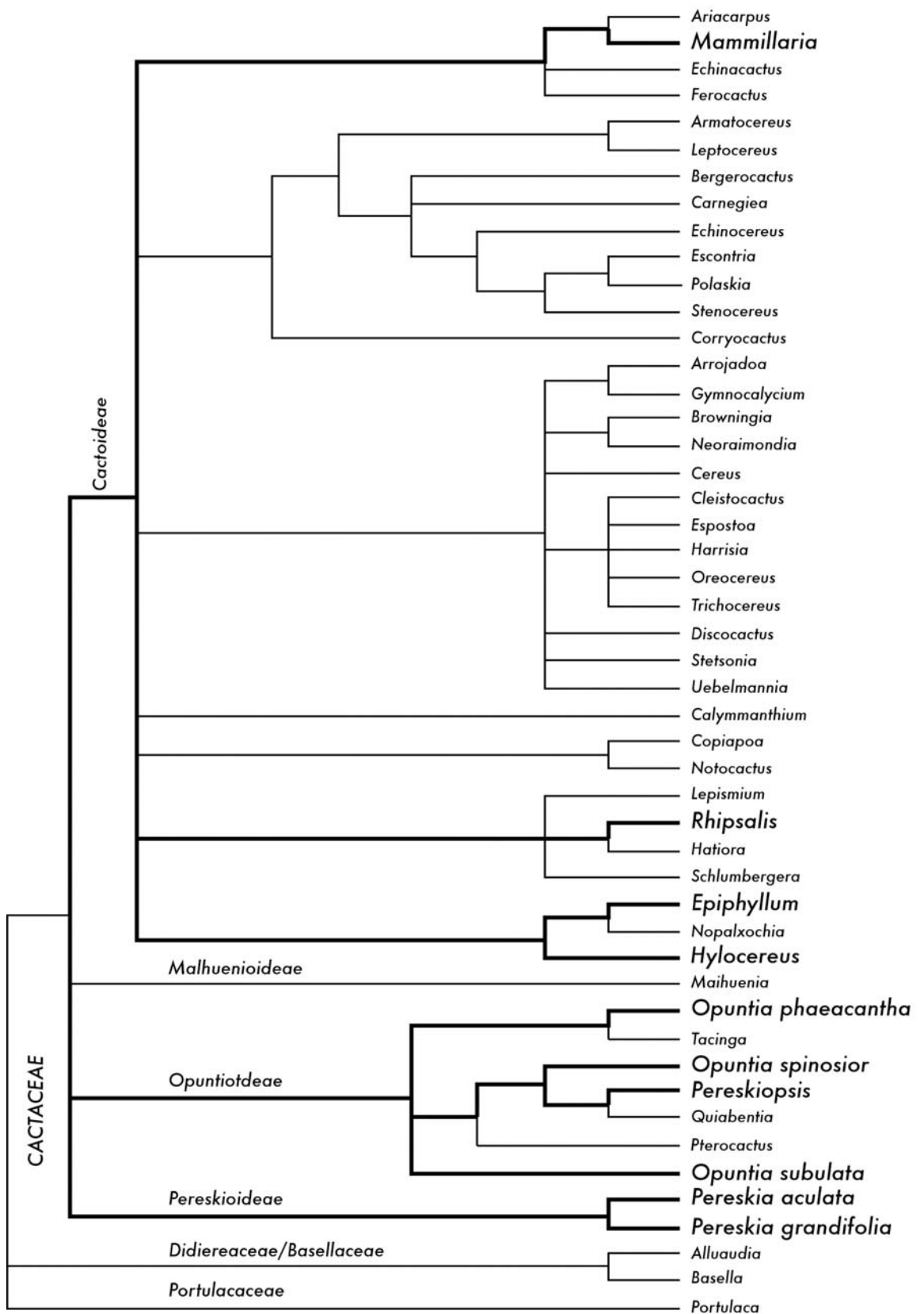


Figura 5.1 Cladograma de la familia Cactaceae obtenido con caracteres exclusivamente moleculares, Wallace y Gibson (2002). Los géneros en texto más grande son los presentes en Nizanda.

