



CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS
DEL NOROESTE, S. C.

Programa de Estudios de Posgrado

BIOLOGÍA FLORAL Y ESTRUCTURA POBLACIONAL DE CARDÓN
[*Pachycereus pringlei* (S. Wats.) Britton & Rose (*Cactaceae*)]
EN EL COMITÁN, BAJA CALIFORNIA SUR.

T E S I S

Que para obtener el grado de

Maestro en Ciencias

Uso, Manejo y Preservación de los Recursos Naturales
(Orientación en Ecología de Zonas Áridas)

P r e s e n t a

Ing. Agr. Alfonso Medel Narváez

La Paz, B.C.S., México, marzo del 2003.

COMITÉ TUTORIAL y REVISOR

Dr. José Luis León de la Luz
Director de Tesis
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste. La Paz, B. C. S.

Dr. Francisco Molina Frenaner
Asesor
Instituto de Ecología. Universidad Autónoma de México. Hermosillo, Son.

Dr. Ricardo Rodríguez Estrella
Asesor
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste. La Paz, B. C. S.

MIEMBROS DEL JURADO DE LA DEFENSA DE TESIS.

Dr. José Luis León de la Luz
Dr. Francisco Molina Frenaner
Dr. Ricardo Rodríguez Estrella
M. C. Aurora Breceda Solís Cámara

RESUMEN

El cardón (*Pachycereus pringlei*) es uno de los vegetales característicos de la región sur del Desierto Sonorense. Esta cactácea columnar-arborescente ha sido objeto de investigaciones tendientes a conocer aspectos biológicos y polínicos, tomando como modelo poblaciones del límite norte de su distribución natural, en la costa del estado de Sonora. En esta investigación se aborda la misma temática en poblaciones Sudcalifornianas, casi en el límite sur de su distribución natural donde las condiciones ecológicas son un tanto diferentes a las ya estudiadas.

Los objetivos fueron describir procesos biológicos importantes llevados a cabo durante la fase reproductiva del cardón y determinar la estructura poblacional presente, estimando la frecuencia relativa de sexos además de la productividad floral. Esta investigación se llevó a cabo en 1.5 ha de terreno en El Comitán, cerca de la ciudad de La Paz, durante el año 2002.

Datos demográficos de la especie indican una densidad poblacional 288 ind/ha, de los cuales solo 32.4 % se consideran maduros o con posibilidades de participar en la reproducción de la especie, el resto de los individuos comprenden plántulas, juveniles e inmaduros. Al definir la estructura poblacional, se determinó que existen grupos de individuos compartiendo características morfológicas en común, diferenciándose entre ellos por la altura, ramificación y madurez. Se determinó que la población cuenta con 783 brazos/ha, de los cuales el 34.3 % son maduros, 45.2 inmaduros y 20.4 presentan algún daño físico.

Se determinó que para el año de estudio el 37.1 % de los individuos son masculinos, 36.4 % son femeninos 2.9 % son hermafroditas y el 23.6 % son individuos que se encontraban en Alternancia de Producción. Considerando a la población como trióica, formando parte de un patrón latitudinal descrito para la Península de Baja California.

Al determinar la expresión sexual de los cardones se diagnosticó un grupo de individuos con características florales distintas a masculinas femeninas y hermafroditas, fueron llamadas Hermafroditas con Esterilidad Parcial Femenina (HEPF). De los cardones que florecieron en el área de estudio el 29 % corresponde a esta nueva expresión sexual, superando al 19.6 de los propiamente masculinos. Sin embargo los individuos HEPF fueron considerados masculinos dada la funcionalidad determinada en sus flores.

La producción promedio de estructuras florales en una hectárea por temporada fue de 17826 botones, 4285 flores y 1222 frutos. Indistintamente de la expresión sexual de las flores se produjo 1.9 ± 0.34 ml de néctar por flor, siendo las flores femeninas las que producen menos que el resto de las expresiones sexuales. De la misma manera se observó que las flores femeninas son más pequeñas y ligeras que el resto. En el néctar se determinó una producción de 43.67 g/ml de carbohidratos totales, 64 % corresponde a la glucosa, 29.2 a la sacarosa, 5.4 a carbohidratos no determinados y 1.1 a fructosa, además se detectó 0.27 mg/ml de proteínas. No hubo diferencias significativas en el contenido de carbohidratos entre sexo.

Las flores de cardón tienen una preferencia por generar botones y flores en la cara este-sur-oeste de los brazos, mientras que la formación de frutos alrededor del brazo fue uniforme. Se observó que del total de botones producidos, solo el 24 % alcanza la condición de flor y el 0.07 % pasa a fruto (28.5 % de las flores). Durante el año 2002 el periodo de brotación fue del 20 de Marzo al 19 de Mayo, el de la floración del 4 de Mayo al 8 de julio y el de la fructificación del 9 de Mayo al 22 de agosto, presentando un periodo reproductivo de 160 días.

Tratamientos de polinización en flores femeninas indican que esta especie no tiene la capacidad de reproducirse por apomixis, requiriendo necesariamente la fecundación de sus óvulos. En flores hermafroditas se comprobó que la especie puede ser auto-compatible.

El murciélago nectarífero (*Leptonictoris curasoae*) es considerado en otras poblaciones como el principal polinizador de la especie, sin embargo durante la temporada reproductiva en esta región no fue significativa su presencia, en cambio se observó que otros visitantes que pueden sustituir la función polinizadora del murciélago, entre ellos los más principales fueron la paloma de alas blancas (*Zenaida asiatica*) visitando en promedio 31 flores por 3 horas diarias, y el pájaro carpintero (*Melanerpes uropigialis*) visitando en promedio 24.5 flores en el mismo periodo de tiempo en una hectárea aproximadamente. Se observó que la abeja melífera (*Apis mellifera*) al ingresar a las flores puede co-participar en el proceso de polinización de la especie.

Palabras clave: *Pachycereus pringlei*, biología floral, alternancia de producción, estructura poblacional, frecuencia relativa de sexos, orientación floral, néctar, visitantes florales.

Dr. José Luis León de la Luz

Director de Tesis

ABSTRACT

The cardon (*Pachycereus pringlei*) is one of the characteristic plants of Southern Sonoran Desert. This columnar cactus has been object of investigations, mainly about its biological and pollination aspects, on populations at the northern limits of its natural distribution, in the coast of Sonora State. The thematic on this research is approached in the same way, but the population studied, is located at the southern limits of its natural distribution, Baja California, where the ecological conditions somehow differ from the ones already studied.

The objective was to describe important biological processes that take place during the reproductive phase of the cardon, and to determine the present population structure and the relative frequency of sexes in addition to the floral productivity. This investigation was carried out in 1.5 ha of desert in El Comitán, near La Paz city, during 2002.

Demographic data of the specie indicates a population density of 288 ind/ha, only 32.4 % is considered mature or with possibilities to participate in the reproduction of the species, the rest of the individuals include seedling, young and immature plants. With the structural characterization, there were assessed groups of individuals that share morphological characteristics in common, being different from the others, with respect to the height, ramification and maturity. An average of 783 arms/ha was counted, from which 34.3 % were mature, 45.2 % immature and 20.4 % present physical damage.

In 2002 37.1 % of the mature individuals were males, 36.4 % females 2.9 % hermaphrodites and 23.6 % were individuals that were in alternate production (the sampling year did not bloom). The population was considered trioecious, this finding agrees with the latitudinal pattern described for the Peninsula of Baja California.

When determining the sexual expression of the cardons, a group of individuals with floral characteristics different from male, female and hermaphrodites was found, they were named Hermaphrodites with Female Partial Sterility (HFME). From the total of cardons flowering in the study area, 29 % corresponds to this new sexual expression (HFME) surpassing the 19.6 % that males present. Nevertheless HFME individuals were considered masculine given the male functionality of their flowers.

The average production of reproductive structures in one hectare by season was: 17826 buds, 4285 flowers and 1222 fruits. The production of nectar per flower was 1.9 ± 0.34 mm, without significant differences between the sexual expressions, being the production of female flowers less. In the same way, it was observed that the female flowers were smaller and lighter than the rest of the sexual expressions. From the analysis for the contents of nectar, a total of 43.67 g/ml carbohydrates was found, from which 64 % corresponds to glucose, 29.2 % to sacarosa, 5.4 % was not determined and 1.1% fructose, in addition 0.27mg/ml of proteins was detected. There were no significant differences in the carbohydrate contents between sexes.

The production of buds and flowers in the east-south-west orientation of the arms was greater than in other orientations, whereas the formation of fruits was uniform around the arm. From the total of buds produced, only 24 % mature to open flowers and 0.07 % set fruit (28,5 % of the flowers). During the year of study, the plants began to bloom from March 20 to May 19, open flowers were found from May 4 to July 8 and the fructification period was from May 9 to August 22, having a reproductive period of 160 days.

Treatments of pollination on female flowers indicate that this species does not have the capacity to reproduce itself by apomixis, necessarily they require the fertilization of the ovary. In hermaphrodite flowers it was verified that the species could be self-compatible.

The nectar long-nose bat (*Leptonicteris curasoae*) is considered the main pollinator of the species in other populations, nevertheless in this region during the reproductive season its presence was not significant. However there were many other visitors that can replace the pollination function of the bat, among them the main visitor to the flowers was the white winged dove (*Zenaida asiatica*) with a visiting average of 31 flowers per 3 hours daily in approximately one hectare, and the woodpecker (*Melanerpes uropigialis*) with an average of 24.5 visits. Also, the mellifera bee (*Apis mellifera*) was observed entering the flowers and with the observations made, it can co-participate in the process of pollination of the cardon.

Key words: *Pachycereus pringlei*, floral biology, Alternation of Production, population structure, relative frequency of sex, floral orientation, nectar, floral visitors.

Dr. José Luis León de la Luz

Director de Tesis

DEDICATORIA

A David Fernando R. L.

Por enseñar a valorar la vida y demostrar que solo hay una.

AGRADECIMIENTOS

A las autoridades de la Dirección de Posgrado del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste por darme la oportunidad de ingresar al programa de maestría.

A Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por el apoyo otorgado a través de la beca-crédito con registro 158498. Así mismo, al apoyo económico del proyecto sobre diagnóstico ambiental en comunidades vegetales de Baja California Sur clave GEA-19 del CIBNOR.

A los integrantes de mi comité tutorial: Dr. José Luis León de la Luz por su valiosa conducción, al Dr. Francisco Molina Frenaner por sus recomendaciones y guía para la realización de este trabajo y al Dr. Ricardo Rodríguez Estrella por darle forma a mis ideas, a ellos por compartirme su conocimiento.

Al personal del laboratorio de Botánica que me auxiliaron, en el trabajo de campo: Sr. Francisco Cota C., Miguel Domínguez L. y especialmente al M. C. Reymundo Domínguez por amistad y acertadas sugerencias.

A los técnicos que laboran en el laboratorio de Histología e Histoquímica por apoyo en cortes histológicos y del laboratorio de Bioquímica fisiológica por el apoyo en la determinación de carbohidratos.

A las personas que perdieron un rato de sueño por apoyarme en el trabajo de campo nocturno, en particular a Crystian Sadiel en evaluación de néctar, Roxana Rodríguez, J. Manuel Lobato, Anahí y Mayra en las evaluaciones de murciélagos.

Al personal del Laboratorio de cómputo de posgrado por las facilidades otorgadas durante la maestría.

A los profesores que me formaron durante mi estancia en la maestría.

Al Dr. Troyo por gestionar apoyo económico durante mis primeras estancias en el CIBNOR. A Edgar Rueda por proporcionarme vivienda en épocas económicamente difíciles.

A los compañeros y amigos de la tercera y cuarta generación por haberme hecho pasar momentos especiales desde que los conocí.

A mis padres por darme la libertad de elegir el camino que me he forjado, a mis hermanos Jairo D. y Norma por estar siempre al pendiente de mí.

A Blanca E. Romero por ser mi brazo derecho desde que la conocí.

Lamento omitir a muchas personas pero a estas alturas mi mente esta saturada, sin embargo a todos los que me brindaron una sonrisa, muchas gracias.

CONTENIDO

Capítulo	Tema	Página
I	INTRODUCCIÓN.....	1
II	ANTECEDENTES.....	4
2.1	Especie de estudio.....	4
2.2	Estructura poblacional.....	6
2.3	Sexualidad del cardón.....	7
2.4	Productividad de néctar.....	9
2.5	Biología polínica.....	11
2.6	Polinizadores.....	13
III	JUSTIFICACIÓN.....	15
IV	OBJETIVOS.....	16
V	HIPÓTESIS.....	16
VI	MÉTODOS.....	18
6.1	Características del área de estudio.....	18
6.1.1	Localización.....	18
6.1.2	Clima.....	19
6.1.3	Vegetación.....	20
6.1.4	Suelo.....	21
6.1.5	Avifauna regional.....	21
6.1.6	Delimitación del área de estudio.....	22
6.2	Clasificación de la población.....	22
6.3	Determinación de expresiones sexuales.....	23
6.4	Características florales.....	25
6.5	Fenología reproductiva.....	26
6.6	Producción de estructuras florales.....	27
6.7	Cuantificación de néctar y carbohidratos.....	27
6.8	Orientación floral.....	28
6.9	Tratamientos de emasculación y polinización.....	28
6.10	Visitantes florales y patrón de visitas.....	29
VII	RESULTADOS.....	31
7.1	Caracterización y estructura poblacional.....	31
7.2	Expresión sexual HEPF.....	35
7.3	Frecuencia relativa de sexos.....	36
7.4	Alternancia de producción.....	37

Capítulo	Tema	Página
7.5	Morfología floral.....	39
7.6	Fenología reproductiva.....	42
7.7	Productividad floral.....	44
7.8	Recursos nutrimentales.....	45
7.9	Análisis químico del néctar.....	48
7.10	Orientación floral.....	51
7.11	Apomixis y polinización en el cardón.....	54
7.12	Observación de visitantes florales.....	54
7.12.1	Visitantes nocturnos.....	54
7.12.2	Visitantes diurnos.....	56
7.12.3	Comportamiento de aves.....	57
7.13	Conteo de polinizadores.....	59
VII	DISCUSIÓN.....	61
8.1	Estructura poblacional.....	61
8.2	Funcionalidad de individuos HEPF.....	62
8.3	Alternancia de producción.....	63
8.4	Frecuencia relativa de sexos.....	64
8.5	Morfometría floral.....	65
8.6	Fenología de estados florales.....	66
8.7	Productividad floral.....	67
8.8	Recompensas florales.....	67
8.9	Orientación floral.....	71
8.10	Visitantes florales.....	72
IX	CONCLUSIONES.....	75
X	BIBLIOGRAFÍA.....	80

LISTA DE TABLAS

Tabla	Título	Página
1	Diferentes síndromes florales presentado en flores.....	12
2	Especies dominantes en la comunidad del Matorral Sarcocaula de El Comitán...	21
3	Estructura poblacional determinada por 11 etapas de crecimiento, evaluadas por atributos morfológicos.....	33
4	Número de brazos y sus porcentajes correspondientes en 1 ha.....	34
5	Grupos sexuales compartiendo promedios significativamente iguales dentro de las características florales evaluadas en cardones de El Comitán, B. C. S.....	41
6	Capacidad promedio de producción de estructuras florales, néctar carbohidratos y proteínas en cardón de El Comitán, durante un temporada reproductiva.....	51
7	Azimuths de incidencia de rayos solares en brazos del cardón durante los 3 estados en el periodo reproductivo.....	54
8	Promedio diario de flores visitadas por diferentes aves observadas en el cardón en el área de estudio.....	60

LISTA DE FIGURAS

Figura	Título	Página
1	Apariencia morfológica del cardón en poblaciones cercanas a la Cd. De La Paz, B. C. S.....	5
2	Localización del área de estudio.....	18
3	Diagrama ombrotérmico de La Paz, B. C. S.....	19
4	Parámetros florales considerados para determinar relaciones morfométricas entre expresiones sexuales.....	26
5	Frecuencia de individuos por clases de 0.25 m de altura en una parcela de 1.5 ha en El Comitán, B. C. S.....	31
6	Relación ramificación - madurez en cardones presentes en la población.....	34
7	Morfología ovárica para flores de cada expresión sexual.....	35
8	Frecuencia relativa de sexos en cardones que florecieron en el año 2002	37
9	Frecuencia relativa de sexos en cardones productivos considerando individuos en AP.	38
10	Frecuencia relativa de sexos de la población de El Comitán, integrando la funcionalidad HEPF dentro de la proporción masculina.....	39
11	Valores promedio de las características florales en las diferentes expresiones sexuales presentadas en la población.....	40
12	Estados fenológicos del cardón en para el año 2002.....	43
13	Condiciones climáticas prevalecientes durante las diferentes etapas del periodo reproductivo del cardón en para el año 2002 en El Comitán, B. C. S.....	44
14	Flujo de producción de estructuras florales en El Comitán, durante el año 2000.	45
15	Producción acumulativa de néctar durante una noche en las cuatro expresiones sexuales.....	46
16	Producción de néctar en flores de cuatro expresiones sexuales del cardón a lo largo de 16 horas de antésis.....	47
17	Proporción de los principales carbohidratos determinados en el néctar.....	49
18	Contenido total de carbohidratos por expresión sexual.....	50
19	Porcentajes de brotación, floración y fructificación en los brazos de cardón respecto al azimut que se generaron.....	52, 53
20	Tasa diaria de flores visitadas por aves a lo largo de 2:30 horas de observación en 1.1 ha.....	60

LISTA DE ABREVIATURAS

- AP** Alternancia de Producción.
- HEPF** Hermafrodita con Esterilidad Parcial Femenina
- OTU** Unidad Taxonómica Operacional. Se refiere al caracterizar a una especie hipotética cuando aun no es determinada.

GLOSARIO

- Apomixis: También llamada agamosperma, es un tipo de reproducción asexual que realizan algunos vegetales donde no participa la expresión masculina
- Brácteas: En botánica, cualquier órgano foliáceo situado en la proximidad de la flor
- Brazo maduro: En el caso de cardón, crecimiento vegetativo mayor de medio metro con capacidad de generar flores.
- Cámara nectarífera: Comúnmente llamado nectario, sitio dentro de la flor que secreta néctar.
- Cámara ovárica: Comúnmente llamado ovario, constituye la parte basal del pistilo, envuelve a los ovarios.
- Dehiscencia: Apertura espontánea que experimentan los frutos para dejar salir las semillas.
- Emasculación: Técnica que consiste eliminar las anteras para varios fines experimentales, una de sus aplicaciones es determinar si una especie es capaz de reproducirse vía apomixis
- Estados florales: En el caso de esta investigación son los tiempos definidos por la presencia de estructuras florales a lo largo del periodo reproductivo
- Estilo: Parte superior del pistilo prolongada en forma de estilete que termina en los estigmas.
- Estigma: Porción apical del estilo de forma variada, provista a menudo de papilas, la cual rezuma en muchos casos un líquido azucarado y pegajoso. Retiene el polen y permite su germinación.
- Estructura floral: En esta investigación se refiere a las estructuras que nacen de las areolas reproductivas y que dependiendo de sus funciones fisiológicas se diferencian en botón floral, flor y fruto
- Etapas de desarrollo: Periodos de crecimiento de un individuo desde que germina la semilla hasta la muerte del individuo
- Expresión sexual: Sexo referido a una flor, expresada por ausencia/presencia de polen y/o óvulos.
- Funículo: Filamentos que unen a los óvulos de la placenta del ovario.
- Individuo reproductivo: En el caso de cardón, es un individuo que presenta por lo menos un brazo maduro.
- Nectarios extraflorales: Cualquier órgano en una planta capaz de segregar néctar fuera de la flor.
- Perianto: Envoltura floral compuesta por sépalos y pétalos, usado especialmente en cactáceas donde esas piezas florales no pueden distinguirse unas de otras debido a una disposición helicoidal, llamándose ambas piezas tépalos.
- Pulpa arilosa: Excrecencia que se forma en la superficie de la semilla o en el extremo del funículo.
- Síndrome floral: Características funcionales y morfológicas que experimenta la flor para hacer más eficiente el proceso de polinización.
- Tubo receptacular: Parte cilíndrica y hueca formada por la correspondencia de las bases de los segmentos del perianto

I. INTRODUCCIÓN

El cardón (*Pachycereus pringlei*) es una cactácea columnar-arborescente de larga vida (Vasek, 1980) que ocupa una amplia superficie dentro de la provincia biótica del Desierto Sonorense, presentándose en varias condiciones ambientales (Wiggins, 1980; Shreve y Wiggins, 1964). El cardón es una cactácea emblemática de la vegetación de regiones áridas tanto en la región sur del Desierto Sonorense como en la península de Baja California (Shreve y Wiggins, 1964). Domina el paisaje ofreciendo alimento, agua y refugio para la fauna entre otros (Tuttle, 1991).