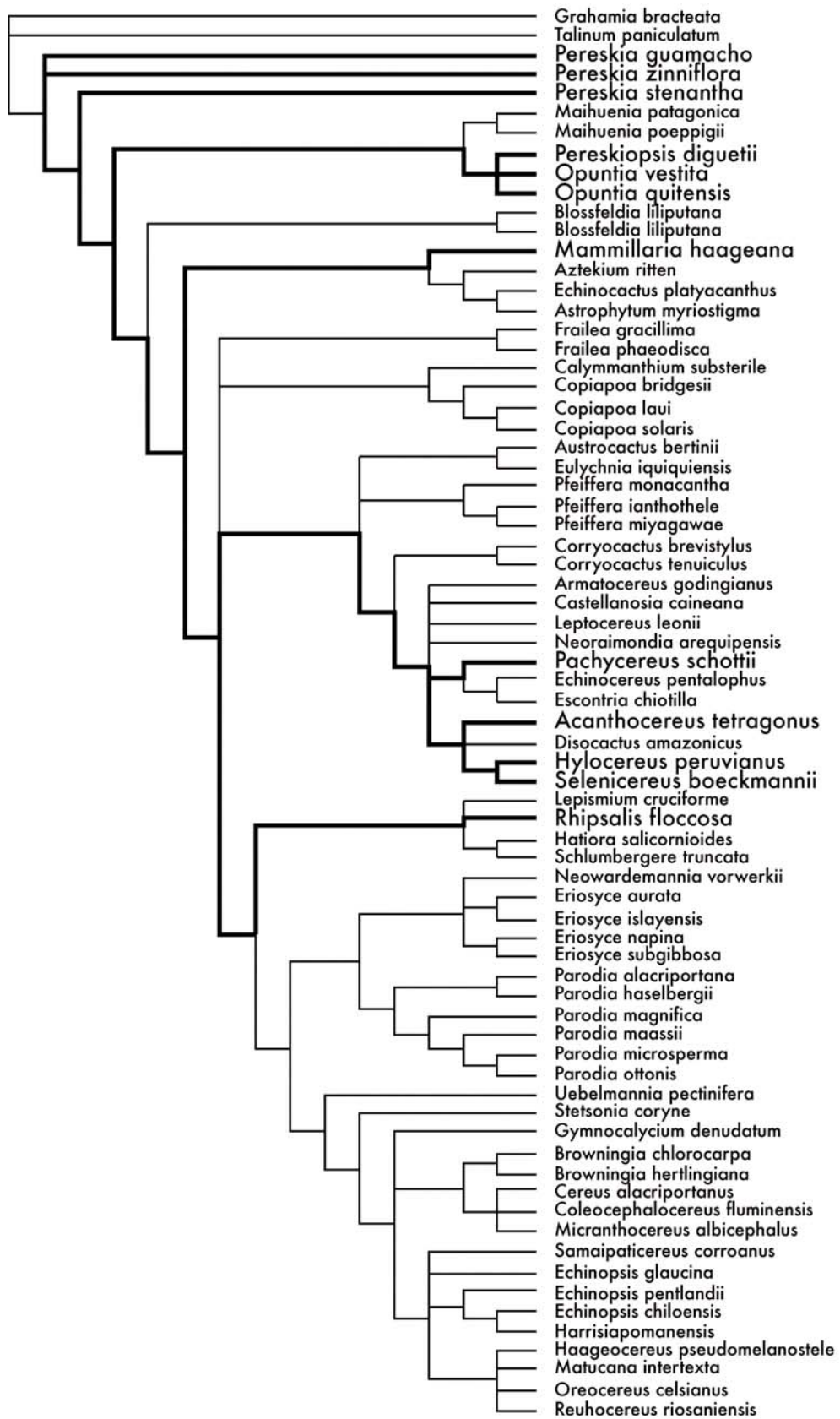


Figura 5.2 Cladograma de la familia Cactaceae obtenido con caracteres exclusivamente moleculares, Nyffeler (2002). Los géneros en texto más grande son los presentes en Nizanda.

El análisis de parsimonia cladista mostró que tres de los clados basales están constituidos por especies con caracteres plesiomórficos (e.g. presencia de hojas, módulos de crecimiento determinado). Si bien este resultado puede ser un artificio metodológico ya que nosotros seleccionamos a *Pereskia* como grupo externo, es notorio que el arreglo subsecuente de las especies refleje en gran medida las relaciones filogenéticas encontradas en otros trabajos (Barthlott, 1979; Nyffeler 2002; Wallace y Gibson, 2002; Arias *et al.*, 2003). Con el fin de evaluar en qué medida estos dos resultados en efecto coinciden, se hizo una comparación entre nuestro análisis de parsimonia basado en caracteres vegetativos con filogenias que utilizaron sólo caracteres moleculares realizados por Nyffeler (2002, figura 5.1) y Wallace y Gibson (2002, figura 5.2). Llama la atención la correspondencia existente entre las posiciones relativas de los géneros en todos los cladogramas. Esta coincidencia sugiere fuertemente que, al menos en el caso de las cactáceas, la morfología vegetativa refleja las rutas evolutivas que han seguido los distintos grupos que conforman la familia. Además, esto implica que los caracteres morfo-arquitectónicos tienen un buen potencial para hacer interpretaciones evolutivas, al menos dentro de subregiones o provincias florísticas.

Una aproximación alternativa al análisis de las posibles rutas evolutivas de las cactáceas se desprende de la observación de los cambios morfológicos que ocurren en estas plantas durante su ontogenia. Entre las especies incluidas en este estudio se observó que en los estados juveniles de *Acanthocereus*, *Epiphyllum*, *Hylocereus* y *Rhipsalis*, las plantas presentan un mayor número de costillas que en el estado adulto. Este fenómeno constituye un indicio de que sus ancestros tenía un mayor número de costillas, pero que éste se ha reducido a través de su evolución. Además, el hecho de estas especies pertenezcan a diferentes grupos taxonómicos dentro de la familia puede interpretarse como una evidencia de que ha ocurrido una convergencia en este aspecto morfológico.

En el contexto evolutivo, uno de los resultados más llamativos de este estudio es que las especies que poseen los caracteres más apomórficos se distribuyen en los ambientes más secos, particularmente en el MX y la SBCr. En contraste, la especie considerada como ancestral, *Pereskia*, es propia de la selva baja caducifolia espinosa de la planicie costera (donde el suelo es más profundo). Este hábitat podría ser considerado como primitivo o bajo el cual empezaron a radiar las Cactaceae, debido a que es una familia que presenta su mayor diversidad en ambientes secos. Esto coincide con la propuesta de que las cactáceas comenzaron a diversificarse en la parte norte de América del Sur hace alrededor de 70 a 40 millones de años cuando aún no existían los desiertos en este lugar (Mauseth, 1990). En este sentido, es notorio que en los ambientes más húmedos de Nizanda (como la SM), no se presentan a las especies consideradas como basales. Por el contrario, la SM presenta especies derivadas, particularmente como epífitas, las cuales habitan unos de los microhábitats más secos de este tipo de vegetación. Este resultado es interesante, ya que de alguna manera implica que la radiación morfológica de las cactáceas ha estado fuertemente ligada desde su inicio a la aparición o desarrollo de hábitats limitados en agua (figura 5.3). Esta idea coincide con las propuestas de que los sistemas áridos en México son de aparición relativamente reciente y concentran a las especies más derivadas (Briones, 1994; Valiente-Banuet, 1995).

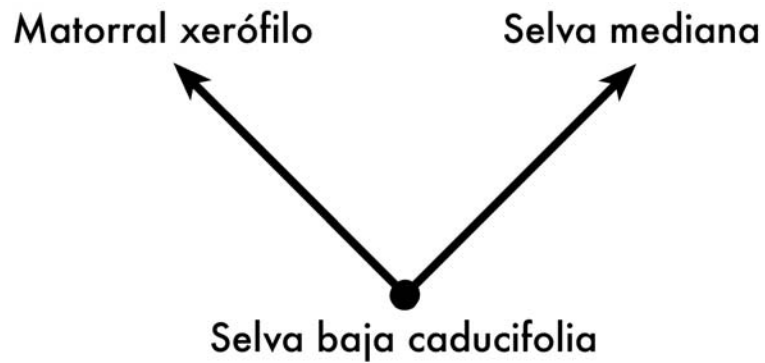


Figura 5.3 Probablemente el hábitat primitivo de las cactáceas sea la SBC, donde crecen las especies ancestrales, mientras que en los ambientes xerófilos se presentan las especies más derivadas. Bajo el mismo clima, tanto en el MX como las ramas de los árboles de la SM representan los ambientes más secos debido a la baja disponibilidad de agua en el sustrato.