El cardón como muchas otras plantas se reproducen por medio de semillas requiriendo condiciones ecológicas específicas para la generación de frutos (León de la Luz y Valiente Banuet, 1994). Estos aspectos han sido retomados desde el punto de vista biológico y ecológico, donde la funcionalidad de la flor y el papel de ciertos agentes polinizadores y dispersores de semillas han sido el principal objetivo a documentar (Nassar *et al.*, 1997; Fleming *et al.*, 1996; Sahley, 1996; Valiente Banuet *et al.*, 1997; Molina Freaner, *et al.*, en prensa -b).

Las cactáceas columnares son frecuentadas por gran cantidad de visitantes florales (Schmidt y Buchmann, 1986; Sahley, 1996; MacGregor *et al.*, 1962; Nassar *et al.*, 1997) y se ha reportado que el pequeño murciélago nariz-largo *Leptonycteris curasoae* es el polinizador por excelencia para los cardonales presentes en el estado de Sonora, no obstante existen otros visitantes florales, que contribuyen con dicho proceso (Fleming, 1989;

Valiente Banuet *et al.*, 1997; Molina *et al.*, en prensa -b). El síndrome quiropterófilo (polinización por murciélagos) presentado en las flores de esta cactácea columnar, es un rasgo evolutivo que comprueba una estrecha relación entre el proceso de polinización por estos mamíferos y el cardón (Howell, 1974; Fleming, 1989).

Hasta el momento no se conocen estudios que comprueben el proceso polínico del murciélago en cardones presentes en la península y en específico en su límite austral, aunque observaciones exploratorias en el campo (no documentadas) avalan la ausencia de este agente polinizador durante la etapa reproductiva del cardón. Se ha detectado la presencia de algunas aves residentes y migratorias (Anguiano, 1996) además de la abeja melífera (*Apis mellifera*) que actúan en otras localidades como co-participantes en la formación de frutos y semillas de esta especie (Molina *et al.*, en prensa -b; Fleming *et al.* 1996).

En Sonora y Arizona se ha demostrado que aves e insectos juegan un papel importante como polinizadores del sahuaro, especie que comparte al igual que el cardón el síndrome de polinización quiropterófilo (Schmidt y Buchmann, 1986; McGregor *et al.*, 1962; Fleming *et al.*, 1996) sugiriendo que también el cardón presente generalidad para ser polinizado alternativamente por otros agentes además de los murciélagos (Fleming *et al.*, 1996).

La morfología externa de las especies de la tribu Pachycereae presenta particularidades según la región donde se presenta influenciado por diferentes condiciones climáticas, y se expresa principalmente en la longitud del tallo y grado de ramificación (Cornejo and

Simpson, 1997; Niklas, 1986). La ramificación del cardón es una condición de importancia en la determinación del nivel de producción de estructuras florales ya que ayuda a estimar a partir del número de flores y frutos la producción de recursos alimenticios que aporta a la fauna de la región donde se establezca (Parker, 1989).

Se ha documentado que el cardón presenta una preferencia a generar flores en la cara este-sur-oeste de los brazos (Tinoco Ojanguren y Molina Frenner, 2000) no obstante la orientación de los botones y frutos aun no ha sido determinada.

La biología floral se ha estudiado en varias cactáceas y suculentas de zonas desérticas. Los objetivos principales han sido determinar las características y factores que intervienen en las etapas más importantes y críticas en la perpetuación de la especie, la polinización, la fructificación y la dispersión de frutos y semillas (Fleming *et al.*, 1994; 1996; Schmidt y Buchmann, 1986; Slauson, 2000, León de la Luz y Domínguez Cadena, 1991; León de la Luz y Valiente Banuet, 1994; Valiente Banuet, 1991).

Este trabajo pretende dilucidar la participación del cardón en este sistema desértico, contribuyendo en un uso, manejo y preservación adecuado de la especie.

II. ANTECEDENTES

2.1 Especie de estudio

Pachycereus pringlei se ha caracterizado como un cactus de forma de vida columnar-arborescente que habita y domina fisonómicamente el paisaje en la región sur del desierto Sonorense (Bravo Hollis, 1978) desde el nivel del mar hasta 950 m. de altura. Las poblaciones que se distribuyen en el estado de Sonora crecen desde la costa en una franja de 50 a 75 km., mientras que en la península de Baja California se localizan desde la Región del Cabo (22°54'N) hasta la latitud 31°N. También se encuentra representada prácticamente en todas las islas del Golfo de California. En general crece en áreas en donde la estación caliente presenta lluvias predominantes, sin embargo algunas poblaciones ocupan áreas en donde se presentan lluvias invernales predominantes (Turner *et al.*, 1995).

P. pringlei es conocido en la península de Baja California como cardón pelón, presenta un tronco leñoso bien definido (Bravo Hollis, 1978) que puede alcanzar alturas de 18 m, puede formar densas poblaciones en terrenos aluviales denominadas “cardonales” (Figura 1). Sus flores aparecen entre Marzo y Julio (Moran, 1968) se desarrollan en el vértice de las costillas a lo largo de 1 a 1.5 m a partir del ápice de los brazos; preferentemente se generan en las costillas del este, sur y oeste (Tinoco Ojanguren y Molina Frenner, 2000).



Figura 1. Apariencia morfológica del cardón en poblaciones cercanas a la Cd. De La Paz, B. C. S.

Sus frutos (entre 5 y 7 cm de diámetro) son globosos color amarillo cubierto por fieltro y cerdas parecidas a espinas, posterior a su dehiscencia caen al suelo (Bravo Hollis, 1978; Turner *et al.*, 1995). Cuando aun se conserva unido a la planta, las aves y murciélagos son los principales consumidores de semillas y pulpa. Las semillas están inmersas en una pulpa arilosa la cual es el producto del desarrollo del funículo (León de la Luz y Valiente Banuet, 1994).

El cardón como otras cactáceas columnares se distinguen por una temporada relativamente larga de floración que se prolongo por 10 semanas en poblaciones Sonorenses, teniendo una intensidad variable que generalmente comprende del 25 de marzo y el 5 de mayo (Fleming *et al.*, 1996; 2001). A escala individual los períodos son más estrechos, es decir que a escala poblacional lo que se observa es la sucesión y sobreposición de los períodos

individuales. La fructificación ocurre en los meses de Mayo a Junio, concordando con la presencia de la estación mas seca, por lo que hace de él un recurso altamente energético y nutritivo para la fauna de la comunidad, cuando la obtención de recursos es limitada (Tuttle, 1991).

Dada su amplia distribución geográfica, las poblaciones están expuestas a condiciones climáticas y edáficas contrastantes que generan una considerable variación en el tamaño de los individuos, número y longitud de brazos, constricciones en los brazos, vigor aparente de los individuos, entre otras (Cornejo and Simpson, 1997). Es objeto de discusión si estas pudieran ser expresiones de razas geográficas, cuyo esclarecimiento es del dominio de los taxónomos o bien es producto de la interacción con la fauna (Moran, 1968; Gibson y Nobel, 1986; Bravo Hollis, 1978; Turner *et al.*, 1995; Fleming *et al.*, 1996).

2.2 Estructura Poblacional

La estructura poblacional puede ser descrita en base a variables que definen la conformación de una población en un momento dado (Ramírez y Arroyo, 1990). Los parámetros que se toman en cuenta para efectuar dicha caracterización son entre otras el sexo y la edad de los individuos, en vegetales superiores ocasionalmente se consideran la altura o el diámetro basal (Harper y White, 1974; Ramírez y Arroyo, 1990). En especies que no generan anillos de crecimiento, la edad puede ser estimada a través de la cuantificación de otros parámetros morfológicos. El más recurrido ha sido hasta el

momento la caracterización en clases de tamaño (Parker, 1989; Hartshorn, 1975; Silva Pereyra, 1996; Yeaton *et al.*, 1980).

Parker (1989) haciendo uso de la clasificación de alturas, logró determinar la estructura poblacional de *Lophocereus schottii* en la parte norte del desierto Sonorense, a través de histogramas mostró que existen ciertas clases dominantes en varios sitios de muestreo. El grado de productividad de frutos y madurez de ciertas cactáceas depende de la altura de la planta (Parker, 1989; Schmidt y Buchman, 1986). A lo largo de la distribución geográfica del cardón se pueden encontrar variaciones morfológicas propias de cada localidad (Cornejo and Simpson, 1997) por lo que la edad en cardones no ha sido fielmente esclarecida.

2.3 Sexualidad del cardón

El cardón es una especie que presenta trimorfismo sexual, caracterizado por exhibir individuos femeninos, hermafroditas y masculinos (Molina Freaner *et al.*, en prensa -b) los cuales generan una diversidad de sistemas reproductivos. Cuando estas tres expresiones sexuales se presentan en una misma población el sistema de reproducción se considera trióico, mientras que en ausencia de la expresión hermafrodita el sistema se considera dioico (Molina Freaner *et al.*, en prensa -b). Fleming *et al.* (1994) mencionan que al coexistir en una población plantas hermafroditas y femeninas el sistema es considerado ginodióico, mientras que en ausencia de la expresión femenina el sistema es androdióico. La condición trióica en esta especie, presenta un gran interés por los investigadores al ser

considerado una característica clave en la evolución del sistema reproductivo en los vegetales (Murawski *et al.*, 1994; Charlesworth and Charlesworth, 1978).

Fleming *et al.* (1998) concluyeron que en áreas con sistemas trióicos la densidad de murciélagos polinizadores es alta, aspecto que relacionan con el alto flujo de polen entre la población, mientras que en sitios con bajas densidades de esos activos polinizadores, la proporción de individuos de sexo masculino es sensiblemente reducido, de modo que la población se comporta como ginodióica. Mientras que Molina Freaner *et al.* (en prensa -b) proponen que la abundancia de murciélagos no afecta la proporción de sexos.

Las flores de las cactáceas aún cuando son perfectas, generalmente no son auto-incompatibles, requiriendo el intercambio del polen de una flor de una planta a otra para permitir la fecundación y la formación de semillas viables (León de la Luz y Valiente Banuet, 1994). No obstante Fleming *et al.* (1994) y Molina Freaner *et al.* (en prensa -a) han demostrado que el cardón presenta auto-compatibilidad.

El estudio de la sexualidad en cactáceas es un área científica poco estudiada, encontrando solo 3 especies como objeto de estudio (del Castillo, 1986; Molina Freaner *et al.*, en prensa -a; Murawski *et al.*, 1994; Fleming *et al.*, 1994). En parte se debe a que los esfuerzos encaminados a conocer a las especies de esta familia han sido predominantemente dirigidos hacia los problemas taxonómicos y de conservación, soslayando los enfoques relacionados a su reproducción y polinización (Anderson, 2002; Bravo Hollis, 1978; Bravo Hollis y Sánchez Mejorada, 1991)

2.4 Productividad de Néctar

El néctar es una sustancia rica en carbohidratos producido en la mayoría de las flores a través de glándulas secretoras como atrayente funcionando como posible recompensa por ser polinizadas (Proctor *et al.*, 1996). Provee agua y carbohidratos constituido principalmente de glucosa, fructosa y sacarosa, y otros elementos, como calcio (Baker *et al.*, 1983; Proctor *et al.*, 1996; Freeman *et al.*, 1991; Baker *et al.*, 1998).

Su origen se concentra básicamente en los conductos del floema, los cuales se dirigen a los nectarios que pueden encontrarse dentro y fuera de la flor, denominándose en este último caso nectarios extraflorales (Koning, 1994). Zimmerman (1988) menciona que son los polinizadores los que tienden a cambiar sus hábitos alimenticios de acuerdo a la disponibilidad del recurso.

Cada especie vegetal presenta patrones característicos de producción de néctar, incluso siendo taxonómicamente afines (Proctor *et al.*, 1996). Las flores de algunas cactáceas columnares tienen la particularidad de producir grandes cantidades de polen y néctar debido a su relativo gran tamaño (Scogin, 1985) en algunas de ellas se han realizado estudios enfocados a determinar patrones de producción de néctar y tasa de visita de polinizadores (Scogin, 1985; Casas *et al.*, 1999; Valiente Banuet *et al.*, 1997; Schmidt y Buchmann, 1986; De Viana, 2000; Fleming *et al.*, 1996). Ciertas cactáceas presentan un periodo de antésis nocturno donde la secreción de néctar se realiza desde la apertura de la flor, aunque la producción no es constante y su contenido energético puede variar de acuerdo a la hora (Fleming *et al.*, 1996). El cardón en Sonora, llega a producir por flor por noche la cantidad

de 1.98 ml en promedio, superando la producción de 1.7 ml correspondiente a la pitaya dulce (Fleming *et. al.*, 1996).

Se estima que la cantidad de néctar producida por una planta de saguaro (295 flores promedio) por noche es de 4.3 ml, alcanzando su máxima producción hasta 6 horas después de iniciada la antésis, este relativo retraso sugiere una respuesta positiva para los polinizadores diurnos (Schmidt y Buchmann, 1986). La concentración de compuestos orgánicos en el néctar y polen dependerá mucho de la especie pero en general Proctor *et al.* (1996) mencionan que del 15 al 75 % del néctar son carbohidratos y del 16 a 30 % del polen son proteínas.

Se ha observado una relación entre los constituyentes y volumen del néctar con los requerimientos energéticos de sus potenciales polinizadores (Pyke and Waser, 1981; Piercival, 1974; Scogin, 1985; Petit, 1997; Howe y Westley, 1997). Este aspecto constituye parte del llamado síndrome de polinización, concepto relativo al conjunto de características florales que presentan las plantas para ser polinizadas por un grupo específico de visitantes, o incluso por el viento o agua.

Scogin (1985) relacionó la concentración de azúcares (glucosa, sacarosa y fructosa) el equivalente energético contenidas en el néctar y el tipo de polinizador que visita a 51 especies de cactáceas. No se encontraron diferencias significativas en la concentración de azúcares entre las especies visitadas por colibríes, palomillas y murciélagos, aunque las palomillas prefieren la sacarosa sobre las de glucosa y fructosa. Baker y Baker (1983)

mencionan que los murciélagos prefieren néctar constituido principalmente por glucosa y que el néctar con contenido balanceado de glucosas y sacarosas es preferido por el grupo de las aves.

2.5 Biología polínica

Mediante la polinización se permite la depositación de los granos de polen de las anteras en el estigma del pistilo. El grano de polen al entrar en contacto con la humedad del estigma se imbebe y comienza a germinar generando una estructura llamada tubo polínico, cada tubo generado termina en un óvulo, en el cual se lleva a cabo la fertilización, mediante el cual se forma un embrión que crece y madura dando lugar a la semilla (Proctor *et al.*, 1996).

La apomixis también conocida como agamosperma, es la habilidad de algunas plantas para reproducirse asexualmente a través de semillas (400 especies de angiospermas aproximadamente). El embrión de la semilla normalmente es el producto de la unión de los gametos femeninos y masculinos, en el caso de la apomixis el embrión se desarrolla sin la contribución del gameto masculino. El resultado es la producción de semillas con genes exclusivos de la madre, la planta que se desarrolle de esa semilla será idéntica a la planta madre (Vielle Calzada *et al.*, 1996).

En angiospermas existen varios tipos de polinización, denominadas de acuerdo al agente polinizador implicado, la primera distinción que se hace por medio de agentes abióticos y bióticos. El primer caso se encuentra la polinización anemófila, referente al viento como agente causal y la polinización hidrófila, donde el agua juega el papel de dispersión de

polen. La polinización biótica es la mas variada dado que depende del síndrome de polinización determinado a su vez por el grupo polinizador (Amela y Hoc, 1998; Baker *et al.*, 1998; Howe y Westley, 1997; Feinsinger, 1983). Existen así muchos tipos de síndromes de polinización dependiendo del grupo de agente que lo realiza (Tabla 1). En general, podría establecerse que estos síndromes representan un aspecto funcional de una comunidad.

Tabla 1. Diferentes síndromes de polinización presentado en flores (Proctor *et al.*, 1996; Amela y Hoc, 1998)

Síndrome	Agente
Ornitófilo	Aves
Quiropterófilo	Murciélagos
Melitófilo, Himenopterófilo	Abejas y avispas
Psicófilo	Mariposas
Esfingófilo, Palaenófilo	Palomilla y mariposas nocturnas
Cantarófilo, Coleopterófilo, Necrocoleopterófilo	Escarabajos
Mirmecófilo	Hormigas
Mastozoófilo	Mamíferos
Malacófilo	Caracoles y babosas
Miófilo, Sapromiófilo, Necromiófilo	Moscas

Las flores de la mayoría de las flores de cactáceas columnares presentan el síndrome de polinización por murciélagos que consiste en la apertura y disponibilidad de néctar y polen de cada flor sólo una noche y flores de colores claros, beige, amarillentos o sombreados de color verde o púrpura, aromáticas, robustas, con gran cantidad de néctar almacenado en la cámara y altas cantidades de polen (Proctor *et al.*, 1996). Las características de las flores con síndrome de polinización por aves distan radicalmente de las quiropterófilas, ya que presentan: apertura diurna o mayor apertura de flores en la mañana; flores tubulares o pendientes con colores vistosos o contrastantes, poco aromáticas; disponibilidad del néctar

por capilaridad, consistencia firme, filamentos del estambre unidos o rígidos, generalmente grandes y ovario protegido (Proctor *et al.*, 1996).

Se documenta que existen especies con sistemas de polinización generalista, que no se restringe a un solo tipo de polinizador (Fleming *et al.*, 2001) sugiriendo que existe un cambio gradual en el patrón de polinización en algunos vegetales, así las aves pueden llegar a polinizar flores con sistema de polinización quiropterófila.

2.6 Polinizadores

Los polinizadores han sido clasificados como legítimos e ilegítimos en función al grado en que contribuyen a la producción de semillas viables (Amela y Hoc, 1998). Basándose en investigaciones biológicas realizadas se ha demostrado la existencia de interacciones simbióticas entre dichos agentes y las plantas (Feinsinger, 1983; Holland y Fleming, 1999; Howell, 1974; Morgan, 2000) entre otros, se encuentra el caso de murciélagos y cactáceas columnares (Nassar *et al.*, 1997; Fleming *et al.*, 1996). Valiente Banuet *et al.* (1996 -a) realizaron un estudio en una región desértica en el centro de México donde existe una gran diversidad de cactáceas de la tribu *Pahycereae* proponiendo que los murciélagos son el principal agente para esa tribu, concluyendo que dicha relación simbiótica entre columnares y sus polinizadores es parte esencial de un ciclo ecológico de la región, proponiendo relaciones coevolutivas (Valiente Banuet *et al.*, 1996 -a).

Muchos trabajos encabezados por el Dr. Theodore Fleming (1989, 1991, 1994, 1996, 1998, 2000, 2001) se han enfocado a estudiar las relaciones mutualísticas de algunas cactáceas

con especies de la familia Quiroptedae, como agentes polinizadores, sus investigaciones han abarcado entre otras las cactáceas columnares del desierto Sonorense.

Las flores del cardón son visitadas por aves, insectos y pequeños mamíferos, a través de la exclusión de estos Fleming *et al.* (1996) proponen que el principal polinizador es el murciélago lengüilargo *Leptonycteris curasoae*. Tuttle (1991) y Fleming (2000) han mencionado que este murciélago migra por la parte oeste de la república Mexicana abarcando así una importante sección del Desierto Sonorense.

Fleming *et al.* (1998) realizaron un estudio enfocado a determinar los polinizadores de unas cactáceas en el desierto Sonorense, concentrando su esfuerzo en el suroeste del estado de Sonora. Su hipótesis menciona que la proporción relativa de sexos del cardón está determinada por la abundancia de polinizadores. No obstante esta hipótesis fue puesta a prueba por Molina Freaner *et al.* (en prensa -b) cuyos resultados no apoyan la hipótesis de que la distribución de sexos en el cardón se correlacione con la abundancia de murciélagos, pero si confirman la distribución latitudinal del sistema sexual de la planta.

III. JUSTIFICACIÓN

Dada la amplia distribución del cardón, procesos biológicos y ecológicos no han sido determinados para el total de sus poblaciones registradas, siendo la de El Comitán una de ellas. En esta área de estudio no se tiene registros de los agentes que visiten o polinizan al cardón. Sin embargo se espera sean las mismas especies documentadas para poblaciones de Sonora. Fenológicamente solo se a documentado el estado floral, desconociendo lo referente a la brotación y floración en esta especie.