6. Conclusiones

A pesar de no ser una de las familias más diversas de la región de Nizanda, este estudio demostró que las Cactaceae son un buen modelo para el estudio de la radiación adaptativa, basándose exclusivamente en atributos vegetativos. En las Cactaceae, esta posibilidad queda abierta por el hecho de que la familia incluye especies que poseen formas muy variadas, representadas por árboles, plantas arborescentes, plantas herbáceas, y suculentas globosas y trepadoras.

La selección de caracteres morfo-arquitectónicos generales permitió diferenciar grupos claros, y esto dejó entrever patrones de construcción comunes entre especies. Es probable que con la inclusión de caracteres más detallados estos patrones hubieran resultado menos claros, pero esto tendría que ser confirmado en estudios futuros donde se incluyan.

En contraposición con la hipótesis de que las cactáceas semejantes morfológicamente tenderían a estar presente en ambientes similares, los resultados de este estudio llevan a la conclusión de que no hay una correspondencia directa entre los grupos morfo-arquitectónicos de cactus de Nizanda y sus hábitats particulares. Una posible explicación para este resultado es que en la evolución de esta familia han surgido diferentes soluciones igualmente eficientes al mismo problema.

El GMA que resultó más derivado fue el de las plantas trepadoras (*Hylocereus*, *Selenicereus coniflorus* y *S. testudo*), seguido por el de las plantas de tallo esférico (*Mammillaria albilanata*, *M. voburnensis* y *Melocactus*); estas últimas mostraron una clara preferencia por ambientes más secos. La distribución de los caracteres más avanzados en los hábitats más limitantes (con mayor déficit hídrico) sugiere que la morfología vegetativa de las cactáceas de Nizanda muestra una tendencia al desarrollo de características cada vez más xerófilas en la familia. Llama la atención además que la filogenia obtenida en este estudio, basada sólo en caracteres vegetativos, coincidió con las realizadas exclusivamente con base en caracteres moleculares.

La estrategia utilizada en este estudio, consistente en el uso combinado de caracteres morfológicos y arquitectónicos, permitió explorar desde estos dos puntos de vista complementarios algunas respuestas adaptativas de la familia Cactaceae en un mosaico ambiental. Sería interesante aplicar este enfoque en el estudio de la distribución espacial de otros grupos taxonómicos, o bien de otros paisajes complejos, con el fin de intentar alcanzar mayores niveles de generalidad.

7. Literatura citada

- Altesor, A. 1995. *Cambios morfológicos en el proceso evolutivo de la familia Cactaceae: Papel del proceso de desarrollo (heterocronía)*. Tesis de doctorado. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Altesor, A., C. Silva y E. Ezcurra. 1994. Allometric neoteny and the evolution of succulence in cacti. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 114:283-292.
- Arias, S., T. Terrazas y K. Cameron. 2003. Phylogenetic analysis of *Pachycereus* (Cactaceae, Pachycereeae) based on chloroplast and nuclear DNA sequences. *Systematic Botany*, 28:547-557.
- Barbour, M.G., J.H. Burk, W.D. Pitts, F.S. Gilliam y M.W. Schwartz. 1998. *Terrestrial Plant Ecology*. Benjamin/Cummings, Menlo Park.
- Barthélémy D., C. Edelin y F. Hallé. 1991. Canopy architecture. In: *Physiology of Trees*. Raghavendra A.S. (Ed.) pp. 1-20, Wiley, Nueva York.
- Barthlott, W. 1979. *Cacti. Botanical Aspects, Descriptions and Cultivation*. Stanley Thornes, Londres.
- Begon, M., J.L. Harper y C.R. Townsend. 1999. *Ecología. Individuos, Poblaciones y Comunidades*. Omega. Barcelona.
- Bell, A.D. 1991. *Plant Form: An illustrated Guide to Flowering Plant Morphology*. Oxford University Press, Nueva York.
- Bravo-Hollis, H. 1978. Las Cactáceas de México, Vol. I. 2ª. ed. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Briones, O.L. 1994. Origen de los desiertos mexicanos. *Ciencia*, 45:263-279.
- Chain-Guadarrama, A. 2005. *Síndromes de dispersión en el mosaico vegetacional de la región de Nizanda (Oaxaca), México*. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Cornejo, D. y B. Simpson. 1997. Analysis of form and function in North American columnar cacti (tribe Pachycereeae). *American Journal of Botany*, 84:1482-1501.
- Dubrovsky, J.G. y G.B. North. 2002. Root structure and function. In: *Cacti. Biology and Uses*. Nobel, P.S. (Ed.) pp. 41-56, University of California Press, Los Angeles.
- Fitter, A.H. y R.K.M. Hay. 2002. *Environmental Physiology of Plants*. Academic Press. Londres.
- Gibson, A. y P. Nobel. 1986. *The Cactus Primer*. Harvard University Press, Cambridge.
- Gurevitch, J., S.M. Scheiner y G.A. Fox. 2002. *The Ecology of Plants*. Sinauer, Sunderland.