La proporción relativa de sexos del cardón ha sido determinada para la mayoría de las poblaciones. No obstante, se pretende determinar dicha proporción para un área conocida y observar si se ajusta patrones ya establecidos. De la misma manera existen aspectos como la estructura poblacional que en cactáceas columnares no se ha determinado. Se ha observado que a lo largo de su distribución el cardón experimenta diferentes formas de crecimiento, las cuales hasta el momento no han sido documentadas, siendo este aspecto una aportación para el conocimiento y posible manejo de la especie.

IV. OBJETIVOS

- Describir la estructura poblacional del cardón en un área determinada.
- Describir la frecuencia relativa de sexos en la población de El Comitán.
- Determinar diferencias sexuales basándose en Morfometría floral.
- Determinar en el año de estudio las fechas fenológicas de la etapa reproductiva.
- Determinar la productividad de botones flores y frutos en la temporada reproductiva.
- Determinar las recompensas alimenticias que provee el cardón por ser polinizado.
- Determinar la orientación en los brazos de botones, flores y frutos.
- Describir visitantes florales durante la floración del cardón.
- Demostrar el papel de las aves en la polinización del cardón.

V. HIPÓTESIS

- Todos los cardones de la población presentan homogeneidad en sus alturas, número de brazos totales y productivos.
- La población de El Comitán presenta una frecuencia relativa de sexos no acorde con el diagnosticado para el resto de las poblaciones a lo largo de la Península de Baja California.
- Morfométricamente las flores de las diferentes expresiones sexuales son iguales.
- Los diferentes estados florales del cardón en El Comitán se presentan en las mismas fechas que en los cardones presentes en Sonora.
- El número de frutos formados es igual que el número de flores y botones del cual se formaron.

- No existe distinción entre sexos respecto a la producción de néctar y carbohidratos.
- En los brazos los botones, flores y frutos se generan uniformemente en los brazos.
- Las especies polinizadoras del cardón en El Comitán son las mismas que se presentan en cardones de Sonora.
- El murciélago nectarífero (*Leptonycteris curasoae*) es el principal polinizador del cardón en El Comitán.

VI. MÉTODOS

6.1 Características del área de estudio

6.1.1 Localización.

El área de estudio se ubica en el predio denominado El Comitán adyacente a la ensenada de Aripes, localizado a 12 km. al oeste de la ciudad de La Paz (Figura 2). Sus coordenadas geográficas generales son $24^{\circ}7'30''\text{N}$ y $110^{\circ}25'30''\text{W}$. El área se encuentra en la llanura aluvial denominada Valle del Carrizal-La Paz caracterizado por suelos arenosos profundos, con escasa pendiente, disectada por numerosos arroyos que conducen aguas broncas al término de lluvias copiosas (León de la Luz *et al.*, 1996).

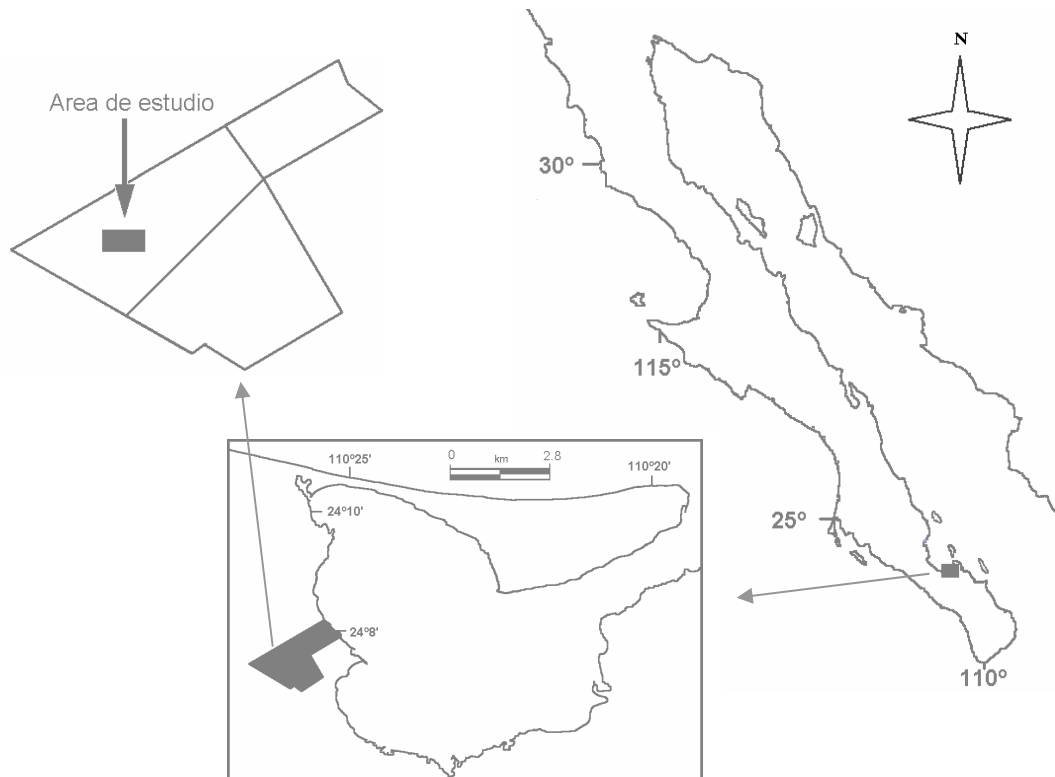


Figura 2. Localización del área de estudio

6.1.2 Clima

De acuerdo a García (1973) el clima de la región donde se ubica El Comitán, es del tipo BW(h')hw(e); muy árido, seco, cálido extremoso, con precipitación invernal superior al 10% del total anual. Enero y Julio presentan los rangos extremos de temperatura ambiental 14.8 °C mín. a 32.4 °C máx. respectivamente. La variación promedio de las temperaturas medias anuales presenta solo una diferencia de 2.8 °C. Los datos de la precipitación pluvial revelan niveles máximos de 424 mm anuales cuando existe presencia de huracanes o tormentas tropicales, y mínimos de 35 mm cuando no inciden dichos fenómenos meteorológicos, el promedio se ubica en alrededor de 180 mm. Según datos de la estación meteorológica más cercana al área de estudio (Figura 3) existen dos periodos húmedos, el periodo seco más importante corresponde de Marzo a Junio y el periodo mas importante de lluvias se encuentra en los meses de Agosto y Septiembre.

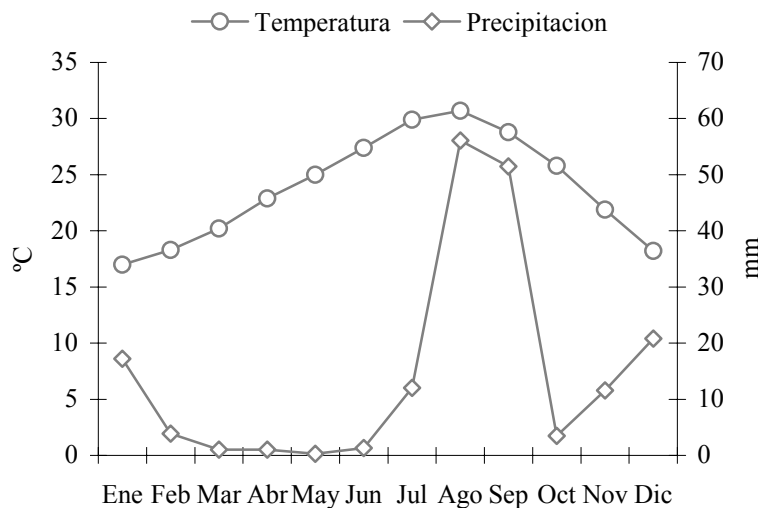


Figura 3. Diagrama ombrotérmico de La Paz, B. C. S. Datos de 1984 a 1999. CNA-INEGI

6.1.3 Vegetación

La comunidad vegetal representada en El Comitán es el Matorral Sarcocaula, presente en la mayor parte de la superficie de la región y mejor representada en las planicies aluviales (León de la Luz *et al.*, 2000). Este matorral está compuesto principalmente por algunas cactáceas columnares, además de arbustos que pueden o no presentar corteza exfoliante con tallos suculentos, la mayoría presenta hojas pequeñas. Shreve y Wiggings (1964) consideran a esta comunidad vegetal de filiación árida y tropical.

Fisonómicamente la vegetación de El Comitán es dominada por el cardón, por lo que la asociación vegetal puede ser designada como "cardonal". La Tabla 2 señala las especies cuantitativamente mejor representadas en el área de estudio (León de la Luz *et al.*, 1996). En este tipo de vegetación es notoria la agregación de vegetales de acuerdo al proceso del "nodricismo", descrito como la relación donde algunos leguminosas leñosas proveen de condiciones apropiadas para que las semillas de cactáceas y otras especies germinen y se desarrollen bajo el abrigo de su dosel hasta que sean autosuficientes (Franco y Nobel, 1989; Carrillo *et al.*, 1999, Suzan *et al.*, 1994,1996).

Tabla 2. Especies dominantes en la comunidad del Matorral Sarcocaula de El Comitán.

<i>Stenocereus gummosus</i>	<i>Stenocereus thurberi</i>
<i>Fouquieria diguetii</i>	<i>Ferocactus peninsulæ</i>
<i>Opuntia cholla</i>	<i>L. schottii</i> var. <i>australis</i>
<i>Prosopis articulata</i>	<i>Agave datylio</i>
<i>Jatropha cinerea</i>	<i>Phanlothamnus spinesens</i>
<i>Krameria paucifolia</i>	<i>Caesalpinia californica</i>
<i>Jatropha cuneata</i>	<i>Wilcoxia striata</i>
<i>Bursera microphylla</i>	<i>Pedilanthus macrocarpus</i>
<i>Atamisquea emarginata</i>	<i>Condalia globosa</i>
<i>Pachycereus pringlei</i>	<i>Melochia tomentosa</i>
<i>Olneya tesota</i>	<i>Cyrtocarpa edulis</i>
<i>Bursera epinnata</i>	<i>Colubrina glabran</i>
<i>Cercidium preacox</i>	<i>Ruellia peninsularis</i>

6.1.4 Suelo

El suelo del área de estudio se ha formado en tiempos recientes a partir de acarreos y depósitos aluviales. Su tipo se encuentra entre regosol eútrico y yermosol háplico, caracterizado por suelos poco profundos a someros, con capas claras que no se diferencian entre sí. La pendiente del terreno por ser de origen aluvial se presenta casi de manera horizontal, aunque es atravesado por un arrollo que permite el desagüe de la mayoría del área de estudio. Por ser en su mayoría suelo de depositación, la erosión hídrica después de una lluvia es común, aunque no se ha determinado el grado de erosión, se observa que existen montículos debajo de la vegetación que protegen al suelo, dejando un desnivel de suelo desnudo (INEGI, carta geológica y edáfica 1:1 000 000).

6.1.5 Avifauna regional

De la avifauna regional documentada hasta el momento se presenta el colibrí (*Calypte coste*) los carpinteros (*Melanerpes uropygilis*, *Colaptes auratus* y *Picoides scalaris*) el verdín (*Auriparus flaviceps*) el cuitracoche (*Campylorhynchus brunneicapillus*) la paloma

de alas blancas (*Zenaida asiática*) el lelo (*Myarchus cinerascens*) el guiribo (*Toxostoma cinereum*) la codorniz de california (*Callipepla californica*) el cardenal (*Cardinalis cardinalis*) el rascador (*Pipilo fuscus*) las perlitas (*Polioptila caerulea* y *P. Californica*) y el pájaro azul (*Aphelocoma coerulescens*) entre otros (Anguiano 1996).

6.1.6 Delimitación del área de estudio

Se eligió al azar una parcela de 1.5 ha la cual fue dividida para obtener 3 subparcelas de 50 x 100 (3 x 5,000 m²) dentro del predio El Comitán (Figura 3). Cada subparcela fue cuadrículada en unidades de 10 x 10 m por medio de estacas y cordel. En un extremo del área se asignó un punto de referencia con coordenadas (0,0) a partir de la cual cada estaca de cada unidad fue referenciada.

6.2 Clasificación de la población

Se cuantificaron todos los individuos mayores de 5 cm contenidos en el área de estudio, de esta manera se determinó la densidad poblacional. Para determinar la estructura poblacional la totalidad de los individuos fueron pre-clasificaron en estratos de 0.25 m de alturas promediando los brazos contenidos en cada categoría, de estos brazos también se cuantificaron los que eran maduros. Finalmente se reagruparon en grupos denominados ‘etapas de desarrollo’ basándose en la altura, ramificación y grado de madurez determinando así la estructura poblacional. Las etapas de desarrollo fueron plántula (P) juvenil (J) inmaduro (I) y maduro (M) retomando las categorías propuestas por Silva Pereyra (1996) y se estimó el porcentaje de individuos por etapa de desarrollo.

Se consideró como plántulas aquellas plantas no mayores a 25 cm de altura, como juveniles a individuos sin ramificación ni madurez sexual, a su vez esta etapa de desarrollo se subdividió a medio metro para definir las sub-etapas J1, J2, y J3. Como inmaduros se consideraron aquellos cardones post-juveniles con o sin ramificaciones que aun no presentan algún brazo maduro, sus sub-etapas I1, I2 e I3 se definieron en función de su grado de ramificación. Finalmente en la etapa de desarrollo de maduros fueron considerados individuos que presentan al menos un brazo con capacidad de generar estructuras reproductivas (brazos maduros) y sus correspondientes sub-etapas M1, M2, M3 y M4 estuvieron en función del número de brazos maduros.

6.3 Determinación de expresiones sexuales

Se colectaron 2 flores por cada planta productiva encontrada, la extracción se realizó con la ayuda de un estadal extendible a 7 m, y una adaptación para su corte en su extremidad superior. La recolección se realizó al anochecer (justo antes de la antésis) cada flor fue puesta en bolsas de polietileno debidamente etiquetadas y colocadas en una hielera. Posterior a la colecta se llevaron al laboratorio de Botánica del Herbario del CIBNOR. Con ayuda de una navaja y microscopio estereoscopio se determinó la expresión sexual de cada flor. Mediante disecciones longitudinales se evidenció la presencia - ausencia de polen en las anteras y/o óvulos en la cámara ovárica.

La presencia exclusiva de polen en la flor fue indicativa para catalogar a la planta como masculina, con la exclusiva presencia de óvulos fue denominada femenina y al presentarse ambas estructuras la planta fue denominada hermafrodita. Las flores con abundante polen

como en las flores masculinas o hermafroditas y menor cantidad de óvulos que una hermafrodita o femenina se le denominó hermafroditas con esterilidad parcial femenina (HEPF) consideradas como expresión sexual adicional. Finalmente los ejemplares que no presentaban ni polen ni óvulos fueron denominados plantas neutras o estériles para ambas funciones sexuales.

Dada la presencia de individuos HEPF, fue necesario realizar cortes histológicos a fin de diferenciar morfológicamente la cámara ovárica de las flores y ayudar a definir la funcionalidad de dicha expresión en el sistema reproductivo de la población. Se utilizaron 3 técnicas estandarizadas utilizadas en el laboratorio de Histología e histoquímica del CIBNOR:

- Técnica Feulgen (P. A. S.) para la observación de ADN, nucleolos en color amarillo, y proteína citoplasmática en coloración verde.
- Hematoxilina-eosina.-Para la observación de núcleos y citoplasma (de color azul y rosa respectivamente).
- Azul anciano (Shiff).- Para observar Mucopolisacaridos ácidos, neutros y núcleos (de color azul, magenta y morado, respectivamente).

La frecuencia relativa de sexos se definió dividiendo el número de individuos de cada sexo entre el total, la significancia entre frecuencias fue determinado mediante una prueba chi cuadrada.

6.4 Características florales

Las flores de cada expresión sexual fueron caracterizadas morfológicamente basándose en la evaluación de una serie de parámetros. Por cada sexo se utilizaron 10 flores provenientes de distintas plantas. La metodología de colecta a seguir fue la misma que para la determinación de expresión sexual. En el laboratorio las flores fueron pesadas y disectadas longitudinalmente con la ayuda de un vernier se procedió a la medición de los siguientes parámetros (Figura 4):

- Peso fresco de la flor (p)
- Longitud de la flor (Lt)
- Diámetro interno y externo de la corola (Dic y Dec)
- Longitud de estilo, anteras, pétalos y corola (Le, La, Lp y Lc)
- Diámetro y longitud del ovario y nectario (Do y Lo, Dn y Ln)
- Diámetro y longitud de la cavidad interna del ovario (Dio y Lio)

La finalidad de esta etapa fue determinar si existen diferencias significativas de las características morfológicas florales entre expresiones sexuales.

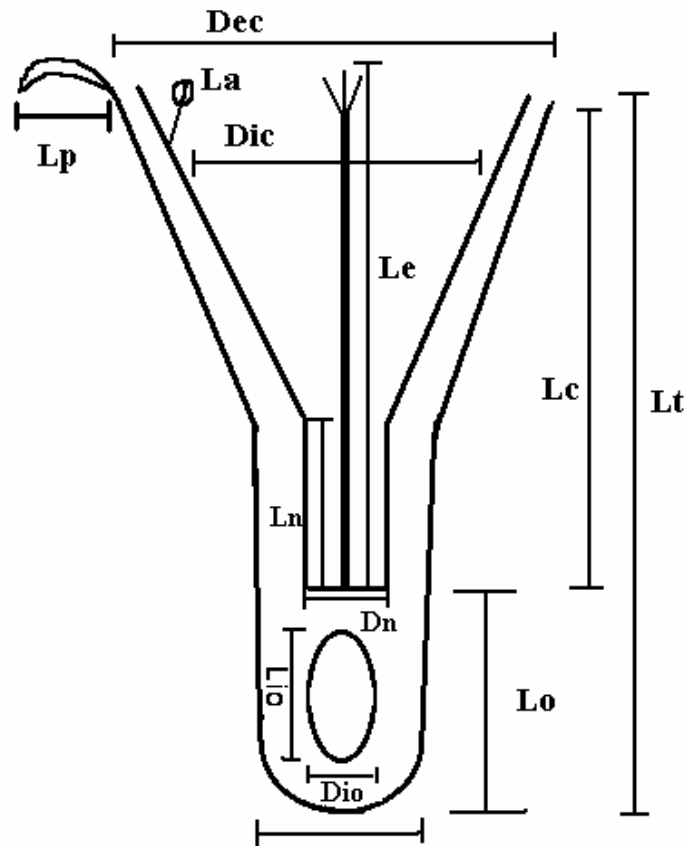


Figura 4. Parámetros florales considerados para determinar relaciones morfométricas entre expresiones sexuales.

6.5 Fenología reproductiva

Se seleccionaron 20 brazos fértiles de 20 individuos diferentes. En cada brazo se registró la fecha de inicio y duración de cada estadio floral, definiendo así los tiempos en los que se divide el periodo reproductivo del cardón. Solo el periodo de floración fue considerado para comparar respecto a las poblaciones de Sonora, para ello se utilizó una prueba chi cuadrada. No se realizó comparación entre sexos respecto a las fechas de inicio, término y duración de los estadios florales, debido al bajo número de cardones evaluados.

Durante la fase reproductiva se registraron datos de temperatura, velocidad del viento a 9 m de altura y precipitación, a través de la estación meteorológica de El Comitán. Mediante el ajuste de una regresión se observó la posible correlación entre el viento y la temperatura.

6.6 Producción de estructuras florales

La evaluación se realizó en los individuos utilizados para la fenología reproductiva. Se llevó un registro individual de cada areola activada en cada brazo de manera que se determinó el número promedio botones, flores y frutos en todo el periodo reproductivo. Se realizó una prueba chi cuadrada para determinar diferencias significativas entre el número de estructuras de los diferentes estados. A causa del bajo número de muestras de individuos de cada sexo no se realizó comparaciones.

6.7 Cuantificación de néctar y carbohidratos.

La finalidad fue determinar la cantidad y calidad del néctar secretada por las flores de las distintas expresiones sexuales del cardón. Se eligieron al azar 10 flores provenientes de diez individuos de cada sexo excepto hermafroditas, en los que solo se obtuvieron 5 repeticiones.

La producción de néctar fue evaluada extrayendo directamente el néctar de la flor con una jeringa de 3 ml, el néctar extraído se fue colectando individualmente en viales y almacenadas en una hielera. Después de la colecta las muestras se almacenaron a temperatura -20°C . Por expresión sexual se cuantificó el néctar producido a cada 2 horas a partir de la apertura de las flores, evaluando de esta manera la intensidad de producción de

la especie y por sexo. Mediante un análisis de varianza se evaluó si la producción presenta diferencias significativas entre sexos. Además se determinó si la secreción es constante o existe un si existe un pico en la producción.

Se analizó en contenido de carbohidratos y proteínas a las muestras extraídas para la cuantificación de néctar. Los principales carbohidratos determinados fueron sacarosa, fructosa y glucosa (Baker y Baker, 1983; Baker *et al.*, 1998). La determinación fue realizada mediante técnicas estandarizadas en el laboratorio de Bioquímica fisiológica del CIBNOR. Se realizó un análisis de varianza para determinar diferencias significativas de concentración de carbohidratos entre sexos. De la misma manera se determinó posibles diferencias significativas entre las cantidades de carbohidratos producidos.

6.8 Orientación Floral

Con la ayuda de una brújula-compás, se determinó el azimut de cada costilla. Se evaluó la cantidad de botones flores y frutos producidos en cada azimuth. Utilizando el paquete estadístico Oriana v1.06 (Kovach, 1994) y analizando mediante estadística circular y la prueba de uniformidad circular Rayleigh se determinó si la formación de las estructuras florales presenta un patrón de agregación alrededor de los brazos o si estas se generan de manera uniforme.

6.9 Tratamientos de emasculación y polinización.

Estilos y estigmas de 15 flores femeninas y 15 flores HEPF fueron impedidos a recibir polen ajeno o propio y poder observar el fenómeno de la agamospermia. No se realizó el

tratamiento en individuos hermafroditas dado el bajo número de ejemplares. Un popote de 5 cm con una extremidad con algodón, fue utilizado para cubrir estigmas de la flor. De esta manera no hay maltrato de las estructuras permitiendo además la oxigenación de los estigmas través del algodón. Se realizó un análisis de varianza de la producción de frutos entre sexos. Adicionalmente se utilizaron sólo 5 flores hermafroditas para diagnosticar si los cardones de esta población experimentan auto-compatibilidad.

6.10 Visitantes florales y patrón de visitas.

Esta fase tuvo el objetivo de observar y determinar los visitantes florales y sus patrones de visitas a las flores de cardón. Las observaciones para tal fin fueron dirigidas hacia tres grandes grupos de visitantes documentados hasta el momento: murciélagos, aves e insectos. Las fechas de observación se llevaron a cabo durante el pico de floración (primera semana de Junio). Para la identificación de los visitantes se procedió a filmar, fotografiar o capturar cualquier visitante que se introdujera en la flor de modo que pudiera participar en el proceso de polinización.

El grupo de los insectos se colectó mediante una red aérea o un tubo succionador entomológico, se conservaron en alcohol 70 % y se montaron posteriormente para ser determinados. Dada la dificultad de determinación de murciélagos al momento de beber néctar de las flores, se optó por la captura de estos. Diariamente por 5 días se colocaron dos redes de niebla, una de 12 m y otra de 9 m en áreas despejadas cerca de los cardones con mayor número de flores abiertas a una altura de 3 y 6 metros. La abundancia relativa de murciélagos por noche se estimó dividiendo el número de individuos capturados entre los

metros cuadrados de red multiplicados por las horas que permanecieron abiertas durante la noche (murciélagos / m² red * hora).

Dos técnicas fueron utilizadas para la determinación de aves. La primera consistió en la observación directa fijo por medio de binoculares desde un punto a una altura de 6 metros. Entre dos personas y con la ayuda de binoculares se cubrió con un radio de 60 m aproximadamente 360° (1.1 ha aproximadamente). Las observaciones fueron realizadas por un periodo de 7 días dando inicio de las 6:00 h finalizando cuatro horas después. En este periodo se documentó la especie y el número de aves presentes a cada hora en el campo de visión, con la finalidad de obtener el periodo de mayor incidencia de aves, en general y por especie. Se observó la actividad que realiza el ave al momento de visita y el número de flores que visita.

La segunda técnica consistió en la colocación de un sistema de video en sitios estratégicos para observar el comportamiento de visita. El criterio a seguir fue retomado de Amela y Hoc (1998) que definen las categorías de acuerdo con la actividad que realizan los visitantes: Exploratorias, fueron las aves cuando sobrevuelan únicamente a las flores. Inspeccionadoras, cuando las aves llegan a la flor dispuestas a libar pero abandonan la flor inmediatamente. Libadoras, cuando se ponen en posición de libar y lo hacen en un tiempo considerable. La época de realización de esta técnica se traslapó con la fase anterior, en ella se utilizaron 12 horas efectivas de grabación repartidas en 5 días.

VII. RESULTADOS

7.1 Categorización y estructura poblacional

La densidad poblacional promedio de cardones determinada con base a cada sub-parcela fue de 288 plantas/ha. En la Figura 5 se observan las frecuencias que dichos individuos presentan por alturas a cada 0.25 m., se indica el número correspondiente de brazos totales y brazos productivos en cada categoría.

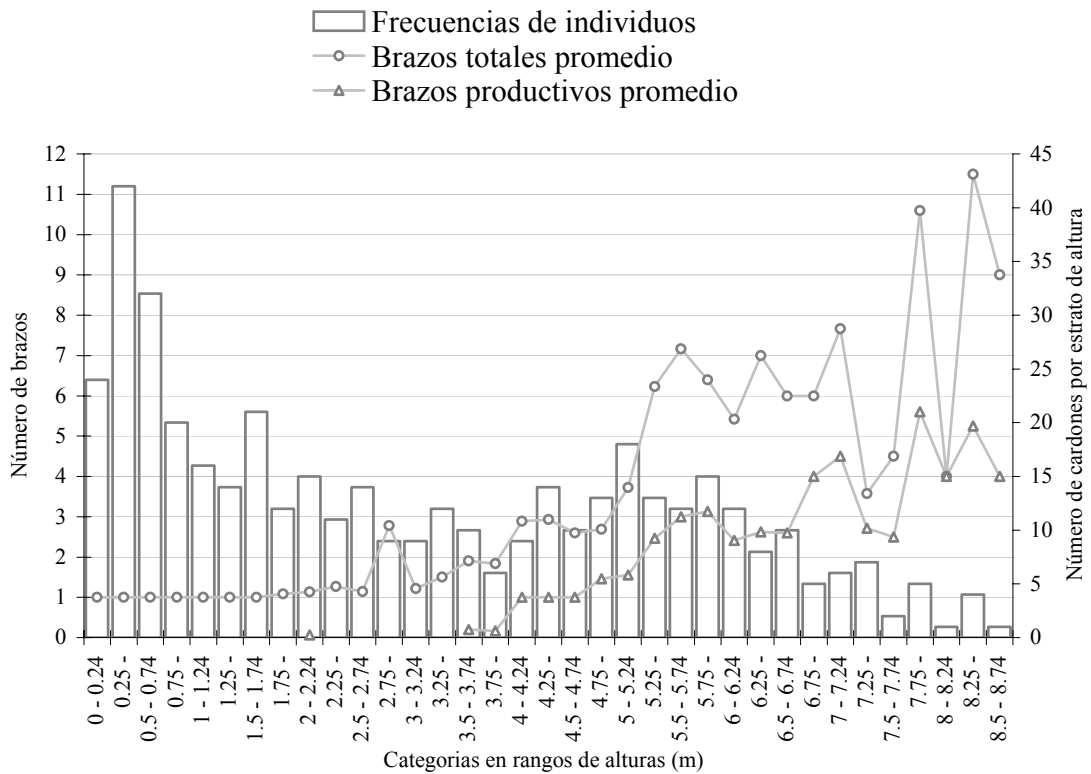


Figura 5. Frecuencia de individuos por clases de 0.25 m de altura en una parcela de 1.5 ha en El Comitán. Por categorías se muestra con O el promedio de brazos totales en los individuos y con Δ el número promedio de brazos maduros.

En la Figura 5 también se observa que una gran cantidad de individuos no ramificados que se encuentran por debajo de 1.75 m (39.1% del total), contrastando con la muy escasa proporción de individuos mayores de 7 m (0.06 % del total).

Evaluaciones en el campo definen datos puntuales descritos a continuación:

- Número de individuos/ha con al menos un brazo maduro: 93 (140 inds/1.5 ha).
- Número de individuos/ha sin algún brazos maduro: 195 (292 inds./1.5 ha).
- Altura mínima de ramificación: 1.98 m.
- Altura mínima reproductiva en individuos ramificados: 2.21 m.
- Altura mínima reproductiva en individuos no ramificados: 3.96 m.
- Número máximo de brazos alcanzado: de 27.
- Altura mínima y máxima registrada: 0.05 y 8.64 m. respectivamente.
- Alturas mínima y máxima del tronco en individuos ramificados: 1.5 y 3.73 m. respectivamente (1.87 m. promedio)

En la Tabla 3 se muestran las diferentes etapas de desarrollo en las que finalmente fue dividida la población. Dada la heterogeneidad en alturas no fue posible establecer las 10 categorías propuestas por Silva Pereyra (1996), siendo además subdividida cada estado de desarrollo en sub-etapas diferenciadas morfológicamente. Una prueba chi cuadrada ($X^2_{10}=41.3$, $p<0.001$) indica que existen diferencias significativas entre el número de individuos pertenecientes a las diferentes etapas de desarrollo.

Analizando el número de cardones en las etapas de desarrollo se observa que los maduros presentan mayor proporción, seguido de los juveniles, inmaduros y finalmente las plántulas. No obstante las etapas de desarrollo no productivas suman más individuos que los maduros.

Tabla 3. Estructura poblacional determinada por 11 etapas de crecimiento, evaluadas por atributos morfológicos.

Etapa	Alturas (m)	Frecuencia de individuos (%)
P	0 - 0.24	5.6
J1	0.25 - 0.74	17.1
J2	0.75 - 1.24	8.3
J3	1.25 - 1.74	8.1
I1	1.75 - 2.74	12.0
I2	2.75 - 2.99	2.1
I3	3 - 3.49	4.9
M1	3.5 - 4.49	9.0
M2	4.5 - 5.49	12.5
M3	5.5 - 7.24	15.7
M4	7.25 - 8.74	4.6
Total		100

En la Figura 6 se ejemplifica parte de la heterogeneidad presente entre la ramificación de los individuos y la madurez – inmadurez que presentan. Puede apreciarse que no todos los individuos ramificados son maduros y consecuentemente no todos los brazos inmaduros se presentan en individuos no ramificados. Dentro de la estructura poblacional existen dos “tipos” de cardones adultos los ramificados y los escasamente no ramificados.

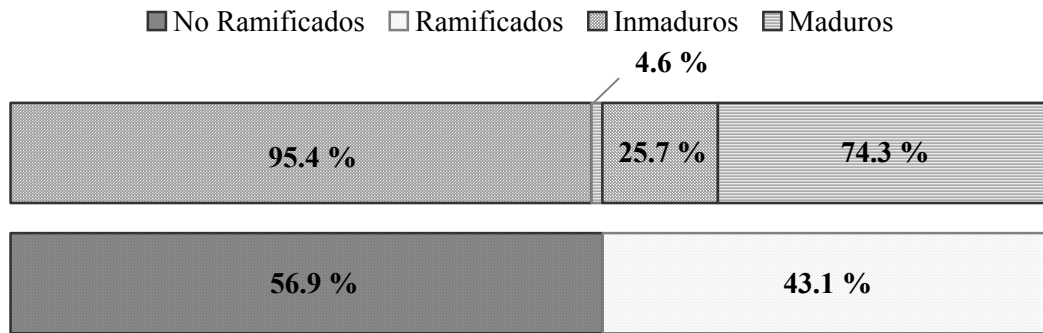


Figura 6. Relación ramificación - madurez en cardones presentes en la población.

Analizando la ramificación de la población se determinaron 783 brazos/ha en 288 cardones, teniendo los individuos sin ramificar un brazo y los ramificados 4.4 brazos en promedio. En la Tabla 4 se muestra la proporcionalidad de brazos presente de la población, puede compararse con la Tabla 3 que los porcentajes de madurez no son los mismos considerando a un individuo maduro que a un brazo con capacidad de producir estructuras florales.

Tabla 4. Número de brazos y sus porcentajes correspondientes en 1 ha. Los porcentajes en paréntesis corresponden a las proporciones sin considerar brazos dañados.

	# de brazos presentes	% de ramificación
Inmaduros	354	45.2 (56.9)
Maduros	269	34.3 (43.1)
Dañados	160	20.4
Totales	783	100

En la estimación de productividad floral se referirá a los brazos que tienen la capacidad de participar en la reproducción de la especie, es decir al 45.2 % de brazos inmaduros y 34.4 % de brazos maduros.

7.2 Expresión sexual HEPF

En la Figura 7 se muestran los cortes histológicos realizados en las cámaras ováricas de las flores de las 4 expresiones sexuales. Puede observarse que independientemente de la técnica de tinción los ovarios de las flores HEPF muestran una similitud respecto a los ovarios de las flores masculinas, pero no al mismo nivel que estas últimas, definiendo la deficiente función sexual femenina en dichas flores. De la misma manera puede observarse que las cámaras ováricas de las flores femeninas se asemejan mucho a la de hermafroditas. No obstante son necesarios métodos cuantitativos para determinar significancia en sus similitudes.

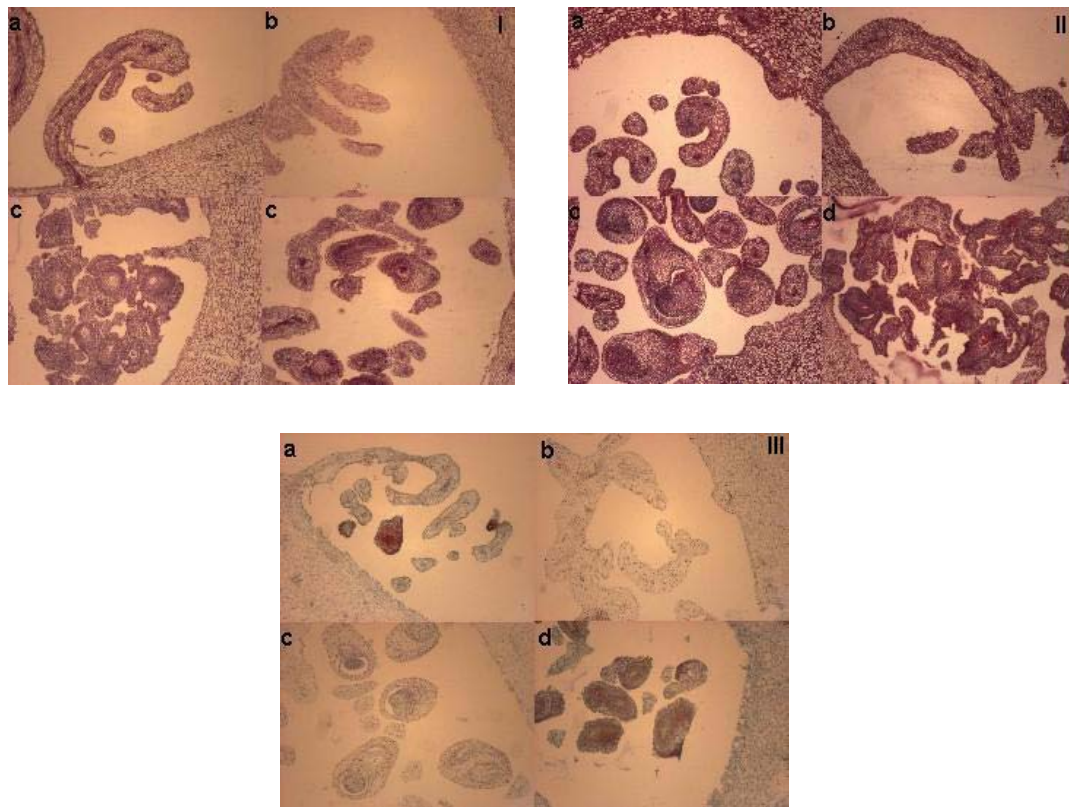


Figura 7. Morfología ovárica para flores de cada expresión sexual. I.- Hematoxilina-eosina, II.- Feulgen, III.- PAS. a) HEPF, b) Masculina, c) Hermafrodita, d) Femenina

7.3 Frecuencia relativa de sexos

De los 140 individuos maduros allí contenidos solo 107 de estos (76 % maduros) desarrollaron estadio floral. La frecuencia relativa de sexos para el área de estudio en el año 2002 fue determinada a los 107 individuos, la cual estuvo compuesta por 47.7 % de individuos femeninos, 29 % de individuos HEPF, 19.6 % de masculinos y solo 3.7 % de individuos hermafroditas (Figura 8). Las proporciones fueron significativamente diferentes entre si ($X^2_3=25.9, p<0.001$). Sin embargo las proporciones no se consideradas definitivas, por razones abordadas en el apartado Alternancia de Producción.

La proporción de los individuos con esterilidad parcial constituyen aproximadamente 10 % mas que la de individuos masculinos considerándose un porcentaje alto respecto a otras poblaciones en Sonora (Fleming *et al.*, 1994). En la Figura 8 se observa una dominancia sobresaliente de la participación femenina en la frecuencia de sexos, apreciándose la baja presencia de hermafroditas y la nula participación de individuos doblemente estériles, sin polen ni óvulos (neutros).

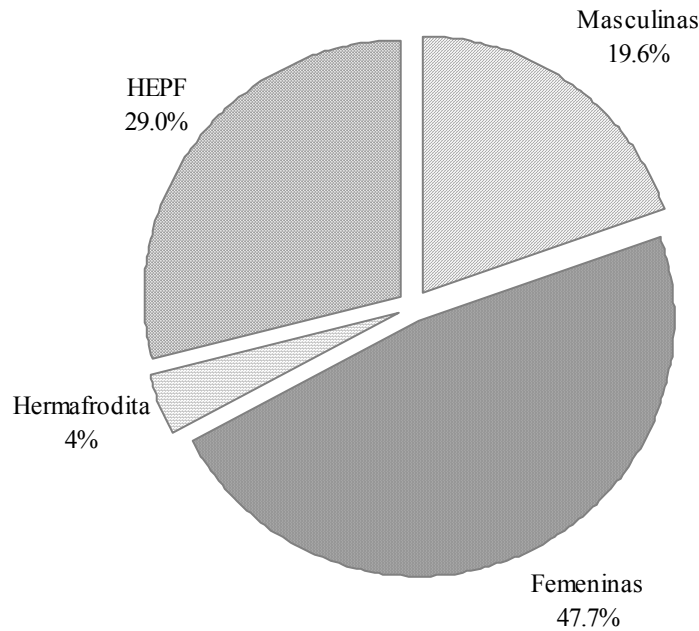


Figura 8. Frecuencia relativa de sexos en cardones que florecieron en el año 2002. n=107.

7.4 Alternancia de producción

Los restantes 33 de los 140 individuos maduros no generaron botones florales o en caso de haberlos desarrollado no maduraron a flor, razón por la que su expresión sexual no fue determinada. Esta característica se ha denominada Alternancia de Producción (AP) y solo fue aplicada para aquellas plantas en capacidad de reproducción.

La Figura 9 muestra la frecuencia relativa de sexos en toda la población de individuos maduros considerando obviamente los que se encuentran en AP. Obsérvese como las proporciones de las diferentes expresiones sexuales disminuyen proporcionalmente al incluirse los individuos a los que no se le pudo determinar su expresión. De esta manera la

frecuencia relativa de sexos aceptada está representada por 36.4 % de individuos femeninos, 15 % de masculinos, 2.9 % de hermafroditas, 22.1 % de individuos HEPF y 23.6 % de individuos en AP. Las proporciones fueron significativamente diferentes entre si ($\chi^2_4=28.47, p<0.001$).