- Hallé, F., R.A. Oldeman y P.B. Tomlinson. 1978. *Tropical Trees and Forest: An Architectural Analysis*, Springer-Verlag, Berlín, Heidelberg, Nueva York.
- Harper, J.L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press, Londres.
- Hernández, H.M., C. Gómez-Hinostrosa y B. Goettsch Caballero. 2004. Cactáceas. In: *Biodiversidad de Oaxaca*. García-Mendoza, A.J., M.J. Ordóñez y M. Briones-Salas (Eds.) pp. 199-207. Instituto de Biología, UNAM-Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza-World Wildlife Fund. México, D.F.
- Howe, H.F. y L.C. Westley. 1988. *Ecological Relationships of Plants and Animals*. Oxford University Press, Nueva York.
- Hunt, D. 1992. *CITES Cactaceae Checklist*. Royal Botanic Gardens. Kew, Surrey.
- Hunt, D. 1999. *CITES Cactaceae Checklist*. Royal Botanic Gardens. Kew, Milborne Port.
- Kaplan, D. 2001. The science of plant morphology: definition, history, and role in modern biology *American Journal of Botany*, 88:1711-1741.
- Kingsolver, J.G., H.E. Hoekstra, J.M. Hoekstra, D. Berrigan, S.N. Vignieri, C.E. Hill, A. Hoang, P. Gilbert y P. Beerli. 2001. The strength of phenotypic selection in natural populations. *The American Naturalist*, 157:246-261.
- Lebrija, E. 2001. *Análisis estructural de la vegetación ribereña en la región de Nizanda, Oaxaca, México*. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- López-Olmedo, L.I. 2001. *Estructura y composición florística de las sabanas de la región de Nizanda, Oaxaca, México*. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- López-Olmedo, L.I. 2005. *Diferenciación ecológica entre las sabanas y los pastizales artificiales de la región de Nizanda (Oaxaca), México*. Tesis de maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Mauseth, J.D. 1990. Continental drift, climate, and the evolution of cacti. *Cactus and Succulent Journal (Los Angeles)*, 62:301-308.
- Meave, J. y E.A. Pérez-García. 2000. *Estudio de la diversidad florística de la región de Nizanda en el istmo de Tehuantepec, Oaxaca*. Informe final de actividades presentado a la Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad, México, D.F.
- Mourelle, C. 1997. *Biodiversidad en la familia Cactaceae: un enfoque biogeográfico*. Tesis de doctorado. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Nyffeler, R. 2002. Phylogenetic relationships in the cactus family (Cactaceae) based on evidence from trnK/matK and trnL-trnF sequence. *American Journal of Botany*, 89:312-326.
- Pérez-García, E.A. 1993. Arquitectura vegetal en *Epidendrum* L. (Orchidaceae). Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Pérez-García, E.A. 2002. *Enclaves de vegetación xerófila en regiones mésicas: caracterización, análisis de su diversidad florística e importancia en el mantenimiento de floras xerofíticas*. Tesis de maestría. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.