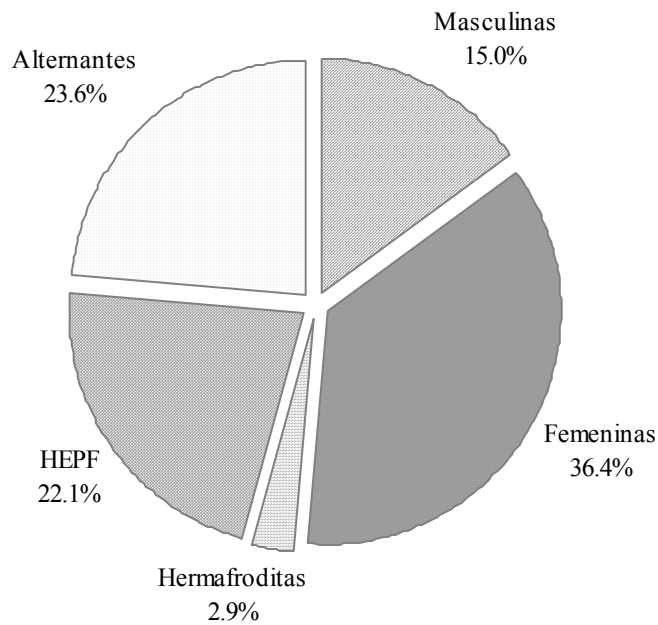


Figura 9. Frecuencia relativa de sexos en cardones productivos considerando individuos en AP.

Considerando funcionalmente a los individuos HEPF dentro de la proporción de individuos que se limitan a producir frutos (masculinos) y a los individuos en AP, la frecuencia relativa de sexos para la población de El Comitán para el año 2002 esta dada según la Figura 10.

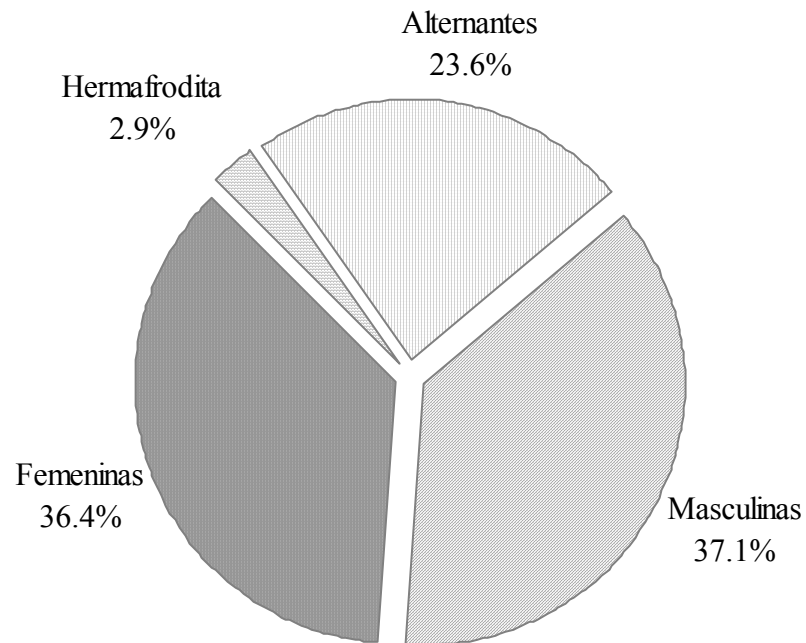


Figura 10. Frecuencia relativa de sexos de la población de El Comitán, integrando la funcionalidad HEPF dentro de la proporción masculina

7.5 Morfología floral

Para caracterizar morfológicamente a las flores de cardón fue necesario utilizar solo 5 flores de la expresión hermafrodita dado el bajo número de individuos de ese sexo, del resto fueron 10 flores las que se utilizaron. En la Figura 11 se presenta los valores promedio de las parámetros morfológicos evaluados para las flores de las distintas expresiones sexuales. Las características están ordenadas en el eje de las abscisas de mayor a menor significancia, por lo que el peso y longitud de la flor son las características con mayor significancia entre sexos.

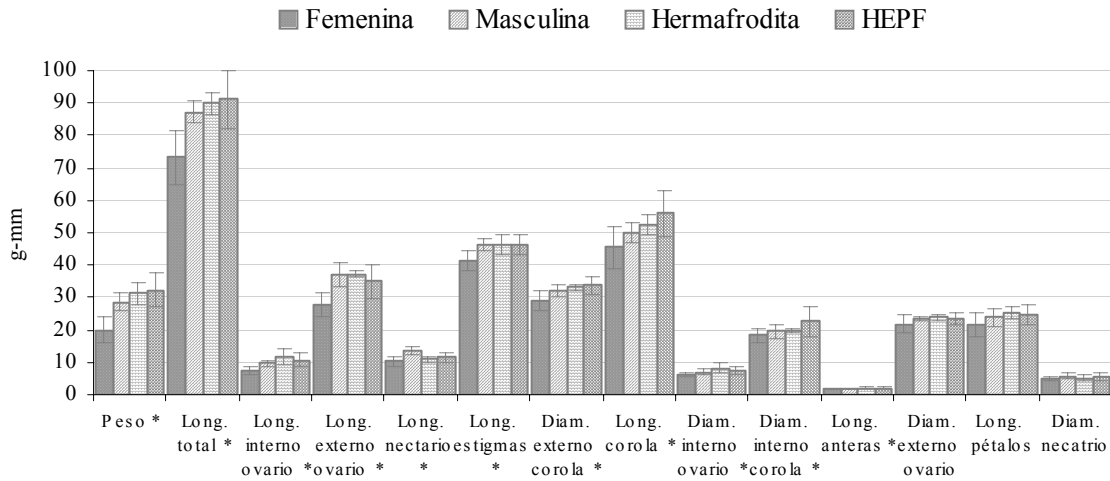


Figura 11. Valores promedio de las características florales en las diferentes expresiones sexuales presentadas en la población. Los parámetros con asterisco denotan tener significancia entre expresiones sexuales

Se realizó un análisis de varianza de una sola vía para determinar si existen diferencias significativas entre expresiones sexuales en cuanto los parámetros morfológicos. Se determinó que la longitud de las anteras, diámetro externo del ovario, diámetro de la cámara nectarífera y longitud de los pétalos son los únicos parámetros no significativos.

En la Tabla 5 se presentan las características florales con diferencia significativa entre sexos. Se aplicó la prueba Tukey ($p < 0.05$) para muestras de diferente tamaño a fin de agrupar dentro de cada característica morfológica a las expresiones sexuales que comparten promedios significativamente bajos (a) y altos (b). Las dos últimas columnas representan los promedios correspondientes a las expresiones sexuales.

Tabla 5. Grupos sexuales compartiendo promedios significativamente iguales dentro de las características florales evaluadas en cardones de El Comitán. L, denota la longitud y D el diámetro.

Característica	Prueba Fisher (F)	Sexos divididos en grupos significativos		Rangos significativos para los grupos (g, mm)	
		a	b	a	b
Peso total	17.1	F	M, H y HEPF	20.0 ± 2	30.8 ± 1.9
L total	12.32	F	M, H y HEPF	73.3 ± 4.2	89.4 ± 2.7
L interna ovario	10.4	F	M, H y HEPF	7.3 ± 0.6	10.7 ± 1
L externa ovario	10.36	F	M, H y HEPF	27.9 ± 1.9	36.5 ± 1.7
L del nectario	9.65	F, H, HEPF	M	10.9 ± 0.7	13.6 ± 0.6
L del pistilo	8.12	F, H	M, HEPF	43.7 ± 1.5	46.3 ± 1.2
D externo de la corola	6.53	F, M, H	HEPF	31.3 ± 1	33.7 ± 1.4
L externa de la corola	6.11	F, M, H	HEPF	49.3 ± 2.2	56.0 ± 3.5
D interno del ovario	4.85	F, M.	H, HEPF	18.9 ± 1	21.2 ± 1.2
D interno de la corola	3.76	F, M, H	HEPF	19.2 ± 0.8	22.6 ± 2.2

El diámetro interno del ovario de las flores femeninas y masculinas son de igual tamaño aun siendo estas ultimas las flores de mayor dimensión. Esta similitud posiblemente se deba a la incapacidad de generar óvulos por parte de las flores masculinas. Las flores masculinas presentan una longitud de la cámara nectarífera mayor que el resto de los sexos, lo cual presumiblemente esta relacionado con la longitud total de la flor. Es posible que al presentar mayor tamaño en las cámaras nectaríferas la producción o calidad de néctar sea mayor que los otros sexos.

Las flores femeninas y hermafroditas presentan un estilo más corto que el resto de los sexos, posiblemente esté relacionado con su potencia de polinización. Las dimensiones externas del tubo receptacular (diámetro y longitud de la corola) son superiores en las flores HEPF, lo que las hace ver más robustas, aunque esta característica no garantiza que estas flores sean las más visitadas. La longitud de las anteras es menor en las flores femeninas,

sugiriendo que dichas dimensiones se deban a que es el único sexo encontrado en la población que no genera polen.

7.6 Fenología reproductiva

El periodo reproductivo del cardón en la población de estudio se llevó a cabo del 20 de Marzo al 22 de Agosto del año 2002. Durante este periodo de tiempo se registraron tres estadios fenológicos: brotación, floración y fructificación. Durante cada etapa se registró el número de estructuras florales generadas. En la Figura 12 se puede observar las fechas en que se dio inicio y término a las tres etapas fonológicas más importantes en el cardón.

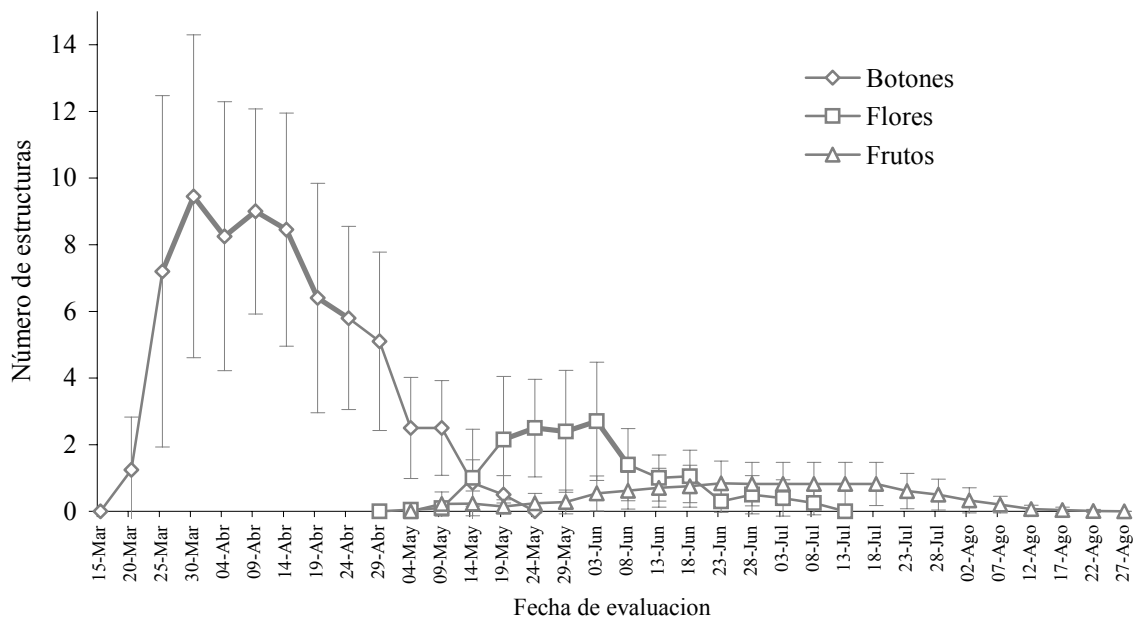


Figura 12. Estadios fenológicos del cardón en para el año 2002.

De acuerdo con estas observaciones, el inicio de brotación (generación y desarrollo de botones florales) del cardón inició el 20 de Marzo y concluyó el 19 de Mayo, indicando una

duración de 61 días. El periodo de floración inició el 4 de Mayo y finalizó el 8 de Julio, representando 66 días del estadio. La fructificación dio inicio el día 9 de Mayo y concluyó el 22 de Agosto, teniendo 106 días de periodo. La floración se presentó 15 días antes de que concluyera la brotación, la fructificación inició 5 días después del inicio de floración y la floración finalizó 50 días antes de concluir la fructificación. Estos resultados indican una sobre posición de las etapas fonológicas del cardón. Siendo la brotación el estadio de menor duración y la fructificación el estadio con mas duración en los 160 días del periodo reproductivo.

Pruebas χ^2 ($X^2_{12}=25$) indican que existe un pico de producción de botones del 20 de Marzo al 24 de Abril. La producción de flores y frutos fue significativamente homogénea ($X^2_{13}=10.4$, $X^2_{21}=3.7$ respectivamente), no obstante, dentro de esa homogeneidad existió una preferencia por generar mas flores del 19 de Mayo al 8 de Junio, y de frutos del 3 de Junio al 28 de Julio. Parece existir un periodo óptimo durante la brotación en el cardón que es preciso determinar, pues se observó que botones generados al margen del periodo presentado no llegan a convertirse en flor suponiendo un periodo abortivo.

En la Figura 13 se observa las temperaturas y velocidad del viento promedio prevalecientes en el periodo reproductivo del cardón (20 de Marzo al 22 de Agosto). Durante dicho periodo el día mas frío presentó temperaturas promedio de 18.2 °C (20 de Marzo) y el día más caluroso de 32.4 °C (16 de Agosto) teniendo una oscilación promedio de 14.2 °C a lo largo de dicha temporada reproductiva. Igualmente se registró que el día de mayor calma

fue el 17 de Abril y el día con mayor presencia de vientos fue el 8 de Junio (1.77 m/s y 4.23 m/s respectivamente).

Se observa que en ciertos periodos al disminuir la temperatura la velocidad del viento aumenta, sin embargo un ajuste de regresión entre las velocidades de tiempo y sus respectivas temperaturas indica que no existe una correlación entre dichas variables ($p=0.17$) comportándose independientemente la velocidad de la temperatura.

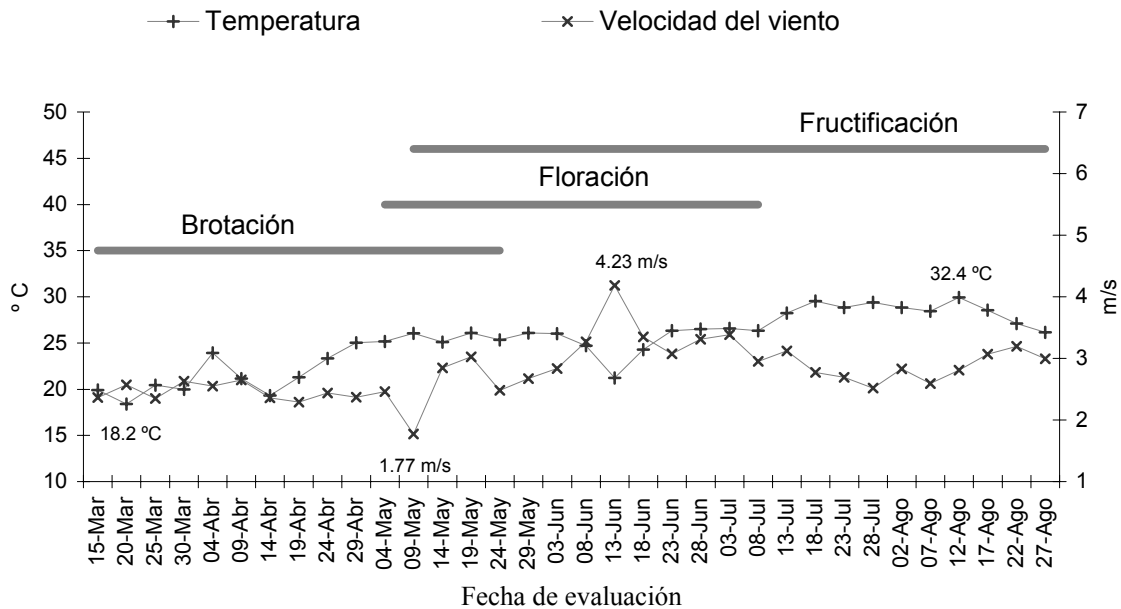


Figura 13. Condiciones climáticas prevalecientes durante las diferentes etapas del periodo reproductivo del cardón en para el año 2002 en El Comitán, B. C. S.

7.7 Productividad floral

Independientemente de la expresión sexual, un brazo maduro tiene la capacidad de generar 66.4 botones, 15.9 flores y 4.6 frutos. Esto indica que del 100 por ciento de los botones

generados, solo el 24 % de ellos se convierte en flores, lográndose solo 7 % de frutos, es decir, solo el 28.5 % de las flores llega a pasar a ser frutos. La prueba chi cuadrada indica que existe diferencias significativas en el número de estructuras florales entre estadios ($\chi^2_{19}=57.37, p<0.001$). El flujo de productividad de estructuras reproductivas se encuentra esquematizado en la Figura 14.

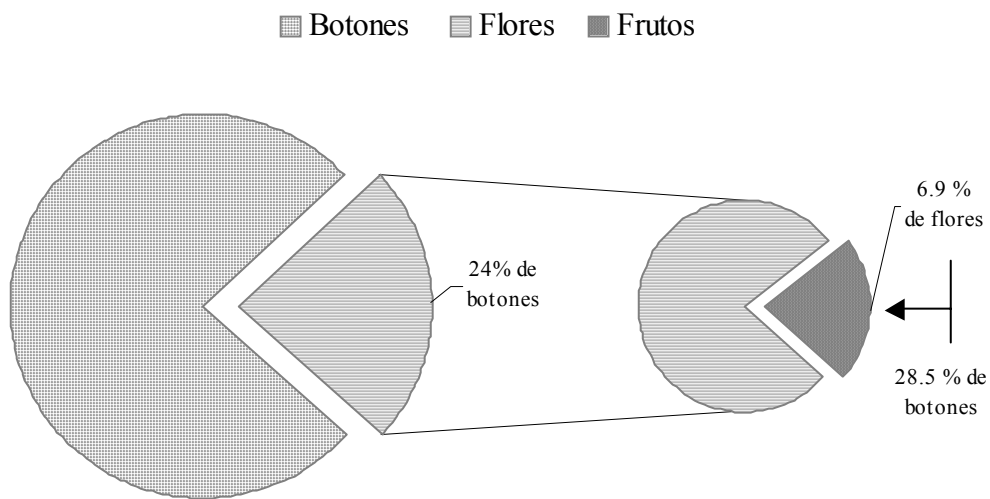


Figura 14. Flujo de producción de estructuras florales en El Comitán, durante el año 2000.

7.8 Recursos nutrimentales

La secreción de néctar por las flores de cardón dio inicio después del inicio de la antésis (22:30 h), antes de dicho periodo no se detectó néctar dentro de las flores. La secreción finalizó en promedio a las 12:30, habiendo individuos que hasta después de las 14:30 seguían secretando néctar. La evaluación estaba destinada a realizarse a 10 flores por expresión sexual, dado el bajo número de hermafroditas en el campo se decidió solo utilizar 5 flores de dicha expresión.

En la Figura 15 se muestra la producción de néctar en las flores de cardón en las cuatro expresiones sexuales durante las 16 horas antésis. La temperatura promedio en la hora de antésis durante las fechas de colecta fue de 19.3 °C. El análisis de varianza ($F_{3,31}=4.04$, $p<0.01$) indica diferencias significativas de producción de néctar entre sexos. La prueba de significancia de medias indica que las flores con mayor producción de néctar corresponden al sexo masculino, HEPF y hermafroditas produciendo en promedio 2.05 ± 0.2 ml) mientras que las flores femeninas producen 1.46 ± 0.66 ml. Sin importar expresión sexual las flores de cardón producen durante 16 horas de antésis la cantidad de 1.9 ± 0.34 ml de néctar.

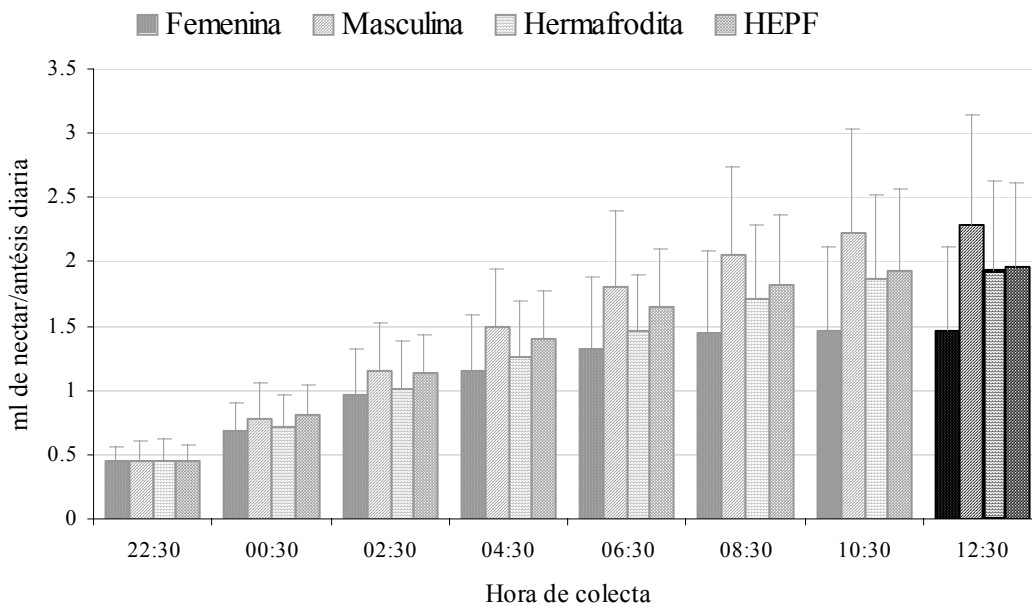


Figura 15. Producción acumulativa de néctar durante una noche en las cuatro expresiones sexuales. Las barras remarcadas corresponden a la producción total por expresión sexual. n=35.

Sin embargo, realizando la prueba Tukey ($p<0.05$) con número de muestras diferentes, se obtiene que solo las cantidades de néctar producidos por las flores femeninas difieren significativamente respecto al de los otros sexos. De esta manera se presentan dos grandes

grupos de sexos en cuanto a la productividad de néctar, la menor productora de néctar son las flores femeninas y las mas productoras son las masculinas, HEPF y femeninas. Como ya se mencionó en la sección de “morfología de la flor”, las plantas masculinas presentan una longitud de la cámara nectarífera mayor que el resto de las expresiones sexuales, sugiriendo que el tamaño de la cámara se encuentra relacionada con la cantidad de néctar que se produce.

En la Figura 16 se muestran la producción de néctar en flores de cardón a lo largo de la apertura floral. El análisis de varianza para número de muestras distintas ($F_{7,24}= 22.17$, $p<0.001$), señala diferencias significativas de producción de néctar en cuanto a la hora de antésis, demostrando así que la secreción no es constante.

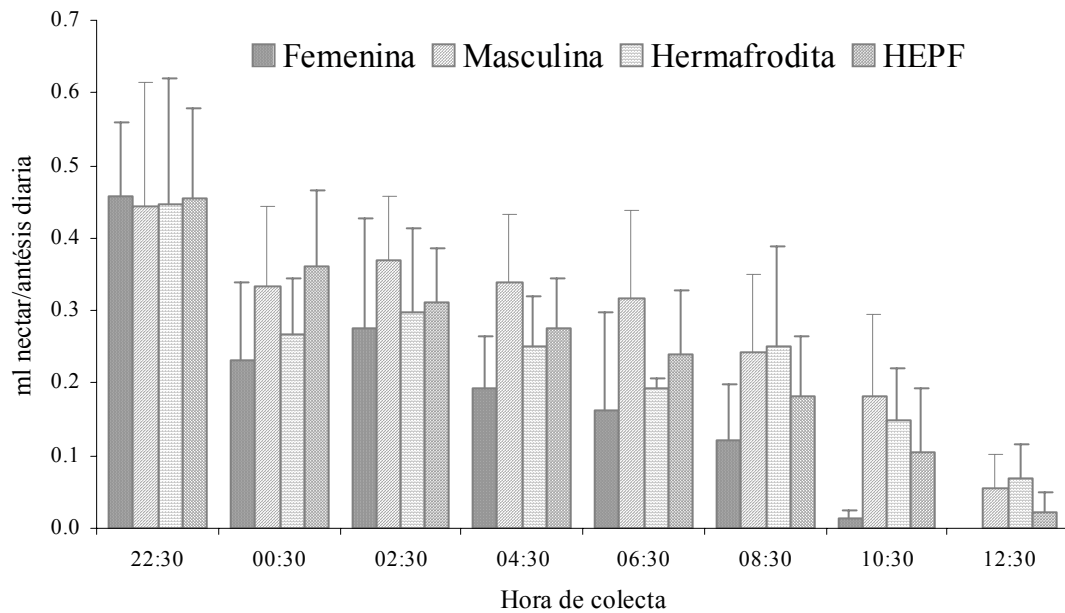


Figura 16. Producción de néctar en flores de cuatro expresiones sexuales del cardón a lo largo de 16 horas de antésis. n=35.

En la misma figura se observa que existe un pico de producción a las dos horas del inicio de la antésis, disminuyendo posteriormente en las siguientes dos horas y repuntando nuevamente a las 00:30 para decaer progresivamente hasta dejar de producir. El pico de producción justo después de la antésis sugiere que la flor está acoplada para suplir recompensa a murciélagos polinizadores por polinización de la especie, mismos que hacia ese horario se encuentran en actividad (Fleming *et al.*, 1996). Se observó que las flores femeninas suspenden la producción de néctar a las 10:30 h aproximadamente (posiblemente debido a su pequeño tamaño), siendo las flores hermafroditas las que produjeron escasamente incluso cuando la flor ya se estaba cerrando.

Evaluando la variación en la tasa de producción de néctar por sexo cada dos horas se tiene que no hay diferencias significativas ($p < 0.05$). Es decir, en cada hora de muestreo las cuatro expresiones sexuales producen néctar con la misma intensidad.

7.9 Análisis químico del néctar

En la Figura 17 se muestra el contenido promedio de carbohidratos producidos en el néctar por las cuatro expresiones sexuales. El análisis de varianza indica que existen diferencias significativas en cuanto a la cantidad de néctar producido por las cuatro expresiones sexuales ($F_{3,12}=187.7$, $p < 0.0001$). La mayor parte los carbohidratos del néctar es presentado por la glucosa con 28.01 g/ml, seguido de la sacarosa con 12.95 g/ml, otros carbohidratos no determinados con 2.34 g/ml y finalmente la fructosa con 0.49 g/ml, conteniendo el néctar de las flores de cardón un total de 43.67 g de carbohidratos por mililitro.

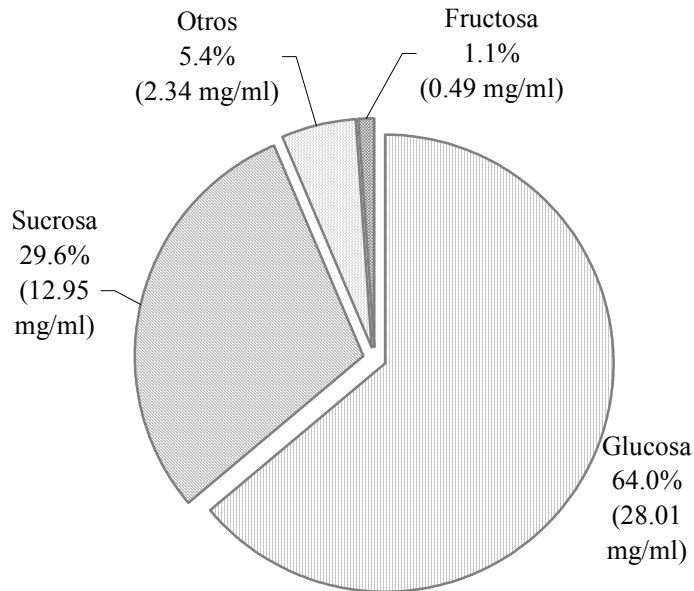


Figura 17. Proporción de los principales carbohidratos determinados en el néctar. n=35.

El análisis de varianza indica que no existen diferencias significativas en la producción de carbohidratos respecto a la expresión sexual de la flor ($F_{4,11}=0.019$, $p=0.99$), por lo que las flores de los cuatro sexos producen significativamente la misma cantidad de carbohidratos (Figura 18).

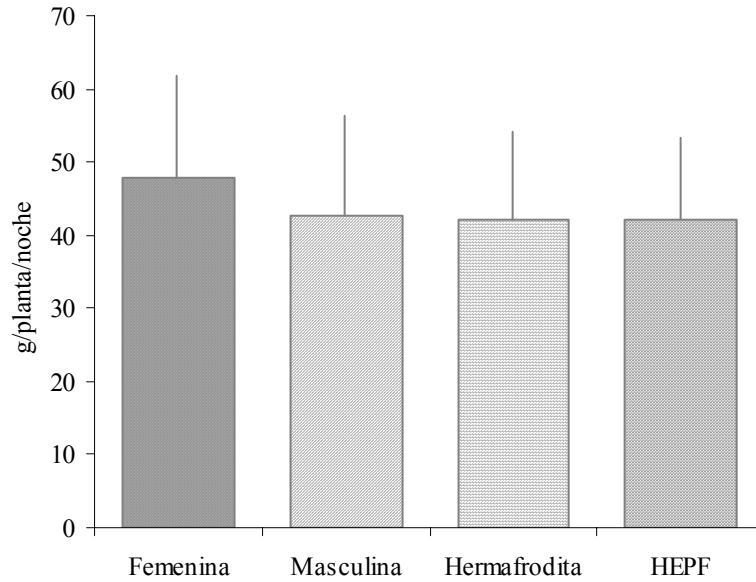


Figura 18. Contenido total de carbohidratos por expresión sexual. n=35.

Las flores de los diferentes sexos presentan el mismo contenido energético en el néctar, pero el ajuste de regresión ($F_{1,3}=4.5$, $p=0.18$) demuestra que no existe correlación entre el volumen de néctar y la concentración de carbohidratos en las diferentes expresiones sexuales, siendo el mismo contenido energético del néctar en los cuatro sexos.

El análisis químico del néctar de 35 flores demuestra que se produce en promedio 0.27 mg/ml de proteínas, siendo la concentración en las flores masculinas de 0.36 mg/ml, en las HEPF de 0.33 mg/ml, en las hermafroditas de 0.28 mg/ml y en las flores femeninas de 0.13 mg/ml. No se realizó un análisis estadístico en este aspecto dado que los resultados fueron de una muestra compuesta, por lo que no se tuvo replicas que comparar.

En la Tabla 6 se presenta una estimación de producción de diferentes estructuras florales, cantidades de néctar, carbohidratos y proteínas que la población puede abastecer a la comunidad de El Comitán. Dicha Tabla se realizó considerando la capacidad promedio por brazos productivos y la cantidad de dichos brazos presentes en la población de estudio (269 brazos/ha).

Tabla 6. Capacidad promedio de producción de estructuras florales, néctar carbohidratos y proteínas en cardón de El Comitán, durante un temporada reproductiva.

Escala	Botones	Flores	Frutos	Néctar	Carbohidratos	Proteína
Por brazo	66.4	15.9	4.6	30.4 ml	1.56 g/ml	8.32 mg/ml
Por hectárea	17826	4285	1222.4	8.16 litros	356.5 g/litro	2.24 mg/litro

7.10 Orientación floral

Después de la determinación de los sexos de las plantas se observó que la selección de los brazos se evaluaban de 7 individuos femeninos (35 %), 2 masculinos (10 %), un individuo hermafrodita (5 %), 7 HEPF (35 %) y 3 individuos en AP (15 %). De estos, el número mínimo de costillas fue 12 y el máximo 15, no habiendo diferencia significativa entre extremos ($X^2_{19}=3.96, p=0.9$). Cabe destacar que la proporción de sexos de 20 individuos no concuerda con la frecuencia relativa de sexos determinada para 107 cardones.

Para determinar el índice de brotación se evaluaron todos los individuos, para el índice de floración solo aquellos que produjeron flores, sin tomar en cuenta a los individuos alternantes, y para determinar el índice de fructificación solo las femeninas y hermafroditas

fueron evaluadas. No se realizó el análisis de comparación entre sexualidades dado el bajo número de muestras de cada expresión.

La prueba de uniformidad circular Rayleigh indica que los botones y flores presentan una preferencia por generar botones en la misma mitad del brazo ($p < 0.001$), mientras que la generación de frutos en la costillas es uniforme ($p < 0.2$). En la Figura 19 se observa la orientación botones, flores y frutos generados respecto al azimut de formación. Se determinó que hay preferencia por generar botones es en las costillas con azimuts entre 95° a 270° (182° promedio), y flores en azimuts entre 53° a 272° (162° promedio).

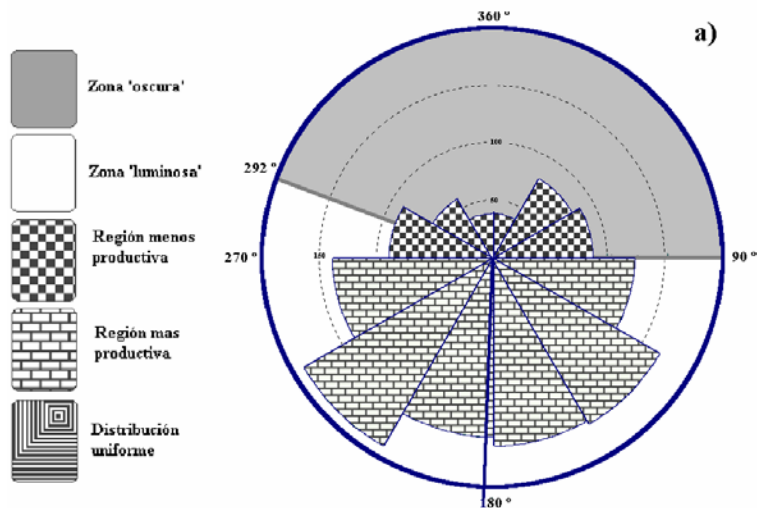


Figura 19. Porcentajes de a) brotación, b) floración y c) fructificación en los brazos de cardón respecto al azimut de formación. Las cifras céntricas representan en número de estructuras (continua en la pagina 53).

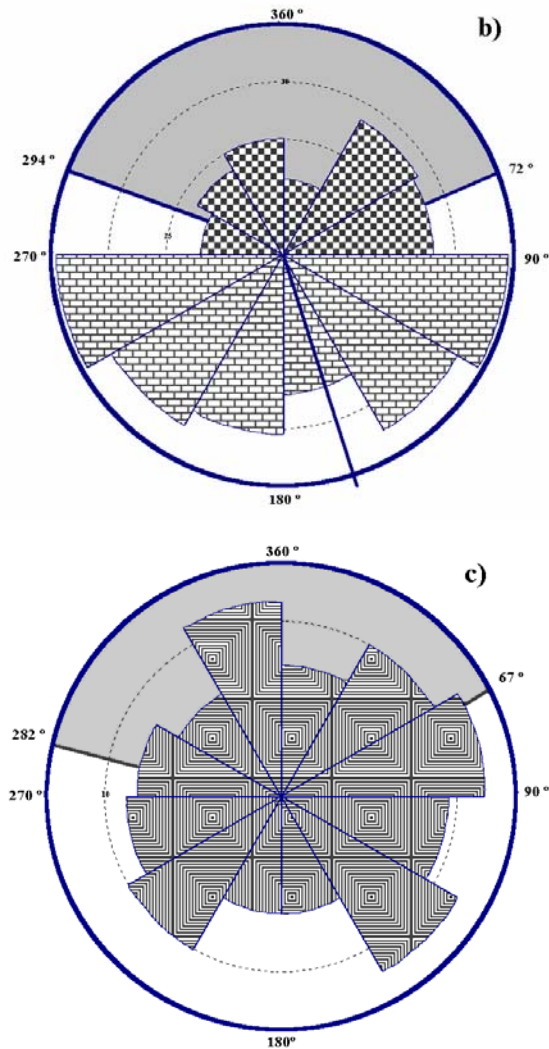


Figura 19 (cont.). Porcentajes de a) brotación, b) floración y c) fructificación en los brazos de cardón respecto al azimuth de formación. Las cifras céntricas representan en número de estructuras.

Tomando como base cálculos del Departamento de Aplicaciones Astronómicas del Observatorio Naval de Estados Unidos y las coordenadas de El Comitán ($24^{\circ} 07' 30''$ N, $110^{\circ} 25' 30''$ O), se generaron tablas indicando el azimuth donde los rayos solares inciden en determinada hora sobre la zona de estudio. Se seleccionó la hora en que amanece y anochece, obteniendo la Tabla 7.

Tabla 7. Azimuts de incidencia de rayos solares en brazos de cardón durante los 3 estadios en el periodo reproductivo.

	Amanecer	Anochececer	Cobertura
Brotación	90 °	292 °	202 °
Floración	72 °	294 °	222 °
Fructificación	67 °	282 °	215 °

Sin embargo análisis χ^2 indican que no existe diferencia significativa en la orientación de cobertura de los rayos solares entre estadios florales ($p < 0.14$, $p < 0.86$ y $p < 0.63$ respectivamente).

7.11 Apomixis y polinización en el cardón

El tratamiento de emasculación de 15 flores femeninas y 15 flores HEPF indican con 0 % de éxito de fructificación que esta especie no puede reproducirse asexualmente por medio de agamospermia. Por tal motivo no se realizó ningún análisis estadístico. El éxito de formación de frutos por medio de auto-polinización en 5 flores hermafroditas indica que esta especie es auto-compatible, teniendo un éxito de fructificación del 100 %.

7.12 Observación de visitantes florales

7.12.1 Visitantes nocturnos

Durante la floración se tendieron redes por más de una semana para la captura de murciélagos, la presencia no fue notoria y ningún mamífero fue capturado. Se llegó a observar dos o tres murciélagos (OTU 1 –ver glosario) volando sobre la zona una hora antes de la antésis, posterior a eso su presencia cesó. Al inicio de la antésis se observaron

pequeñas hormigas rojas (OTU 2) que tomaban néctar de los nectarios extraflorales, se introducían en las flores sin tocar nunca los estigmas dirigiéndose a la cámara nectarífera, sugiriendo presentan preferencia por tomar néctar extrafloral. La presencia de estas hormigas se ve disminuida cuando hace presencia otra especie de hormigas de mayor tamaño (OTU 3). El grupo de hormigas exploradoras de esta nueva especie se presentaba al inicio de la secreción de néctar, posteriormente llegaban hormigas acarreadoras que tomaban el néctar que sus compañeras señalaron. Durante toda la noche la presencia de estas hormigas grandes fue notoria, hubo hasta 3 hormigas dentro de la cámara nectarífera a ‘robando’ néctar, ya que al pasar por los estambres no hacían contacto con los estigmas, sin ser participes de la polinización del cardón.

Al inicio de la antésis se observó que dentro de las flores ya existía una especie de coleóptero (OTU 4) que aparentemente consumían néctar y polen de las anteras. Al diseccionar las flores para la determinación de su expresión sexual, se observó que en las paredes del perianto había perforaciones, posiblemente causadas por estos insectos. También fueron observados trips (OTU 5) volando antes de que abrieran las flores y hasta una hora después del inicio de la antésis, después de este periodo se dejaron de observar. Al abrir las flores también se observaron trips en su interior ingresando posiblemente por entre las brácteas del perianto. No se observó actividad polinizadora en este grupo de insectos.

Durante los experimentos de emasculación y extracción del néctar se observó esporádicamente una especie de ortóptero (OTU 6) consumiendo néctar extra-floral, pero en ninguna ocasión se observaron dentro de la flor.

7.12.2 Visitantes diurnos

Los primeros visitantes diurnos se empezaron a detectar media hora antes del amanecer no habiendo indicios de luz todavía. Las abejas al igual que las palomas de alas blancas fueron los primeros agentes detectados.

El comportamiento de las abejas no fue el mismo para las flores de las diferentes expresiones sexuales. En las flores con polen las abejas se limitaban a la colecta de este, llegan a la flor y se posan en los estambres introduciendo la cabeza entre las anteras impregnándose de polen, posteriormente con las patas anteriores se limpian el polen de la cabeza y lo depositan en su abdomen colocándolo posteriormente en los tarsos de sus patas posteriores. Máximo 4 abejas se llegó observar dentro de una misma flor al mismo tiempo. En las flores sin polen, las abejas llegaron a los nectarios florales y aparentemente consumieron néctar. No se sabe aun si estas actividades son llevadas a cabo por una jerarquía social en específico o se generaliza para siendo las mismas las que realizan ambas actividades, aunque no se observó abejas con polen en sus patas visitando flores femeninas. Cabe destacar que en las flores con polen, las abejas rara vez visitaban la cámara nectarífera.

Otro visitante floral observado es una abeja ‘robadora’ de polen (OTU 7), acarrear néctar de la cámara nectarífera y lo depositan donde hay polen, formando así una “masa” de néctar y polen que se la llevan cargando debajo del abdomen sosteniéndola con sus patas. Estas abejas llegan directamente a los pétalos de la flor y caminan a la cámara nectarífera, sin

hacer contacto con los estigmas. También fue encontrada una avispa (OTU 8) alimentándose del néctar extrafloral, debido a que no ingresa al interior de las flores no se considera polinizador. La tasa de visita de todos los insectos diurnos se ve disminuida conforme aumenta la temperatura del día, siendo así que las abejas reduzcan sus visitas a partir de las 10:00 h.