- Pérez-García, E.A. y J.A. Meave. 2004. Heterogeneity of xerophytic vegetation of limestone outcrops in a tropical deciduous forest region in southern México. *Plant Ecology*, 175:147-163.
- Pérez-García, E.A., J. Meave y C. Gallardo. 2001. Vegetación y flora de la región de Nizanda, Istmo de Tehuantepec (Oaxaca), México. *Acta Botanica Mexicana*, 56:19-88.
- Pérez-García, E.A., J.A. Meave y J.A. Gallardo-Cruz (en prensa). Diversidad ? y diferenciación florística en un paisaje complejo del trópico estacionalmente seco del sur de México. In: *Diversidad Biológica: El Significado de Alfa, Beta y Gamma*. G. Halffter, J. Soberón, A. Meliá Blas y P. Koleff (Eds) Sociedad Entomológica Aragonesa y CONABIO, México, D.F.
- Seaby, R.M. y Henderson, P.A. 1999. *Community Analysis Package 1.2*. Pisces Conservation Ltd. Lymington.
- Silvertown, J.W. y J. Lovett Doust. 1995. *Introduction to Plant Population Biology*. Blackwell Science, Oxford.
- Swofford, D. L. 2002. *PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods)*. Version 4. Sinauer Associates, Sunderland.
- Terrazas, T y J.D. Mauseth. 2002. Shoot anatomy and Morphology. In: *Cacti. Biology and Uses*. Nobel, P.S. (Ed.) pp. 23-40, University of California Press, Los Angeles.
- Valiente Banuet, A. 1995. La ecología y los desiertos de México. *Universidad de México*, L (536-537):39-42.
- Vester, H.F.M. 2002. Modelos arquitectónicos en la flora arbórea de la península de Yucatán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 71:45-57.
- Wallace, R. y A. Gibson. 2002. Evolution and systematics. In: *Cacti. Biology and Uses*. Nobel, P.S. (Ed.) pp. 1-21, University of California Press, Los Angeles.
- Zavala, J.A. 1986. *Introducción al Enfoque Multivariado en Estudio de Vegetación*. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, Xalapa.

Apéndice 1. Matriz de datos morfológicos y arquitectónicos para las especies estudiadas.

Especie\Carácter	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29
<i>Pereskia lychnidiflora</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Acanthocereus tetragonus</i>	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1
<i>Cephalocereus nizandensis</i>	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0
<i>Epiphyllum phyllanthus</i>	1	1	0	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1
<i>Hylocereus undatus</i>	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1
<i>Mammillaria albilanata</i>	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	-	-	0	0	1	-	-	-	1	0	0	1	0
<i>Mammillaria voburnensis</i>	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	-	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1
<i>Melocactus ruestii</i>	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	-	0	0	1	-	-	-	1	0	0	1	0
<i>Neobuxbaumia scoparia</i>	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0
<i>Nopalea karwinskiana</i>	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Nyctocereus oaxacensis</i>	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Opuntia puberula</i>	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	-	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Pachycereus pecten-aboriginum</i>	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0
<i>Peniocereus fosterianus</i>	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0
<i>Pereskiaopsis kellermanii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pilosocereus collinsii</i>	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0
<i>Rhipsalis baccifera</i>	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Selenicereus coniflorus</i>	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1
<i>Selenicereus testudo</i>	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1

Carácteres:

- | | | |
|---|--|--|
| 1) Ubicación de las raíces | 12) Gloquidios | 21) Presencia de ramificaciones |
| 2) Mantenimiento de la raíz primaria como principal | 13) Espinas formando una red | 22) Ramificación aleatoria |
| 3) Suculencia en las raíces | 14) Hojas | 23) Tipo de crecimiento de las ramas |
| 4) Suculencia en el tallo | 15) Filotaxia dística | 24) Orientación del crecimiento de las ramas |
| 5) Pérdida senil de la suculencia | 16) Rearreglo de la filotaxia en los tejidos seniles | 25) Longitud de los ejes principales de la planta menor de 50 cm |
| 6) Tallo esférico | 17) Disminución del número de costillas | 26) Forma trepadora |
| 7) Presentan cladodios | 18) Forma de crecimiento de los ejes de ramificación | 27) Crecimiento mediante módulos determinados |
| 8) Costillas | 19) Dominancia de un solo eje de crecimiento | 28) Reiteración general del crecimiento |
| 9) Podarios | 20) Orientación del crecimiento de los ejes principales de la planta | 29) Clonación regular |
| 10) Cefalio | | - = No aplica |
| 11) Espinas evidentes | | |