7.12.3 Comportamiento de aves

Los siguientes comportamientos son documentados a partir de filmaciones que se realizaron con una cámara de video de 8 mm, no existe evaluaciones estadísticas al respecto, ya que se documenta la actividad realizada durante el periodo de floración sin considerar los comportamientos como un patrón de la especie.

El Carpintero (*Melanerpes uropygialis*) se posa sobre la flor o sobre las costillas del brazo. Cuando se posa en una flor, introduce de 2 a 3 veces su cabeza dentro de la flor extrayendo néctar y posiblemente polen.

La Paloma de alas blancas (*Zenaida asiática*) se posó en las flores en menor tiempo que *M. uropygialis*. Introduce su cabeza totalmente realizando varias libaciones, disminuyendo su actividad después de las 7:30 h.

La calandria palmera (*Icterus cucullatus*) se posa en la parte baja de la corola sujetándose de ella, introduce totalmente su cabeza libando en promedio dos ocasiones. Selecciona

flores con poca altura (3 m aprox.), sugiriendo que el poco tiempo de libación se deba al contenido del néctar en las flores.

El Güiribo (*Toxostoma cinereum*) se posa en la flor introduciendo su cabeza por una o dos ocasiones. La observación de flores después de haber sido visitadas por esta ave indica maltrato en los estambres y nectario, sugiriendo que además de néctar opta por consumir polen o insectos del interior de la flor

El Carpintero choyero (*Picoides scalaris*): se posa sobre las costillas del cardón introduciendo la cabeza en la flor realiza varias libaciones, presumiendo que también ocasiona maltrato las flores debido al fuerte picoteo que realiza.

El pájaro azul (*Aphelocoma coerulescens*) ave de 30 cm aprox. que se posa en la flor e introduce su gran cabeza. En varias de sus visitas al emprender el vuelo maltrataba la flor dado su relativo gran tamaño.

El gorrión *Carpodacus mexicanus* (Gorrión) introduce mas parte de su cuerpo para poder tomar néctar. Esta ave fue la que permaneció libando de 4 a 5 veces una misma flor.

La Calandria serrana (*Icterus parisorum*) fue observada en un solo día y presentó el mismo patrón de visita que *I. cucullatus*, el tiempo de visita fue unos 10 segundos mas que el primero.

La Guitacocha (*Campylorhynchus brunneicapilla*) es muy activa sobre las ramas de arbustos y que esporádicamente visitó las flores del cardón. Aunque su relativo largo pico es muy largo se observó tocando a los estigmas,

7.13 Conteo de polinizadores

Se considero al ave con potencial de polinización aquella que por efecto mecánico toca con alguna parte de su cabeza los estigmas de la flor. Se determinó la tasa de visita de las aves libadoras en flores de cardón (Figura 20) siendo las observaciones durante cuatro días en la semana pico de la floración (25 de Marzo al 2 de Abril).

Como se puede apreciar, la hora de mayor actividad por parte de las aves es de 06:10 a 06:39 h, justo después de amanecer. Posterior a esa hora la tasa diaria de visitas por parte de las aves empieza a disminuir, siendo después de las 08:10 h cuando en promedio solo una especie de ave por cada media hora se posa en las flores de cardón.

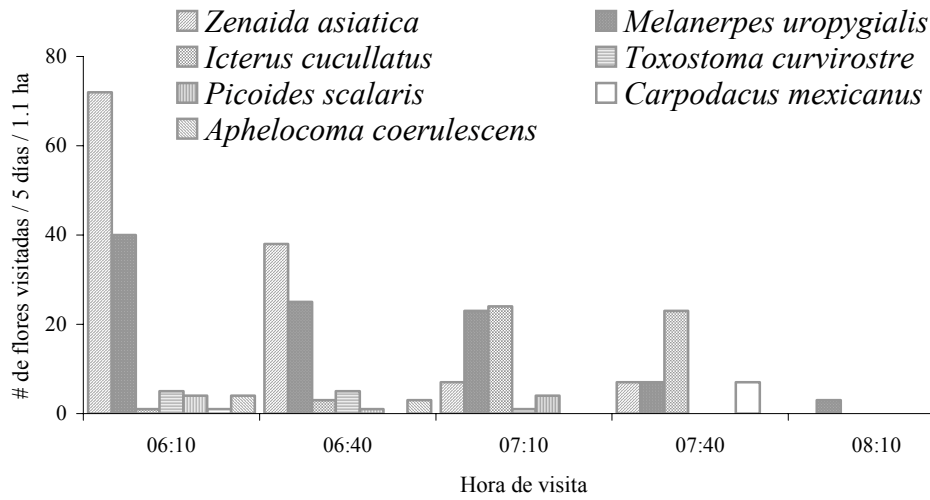


Figura 20. Tasa acumulativa de flores visitadas por aves durante 5 días en 2:30 horas de observación.

La Tabla 8 indica de manera numérica el número de flores promedio que diariamente una especie realiza. Una prueba chi cuadrada indica ($p < 0.001$) indica que existen diferencias entre en número de flores visitadas por las diferentes especies de aves, descartando como polinizadores efectivos aquellos que en promedio no visitaron una flor diaria, son el caso de las 3 últimas aves mencionadas en la tabla (ya no son presentados en la Figura 20).

Tabla 8. Promedio diario de flores visitadas por diferentes aves observadas en el cardón en el área de estudio.

Ave	Flores visitadas promedio / día / 1.5 ha
<i>Zenaida asiatica</i>	31.0
<i>Melanerpes uropygialis</i>	24.5
<i>Icterus cucullatus</i>	13.0
<i>Toxostoma cinereum</i>	2.8
<i>Picoides scalaris</i>	2.3
<i>Carpodacus mexicanus</i>	2.0
<i>Aphelocoma coerulescens</i>	1.8
<i>Campylorhynchus brunneicapillus</i>	0.8
<i>Myiarchus cinerascens</i>	0.8
<i>Icterus parisorum</i>	0.5

VII. DISCUSIÓN

8.1 Estructura poblacional

La densidad determinada para esta población (288 ind./ha) es considerada relativamente alta comparada con los 8.6 cardones/ha documentada por McAuliffe (1991) para una localidad en Valle Montevideo, B. C. Fleming *et al.* (1994) determinaron para bahía Kino, Son. una densidad de 7.7 cardones adultos/ha. Mientras que Molina Freaner (en prensa -a) determinó la densidad de *Pachycereus pecten-aboriginum* de 57.3 ± 10.9 inds./ha en la parte central de Sonora.

Silva Pereyra (1996) y Valiente Banuet *et al.* (1995) realizaron investigaciones enfocadas a determinar de demografía comparativa del cardón de dos unidades geomórficas (a 30 km al este de El Comitán) en una depositación de aluvión “reciente” y una “antigua”. La frecuencia de individuos encontrada en la superficie “reciente” presenta una tendencia similar a la que se encontró en la población de El Comitán (Figura 6) cuyo suelo superficial es también de origen reciente (holocénico).

Se observa que la frecuencia de alturas en la población de El Comitán sigue el patrón idealizado para vegetales en fase estable (Begon *et al.*, 1996) en donde los individuos de tallas pequeñas (plántulas, juveniles e inmaduros) son sensiblemente más numerosos que los maduros (Godínez Álvarez, 2000). No obstante es discutible que una alta proporción de individuos no maduros presente una elevada mortalidad.

Se determina de una manera significativa que no existe homogeneidad en las etapas de desarrollo del cardón en esta población de estudio, hecho que concuerda con lo realizado por Parker (1989) en *Lophocereus schottii*.

Asumiendo que la ramificación no es 100 % indicativo de la madurez, se consideró que para determinar el índice productividad de estructuras florales no se debe evaluar a la población dependiendo de los individuos reproductivos, este debe ser determinado mediante el número de brazos maduros.

8.2 Funcionalidad de individuos HEPF

Se tienen registros de la presencia de individuos con las características florales descritas para HEPF en poblaciones localizadas en la costa del estado de Sonora. Fleming *et al.*, (1994) encontraron ejemplares y los clasificaron empíricamente como masculinos, siendo la proporción de 7 % respecto al total de la población.

En esta investigación el 29 % de los individuos en condición reproductiva fueron HEPF (9 % mas que la proporción masculina) una proporción relativamente alta si se compara con la proporción documentada por Fleming *et al.* (1994). Dada su alta proporción fue considerada como expresión sexual y evaluada de la misma manera que el resto de las expresiones sexuales, a fin de determinar su funcionalidad en el sistema reproductivo de la población.

Se observó que en aspectos morfológicos (dimensión total, producción de néctar y contenido de carbohidratos) las flores HEPF se comportan significativamente igual que las flores masculinas y hermafroditas. En aspectos anatómicos con ayuda de muestras histológicas se indica que las flores HEPF difícilmente podrían soportar frutos dada la semejanza de sus cámaras ováricas con los individuos masculinos y las diferencias con aquellas que si pueden producir frutos (femeninas y hermafroditas). Bajo estos preceptos los cardones de esta expresión fueron considerados como masculinos y se sugiere considerar dicha expresión en estudios referentes a la evolución de sistemas reproductivos las poblaciones.

8.3 Alternancia de producción.

La relativa alta proporción de individuos en Alternancia de Producción determinada para esta población indica que un considerable número de individuos no se reprodujo en el año 2002, impidiendo determinar la real frecuencia relativa de expresiones sexuales para esta población. No se determinó cuales son los factores que induzcan en la AP en el cardón, se sugiere que sea determinada como en el caso de otras plantas arborescentes por el agotamiento de sus reservas energéticas en una temporada, de manera que al siguiente periodo reproductivo dichas reservas sean insuficientes para la formación de botones o flores. Se observó que el nivel de AP varíe en los individuos dependiendo de la biomasa presente en cada cardón. Evaluando continuamente la AP en esta población es posible determinar el grado con el que se presenta y definir los factores que lo promueven.

8.4 Frecuencia relativa de sexos

Considerando a los individuos HEPF como parte de la proporción masculina, el sistema reproductivo de esta población es denominado trióico conformado por la siguiente frecuencia relativa de sexos: 36.4 % de sexo femenino, el 37.1 % de sexos masculino, 2.9 % de sexo hermafrodita y 23.6 de sexo indeterminado o en AP . Determinando trioicismo en la población.

Estos resultados concuerdan con lo mencionado por Fleming *et al.* (1998) que bajo otros métodos determinaron que en la region sur y oeste de la Cd. de La Paz, las poblaciones presentan sistemas trióicos, encontrando también poca participación de individuos hermafroditas (5 % y 3% respectivamente). Estos autores determinaron que en un cardonal en Santiago B. C. S. (a 130 km. al sureste de El Comitán) la proporción fue de 68.7 % de individuos masculinos, 31.3 % de individuos femeninos y 0 % de individuos hermafroditas. Bajo esta suposición dicha población es dioica.

Fleming *et al.* (1998) y Molina Freaner *et al.* (en prensa -b) concuerdan que la frecuencia relativa de sexos en poblaciones de la costa de Sonora varían bajo un patrón latitudinal, donde en la región norte los sistemas reproductivos se comportan como trióicos, mientras en la región sur, los sistemas se comportan como ginodióicos. Sin embargo Fleming *et al.* (1998) mencionan que en la península de Baja California dicho patrón se comporta de manera inversa, presentando poblaciones ginodióicas al norte y trióicas al sur.

Los datos de las proporciones relativas de sexos en el cardón parecen sugerir que en la población del Comitán existe una tendencia a la desaparición de los individuos hermafroditas, pasando a formar parte de los individuos masculinos a través de la expresión HEPF, conformando una población dioica a partir de una trióica (Charlesworth y Charlesworth, 1978). Sin embargo, también se puede argumentar que la población originalmente fue dioica (masculinas y femeninas) y que se encuentra en un estado de desarrollo hacia un sistema trióico (incorporando a las hermafroditas) siendo los individuos HEPF el eslabón que representa esa evolución.

8.5 Morfometría floral

Se observó de manera significativa que las flores femeninas tienden a ser más pequeñas, ligeras y con una longitud interna y externa del ovario menor que el de las otras expresiones sexuales, aunque comparten características similares con el resto de los sexos (longitud del nectario, del pistilo, diámetro y longitud externa de la corola, diámetro interno del ovario y diámetro interno de la corola). Las flores donadoras de polen en promedio presentan dimensiones y pesos superiores que las femeninas, diferenciándose entre sí por que las HEPF son en general más robustas (mayor diámetro y longitud de la corola) y por que las flores masculinas presentan cámaras nectaríferas más grandes. Las razones por las flores HEPF presenten valores significativamente mayores en gran parte de las características florales es un aspecto no del todo esclarecido. Se sugiere que las dimensiones de las flores femeninas se deba a la optimización de reservas nutrimentales que serán utilizados en la formación de frutos y semillas, generando así poca biomasa.

Se demuestra que las flores del cardón en esta población presentan polimorfismo sexual (Molina Freaner *et al.*, en prensa –a) de tipo funcional y morfológico. De esta manera la expresión sexual no solo es determinada con la presencia/ausencia de óvulos y/o polen, si no que otros parámetros morfológicos apoyan la determinación de la expresión sexual como el peso y longitud de la flor.

8.6 Fenología de estadios florales

El periodo reproductivo del cardón en El Comitán presenta una duración de 160 días, incluyendo las etapas de brotación, floración y fructificación. Hasta el momento no se han presentado registros sobre la fenología de todo el periodo reproductivo de alguna otra cactácea columnar, solo se puede comparar las fechas de inicio, término y duración de la floración del cardón en Bahía Kino Sonora (Fleming *et al.*, 1996; 2001). En esas poblaciones Sonorenses se determinó una variación inter-temporal de los periodos de floración, del 7 de Abril al 5 de Junio para 1989 y del 30 de Abril al 9 de Junio de 1990. La población de El Comitán inició el periodo de floración del 4 de Mayo al 8 de Julio, coincidiendo prácticamente con el periodo floral con el del año 1990.

Es discutible que la interacción de la disponibilidad de nutrientes en la planta y las condiciones climáticas de cada región donde se distribuye el cardón, evite una sincronía temporal en los diferentes estadios fenológicos. En este aspecto es necesario realizar observaciones en los periodos reproductivos de las principales poblaciones de cardón a lo largo de su distribución a fin de determinar algún patrón que explique dicho proceso y factores que intervienen en el mismo.

8.7 Productividad floral

Se determinó a nivel significativo que en cada estadio floral el número de estructuras florales es diferente, presentando un flujo de producción de 1 : 0.24 : 0.069, estas proporciones son relativamente bajas comparándolas con flujo de producción de 1 : 0.58 : 0.59 presentado por *Stenocereus gummosus*, en la misma zona de estudio (León de la Luz y Domínguez Cadena, 1991). Esto sugiere que el cardón invierte mas reservas nutrimentales para producir frutos que *S. gummosus*. De manera inversa la población de El Comitán necesita generar 14 botones, para dar lugar a 3.5 flores y formar finalmente un fruto.

Es discutible y posible de evaluar, que la baja proporción de frutos sea suficiente para que la población se mantenga estable. Godínez Álvarez (2000) determinó que solo 3 de 2161 semillas de *Neobuxbamia tetetzo* llegan a convertirse en plantas adultas, esta es una planta columnar que puede tomarse como referencia para observar el posible éxito de perpetuación de la cactáceas columnares. Profundizando en el tema se podría construir un modelo numérico para determinar la tasa de reclutamiento de la especie basándose en la productividad floral y dispersión de semillas.

8.8 Recompensas florales

Una flor de cardón produce durante una noche (quince horas y media apertura floral en promedio) 2.03 ml de néctar, siendo las flores masculinas, hermafroditas y HEPF las que producen mayor cantidad (2.06 ± 0.2 ml), las flores femeninas producen menos néctar (1.46 ± 0.66 ml). Los volúmenes de néctar del cardón en estas poblaciones presentan promedios

superiores al cardón de la costa de Sonora (1.7 ± 0.1 ml, Fleming *et al.*, 1996). También es superior al presentado por 4 cactáceas de Venezuela *S. griseus* 0.79 ± 0.05 ml, *Pilosocereus moritzianus* 1.09 ± 0.8 ml, *Subpilocereus reptanus* 0.96 ± 0.07 ml y *S. horrispinus* 0.67 ± 0.05 ml (Nassar *et al.*, 1997) una cactácea de Argentina *Trichocereus pascana* 0.13 ml. (De Viana *et al.*, 2000) a una cactácea del valle de Tehuacán, México *Neobuxbaumia mezcalaensis* 0.51 ± 1.77 ml, *N. tetetzo* 0.68 ± 0.46 ml (Valiente Banuet *et al.*, 1997; 1996 - b) al cardón barbón de Sonora *P. pecten-aboriginium* 0.74 ± 0.26 ml (Molina Freaner, en prensa -a). Siendo superado solamente por 3.66 ± 0.15 ml de *Stenocereus stellatus* en el centro de México (Casas *et al.*, 1999).

Van der Pijl (1956) Faegri y Van de Pijl (1979) mencionan que el néctar de las flores polinizadas por murciélagos está poco concentrado y podría ser compensado por las grandes cantidades que se producen por cada flor. Estas características pudieron haber surgido como resultado de una selección determinada por las preferencias de los murciélagos, así las plantas que en el pasado ofrecieron mejores recompensas recibieron un mayor número de visitas y por lo tanto resultaron más eficaces para recibir y dispersar polen. (Arita y Martínez del Río 1990).

Fleming *et al.* (1996) determinaron que la concentración de carbohidratos en el néctar de las flores de cardón es de 28 %, en las flores de *Carnegiea gigantea* 24 % y 25 % en flores de *S. thurberi*. Valiente Banuet *et al.* (1996 -a) determinaron para *Neobuxbaumia tetetzo* una concentración de 24.9 %, proporciones relativamente menores que en esta población. Las

flores de cardón de El Comitán generan 43.7 % de carbohidratos respecto al volumen de néctar, siendo superior a las cactáceas anteriores.

La concentración de carbohidratos en el néctar de las diferentes expresiones sexuales del cardón fue significativamente igual, siendo la producción de 43.7 ± 0.9 mg/ml. Esta proporción se considera relativamente alta comparándola con la concentración en *Trichocereus pascana* 30.9 mg/ml de 43 especies de cactáceas analizadas por Scogin (1985). De los carbohidratos determinados en el néctar, la glucosa es la que presenta mayor volumen (64 %) seguido de Sacarosa (30 %) de otros carbohidratos no determinados (5 %) y finalmente de Fructosa (1 %).

Dado que las flores femeninas son las que producen menor cantidad de néctar son las que menor contenido energético aportan al ecosistema en forma de néctar. Esta función sugiere que la poca cantidad de néctar esta vinculada a la función de fructificación que realiza, es decir, la planta produce flores de pequeña talla y poco néctar para no “gastar” recursos nutrimentales que necesita para suplir la nutrición del llenado de frutos y semillas.

El néctar podría contemplarse como un recurso sustancial y estratégicamente importante para muchos grupos faunísticos. Así por ejemplo, en el caso del cardón y el sahuaro, el periodo de floración y por consecuencia la producción de néctar se presenta cuando la mayoría de las plantas se encuentran en quiescencia o letargo, siendo en la comunidad la

principal fuente de agua y carbohidratos, particularmente para aves, insectos y pequeños mamíferos, residentes y migratorios (Tuttle, 1991).

Los visitantes obtienen del polen nutrientes ricos en proteínas, pocos lípidos y escasamente azúcares, también pueden suplir los requerimientos de nitrógeno y fósforo, elementos en los que comúnmente se encuentran limitados en su hábitat (Proctor *et al.*, 1996). El contenido de proteínas en el néctar indican que la expresión masculina es la que producen mayor concentración proteico (0.36 mg/ml) mientras que las flores femeninas son las que menor representación tienen (0.13 mg/ml). Por cuestiones logísticas la determinación de proteínas fue determinada de una muestra compuesta, teniendo solo un valor por expresión sexual, de tal manera que no se pudo analizar significativamente, pero queda el precedente de la existencia de material proteico en el néctar de las flores.

El relativo gran aporte de recursos alimenticios se considera un importante ingreso energético para el ecosistema. La biomasa generada por los botones flores y frutos puede influir en la producción de reservas energéticas que serán utilizadas para la temporada siguiente. Se sugiere que el potencial productivo de estructuras florales dependa de la región y por consecuencia de las condiciones climáticas y ecológicas reinantes en cada zona. Es posible entonces que la productividad de néctar, carbohidratos y proteínas varíe además regionalmente. La regionalización a lo largo de la distribución del cardón de estas características es un objetivo para investigaciones futuras.

8.9 Orientación floral

La presencia de flores entre los azimuts 53° y 272° (región sureste-suroeste del brazo) coinciden con la orientación determinada para cardones de la costa del estado de Sonora por Tinoco Ojanguren y Molina Freaner (2000). Estos autores mencionan que en las costillas en esos azimuts se presenta la mayor Radiación Fotosintéticamente Activa (RFA) y las mayores temperaturas con respecto a otros azimuths. Sin embargo no se encontraron referencias respecto a la orientación de formación de botones y frutos.

La mayor cantidad de botones florales se generaron en azimuts comprendidos entre 95° a 270° , siendo esta región significativamente la misma que la presentada en la etapa floral. Esto sugiere que la intensidad de la RFA y temperatura sobre la superficie de las costillas sea un factor que también influya en la orientación de los botones, siendo además otros factores no determinados los que promuevan la alta presencia de botones en las mismas regiones.

La distribución uniforme de frutos en los brazos de cardon indica la existencia de factores que no necesariamente son los que inciden en los otros estadios florales. Parte de la uniforme orientación es debido a la presencia de polinizadores en el área. Es recomendable, a razón de profundizar sobre el tema, que se realicen estudios de orientación floral considerando la expresión sexual como una variable dependiente, además de utilizar otro tamaño de unidad muestral.

Por otro lado se determinó que el aumento de la cobertura en la incidencia de rayos solares

en las costillas de los brazos no induce una mayor cobertura de estructuras florales en el estadio de formación respectivo.

8.10 Visitantes florales

Las observaciones de los visitantes nocturnos y diurnos indican que todos ellos acuden a la visita de las flores para obtener néctar y polen como recurso alimenticio o de reserva. Entre los numerosos visitantes se registraron dos especies de hormigas (OTU 2 y 3) una de coleóptero (OTU 4) una de trips (OTU 5) tres de abejas (*Aphis melliphera*, OTU 7 y 8) y diez de aves, todas estas especies se consideraron como exploratorios. Sin embargo, se observó que solo la mayoría de las aves son libadores de néctar participando potencialmente en la polinización. Hasta el momento no se tienen registros comparativos sobre la actividad de las hormigas, coleópteros y trips en flores de cactáceas aunque Moog *et al.*, (2000) menciona la capacidad polínica de trips.

Fleming *et al.* (1996) McGregor *et al.* (1962) Molina Freaner *et al.* (en prensa -a) y Martínez del Río (1990) mencionan la alta capacidad polinizadora que presenta las aves en flores de cardón y sahuaro en poblaciones de Sonora y Arizona. Fleming *et al.* (2001) mencionan como visitante floral al carpintero (*Melanerpes uropygialis*) sin embargo no se tiene registro de éxito de polinización con respecto a la paloma blanca. Estos autores mencionan también la presencia de colibríes que visitan las flores, sin embargo en esta población de estudio aunque estuvieron presentes no llegaron a ser al menos exploradores.

Alcorn *et al.* (1961) McGregor *et al.* (1962) y Buchmann (1986) mencionan que el principal polinizador del sahuaro es la abeja melífera. Fleming *et al.*, (1996) determinó que las abejas son el polinizador más efectivo en las flores de cardón cuando no es significativa la presencia de aves y murciélagos nectaríferos, aceptando una co-participación cuando estos últimos agentes voladores se presentan.

Se comprobó que algunas aves son los únicos visitantes florales que tienen la capacidad de colocar granos de polen en los lóbulos del estigma. Sin embargo, no se realizaron tratamientos que indiquen el porcentaje de fructificación (efectividad de polinización) de dichas aves. Fleming *et al.*, (2001) mencionan que la tasa de visita de murciélagos en sus regiones de estudio es menor que el de las aves, aunque los primeros presentan un índice de fructificación mayor que el presentado por las palomas de alas blancas. Esta relativa alta proporción sustituye efectivamente la participación de los murciélagos en el proceso de polinización.

Un rasgo importante de resaltar es la ausencia del *Leptonycteris curasoae* durante la etapa reproductiva del cardón. Las razones por las que se ausenta este polinizador en el periodo floral no es esclarecido hasta el momento. Sin embargo se incluyen las aves como sustituto del principal polinizador para otras poblaciones.

Fleming *et al.*, (1996; 2001) mencionan como polinizadores secundarios del cardón en Bahía Kino, Son., a nueve especies de aves: Colibrí (*Calypte costae*) paloma mañanera y de alas blancas (*Zenaida macroura* y *Z. asiatica*) pájaros carpinteros (*Melanerpes uropygialis*,

Colaptes auratus) Matraca (*Toxostoma curvirostre*) verdin (*Auriparus flaviceps*) sastrerillo (*Psaltriparu minimus*) y gorrión común (*Carpodacus mexicanus*). En regiones donde el cardón, sahuaro y pitaya dulce coexisten el mas común fue el colibrí, aunque no fue el de mayor éxito de polinización. En flores del sahuaro la tasa de visita de los insectos fue mayor seguida de las aves y finalmente por murciélagos siendo las aves en este caso los polinizadores primarios.

IX. CONCLUSIONES

En este trabajo se obtuvieron resultados concordantes con otros autores con relación a la biología floral del cardón y se documentaron documentando además aspectos muy puntuales y específicos para los cardones de este sitio, dicha especificidad se atribuyen a las condiciones ecológicas que particularizan a la región de estudio. La separación a través el mar de Cortés del desierto sonorense aunado ala amplia distribución geográfica del cardón propicia que muchos procesos ecológicos y biológicos sucedidos en la especie sean particularizados. Esto implica que el cardón este regido por condiciones bióticas y abióticas distintas que modifican el medio donde se encuentra promoviendo adaptaciones de la especie a ese medio.

Finalmente concluyen los siguientes enunciados atribuidos a los resultados de esta investigación.

1. La estructura poblacional fue determinada basándose en la uniformidad de grupos de individuos con características afines, siendo la altura, ramificación y brazos maduros en los individuos los parámetros para definir las etapas de desarrollo que componen la estructura de la población. Se determinó que los individuos no maduros constituyen la mayor parte de la estructura poblacional, siendo los individuos juveniles los mas representativosy se demostró que no existe una homogeneidad en la estructura poblacional.

2. En El Comitán, la proporción relativa de sexos no puede ser fijada con base al muestreo de sus individuos en un solo año ya que existen individuos maduros que por lo menos en un año dejan de producir flores. Esta característica se denominó Alternancia de Producción (AP) y se refiere a la discontinuidad en la producción floral en un brazo o individuo. Se observó que la “real” frecuencia relativa de sexos en la población será determinada hasta que se diagnostique la expresión sexual de los individuos que presentan alternancia en una temporada. Es posible que la AP en el cardón presente algún patrón de intensidad y frecuencia dependiendo de las condiciones climáticas y necesidades nutrimentales del cardón. Este es un aspecto que se sugiere tenga mucha relación con la productividad de los individuos y por lo tanto participe en el reclutamiento de la especie en la población.

3. Se documenta la presencia de cardones que en sus flores presentan la función sexual femenina parcialmente desarrollada denominados Hermafroditas con Esterilidad Parcial Femenina. Estos individuos se comportan funcionalmente como masculinos, siendo su frecuencia indispensable en estudios de transición de sistemas reproductivos.

4. La proporción de la frecuencia relativa de sexos en la población del Comitán indica que la población presenta un sistema de reproducción trióico, adaptándose al patrón latitudinal de frecuencias descrito para la península de Baja California. No obstante, bajo la idea de evolución de sistemas trióicos a dioicos, se vislumbra la desaparición de los individuos hermafroditas dando lugar a una población compuesta por individuos masculinos y femeninos.

5. Las flores femeninas son significativamente diferente el resto de las expresiones, siendo en general más pequeñas, ligeras y con una cámara ovárica igual que en las flores masculinas.

6. La población de cardones en estas regiones del sur de la península finaliza su latencia invernal el 20 de marzo para dar inicio al periodo de brotación y finaliza el 22 de Agosto cuando finaliza la fructificación. El periodo reproductivo de la población dura 5 meses aproximadamente, de los cuales casi dos son de brotación, uno de floración y dos de fructificación. Según otros estudios las fechas de floración en cardón presentan diferencias entre temporadas, sin embargo prácticamente son las mismas que en esta población estudiada, variando dependiendo posiblemente a factores climáticos y fisiológicos de la especie en cada región.

7.- Existe un alto costo energético por parte de la especie para generar frutos ya que la proporción de frutos a partir de los botones es significativamente muy baja, comparada con otra cactácea columnar. Esto sugiere que existen mecanismos ecológicos o evolutivos que permiten el mantenimiento de la población en este ecosistema desértico.

8. Se determinó que las flores femeninas presentan menor productividad de néctar que las otras expresiones sexuales. Sin embargo no existieron diferencias significativas entre sexos respecto al contenido de carbohidratos en su néctar. Comparando con otras columnares el cardón de El Comitán produce cantidades significativamente mayores de néctar y

concentración de carbohidratos, que aunado a la gran cantidad de flores hacen del cardón un organismo de gran aporte nutrimental para el ecosistema que lo rodea.

9. Los botones y flores en brazos de cardón se presentaron principalmente en la región este – sur – oeste de los brazos, no obstante la mayor cantidad de frutos presentaron una distribución uniforme. Posiblemente la presencia de botones en esas orientaciones se deba a las condiciones que promueven la formación de flores en las mismas orientaciones, aunque no se descarta otras factores intrínsecos y ambientales que intervengan en la formación de botones.

10. Durante la etapa reproductiva correspondiente al año 2002 no se detectaron murciélagos nectaríferos que avalen que este sea el principal polinizador del cardón en la región. No obstante las aves son el visitante floral observado que realiza polinización. Se determinó que las palomas de alas blancas y una especie de carpinteros son las aves que presentan mayor actividad forrajera en el cardón, sin embargo, es necesario determinar en trabajos posteriores el éxito de polinización de los mayores visitantes florales.

11. Los polinizadores secundarios determinados para poblaciones Sonorenses funcionan como primarios en flores de cardón pertenecientes a la población de El Comitán, es el caso de las aves. Estas fueron (de mayor a menor tasa de visita): La paloma de alas blancas (*Zenaida asiatica*) una especie de carpintero residente (*Melanerpes uropygialis*) la calandria (*Icterus cucullatus*) la Matraca (*Toxostoma curvirostre*) Otra especie de carpintero (*Picoides scalaris*) el gorrión (*Carpodacus mexicanus*) y el pájaro azul

(*Aphelocoma coerulenscens*), son aves que no llegaron a visitar al menos una flor diaria. Se comprueba la presencia de la abeja melífera (*Apis mellifera*) dentro de las flores de cardón y se considera un agente co-polinizador del cardón, aspecto que se vislumbrará oportunamente en otras investigaciones. Las hormigas coleópteros y trips fueron consideradas como robadores de néctar al no presentar aparente beneficio a las flores de cardón, aunque en otras especies estos ordenes de insectos son los principales polinizadores de lagunas especies vegetales (Proctor et al. 1996; Moog *et al.*, 2002).

12. Tratamientos de emasculación en 30 flores indican que esta cactácea columnar no tiene capacidad de regenerarse asexualmente por medio de apomixis, teniendo que recurrir a la reproducción sexual o vegetativa para poder generar descendencia.

13. En este estudio se cumplieron con los objetivos planteados al inicio de esta investigación aceptándose oportunamente las hipótesis planteadas.

X. BIBLIOGRAFIA

- Alcorn, S. M., S. E. McGregor y G. Olin. 1961. Pollination of saguaro cactus by doves, nectar-feeding bats, and honey bees. *Science*. 133: 1594-1595.
- Anderson, E. F. 2002. *The Cactus Family*. Timber Press. 1776 pp.
- Amela García M. T. y P. S. Hoc. 2001. Pollination of *Passiflora*: do different pollinators serve species belonging to different subgenera?. *Acta Hort. (ISHS)* 561:71-74.
- Arita H. T. y C. Martínez del Río. 1990. Interacciones flor-murciélago: Un enfoque zoocéntrico. Instituto de Biología. Universidad Autónoma de México. México.
- Baker H. G., I. Baker y S. A. Hodges. 1998. Sugar concentration of nectars and fruits consumed by birds and bats in tropics and subtropics. *Biotropica* 30(4):559-586.
- Baker H. G. y I. Baker. 1983. Chemical constituents of nectar in relation to pollination mechanisms and phylogeny. Pp. 131–171 in: Nitecki, H. M. (ed.) *Biochemical aspects of evolutionary biology*. Chicago.
- Bashany., G. Toledo, L. E. González y G. Holguin. 2000. La caída de los gigantes: un análisis del decaimiento del cardón (*Pachycereus pringlei*) en Baja California Sur. *Ciencia y Desarrollo* 26 (150): 30-37.
- Begon, M., J.L. Harper y C.R. Townsend. 1996. *Ecology: Individuals, Populations and Communities* (3rd ed.). Blackwell Scientific, Publications, London.
- Bravo Hollis. H. 1978. *Las cactáceas de México. I* Universidad Autónoma de México. México, D. F. 743 pp.
- Bravo Hollis H. y H. Sánchez Mejorada. 1991. *Las cactáceas de México III*. Universidad Autónoma de México. México, D. F. 643 pp.

- Carrillo García, A., León de la Luz, J.L., Bashany. y Bethlenfalvay, G.J. 1999. Nurse plants, mycorrhizae, and plant establishment in a disturbed area of the Sonoran desert. *Restoration Ecology* 7: 321-335.
- Casas, A., A. Valiente Banuet, A. Rojas Martínez y P. Dávila. 1999. Reproductive biology and the process of the columnar cactus *Stenocereus stellatus* in central Mexico. *American Journal of Botany*. 86(4):534-542.
- Charlesworth B. y D. Charlesworth. 1978. A model for the evolution of dioecy and gynodioecy. *American Naturalist*. 112: 975-997.
- Cornejo, D. O. y B. B. Simpson. 1997. Analysis of form and function in North American columnar cacti (Tribe Pachycereeae). *American Journal Of Botany*. 84(11):1482-1501.
- De Viana, M. L., P. Ortega Baez, M. Saravia, E. I. Badano y B. Schlumpberger. 2000. Biología floral y polinizadores de *Trichocereus pasacana* (Cactaceae) en el Parque Nacional Los Cardones, Argentina. *Revista de Biología Tropical*. 49 (1).
- Del Castillo, R. F. 1986. La selección Natural de los Sistemas de cruzamiento en *Opuntia robusta*. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, México.
- Eguiarte, L. y C. Martínez del Río. 1987. El néctar y el polen como recurso: El papel ecológico de los visitantes a las flores de *Pseudobombax elliptical* (H. B. K.) Dugan. *Biotropica*. 19(1):74-84.
- Faegri, K. y Van Der Pijl, L. 1979. *The Principles of Pollination Ecology*. Pergamon Press, Oxford. (Chapter 8).
- Farley, C. A. 1969. *National Cancer Institute Monographs*. 31:541-555.

- Feinsinger P., 1983. Coevolution and pollination. In Coevolution. Eds D. J. Futuyma and M. Slatkin). Pp. 282-310. Sinauer Associates, Sunderland. USA.
- Fleming, T. H. 1989. Climb Every Cactus. BCI's Sonoran Desert Bat-Cactus Project concludes its first field season in Mexico. *Bats*. 7(3):3-6.
- Fleming, T. H. 1991. Following the Nectar Trail. Learning more about the diets of lesser long-nosed bats is helping to unravel the secrets of their long seasonal migrations. *Bats*. 9(4): 4-7
- Fleming, T. H., Maurice, S., Buchman, S. L. y Tuttle, M. D. 1994. Reproductive biology and relative male and female fitness in a trioecious cactus *Pachycereus pringlei* (*Cactaceae*). *American Journal of Botany*. 81 (7): 858-867.
- Fleming, T. H., Tuttle, M. D. y Horner, M. A. 1996. Pollination biology and the relative importance of nocturnal and diurnal pollinators in three species of Sonoran desert columnar cacti. *The Southwestern Naturalist*. 41(3): 257-269
- Fleming, T. H., Maurice, S. y Hamrick, J. I. 1998. Geographic variation in the breeding system and the evolutionary stability of trioecy in *Pachycereus pringlei*. *Evolutionary Ecology*. 12:279-289.
- Fleming, T. H. 2000. Pollination of cacti in the Sonoran Desert, *American Scientist*. 88 (5): 432-439.
- Fleming, T. H., C. T. Sahley, J. N. Holland, J. D. Nason y J. L. Hamrick. 2001. Sonoran desert columnar cacti and the evolution of generalized pollination systems. *Ecological Monographs*. 71(4):511-530.
- Franco, A. C. y P. S. Nobel. 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology*. 77

- Freeman C. E., R. D. Worthington y M. S. Jackson. 1991. Floral nectar sugar compositions of some South and Southeast Asian species. *Biotropica*. 23(4b):568-574.
- García, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto de Geografía de la Universidad Nacional Autónoma de México. México D. F.
- Gibson, A. C. y Nobel, P. S. 1986. *The cactus primer*. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts. 286 pp.
- Godínez Álvarez, H. O. 2000. Dispersión biótica de semillas de *Neobuxbaumia tetetzo* (Coulter) Beckeberg en el Valle de Tehuacán, Puebla. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.
- Harper, J. L. y J. White. 1974. The demography of plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 5:419-463.
- Holguin, G., R. Bowers y Y. Bashan. 1993. The degeneration of Cardon populations in Baja California Sur, Mexico. *Cactus and Succulent Journal (U. S.)*. 65:64-67
- Holland, J. N. y T. H. Fleming. 1999. Mutualistic interactions between *Upiga virescens* (Pyralidae) a pollinating seed-consumer, and *Lophocereus schottii* (Cactaceae). *Ecology*. 80(6):2071-2084.
- Howe H. F. y L. C. Westley. 1997. Ecology of pollination and seed dispersal. *In: Plant Ecology*. Crawley, M. J. Ed. Blackwell Science Ltd. U. K.
- Howell, D. J. 1974. Bats and Pollen: Physiological aspects of the syndrome of Chiropterophily. *Comp. Biochem. Physiol.* 48(A):263-276.
- INEGI. 1999. Mapas de estados y municipios. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. Ags, México.

- Koning, R. E., 1994. Pollination adaptations. Pollination adaptations, plant physiology website. http://koning.ecsu.ctstateu.edu/Plants_Human/pollenadapt.html
- Kovach, W. L. Oriana for Windows, version 1.06. Unregistered shareware version. Kovach Computing Services. Whales, UK.
- León de la Luz, J. L. y R. Domínguez Cadena. 1989. Flora of the Sierra de La Laguna, Baja California Sur, México. Madroño. 36
- León de la Luz, J. L. y Valiente Banuet, A. 1994. Las Cactáceas revisitadas: Un recurso natural diverso y predominantemente Mexicano. Ciencia y Desarrollo. 20 (117): 58-65.
- León de la Luz, J. L., R. Coria B., M. Cruz E. 1996. Fenología reproductiva de una flora árido-tropical de Baja California Sur, México. Acta Botánica Mexicana 35:45-64.
- León de la Luz, J. L., J. J. Pérez-Navarro y A. Breceda. 2000. A transitional xerophytic tropical plant community of the Cape Region, Baja California. Journal of Vegetation Science. 11:555-564.
- Martínez del Río C y H. Arita. 1987. El néctar y el polen como recursos: El papel ecológico de los visitantes a las flores de *Pseudobombax ellipticum* (H.B.K.) Dougl. Biotropica. 19(1):74-82.
- McAuliffe, J. R. 1991. Demographic shifts and plant succession along a late Holocene soil chronosequence in the Sonoran Desert of Baja California. Journal of Arid Environments. 20:165-178
- McGregor, S. E., S. M. Alcorn y G. Olin. 1962. Pollination and pollinating agents of the sahuaro. Ecology. 43(2):259-267.

- Molina Freaner, F., A. Rojas Martínez, T. H. Fleming y A. Valiente Banuet. In press (a).
Pollination biology of columnar cactus *Pachycereus pecten-aboriginum* in
northwestern Mexico. *Journal of Arid Environments*.
- Molina Freaner, F., Cervantes Salas, M., Buchmann, S. y Fleming, T. H. In press (b). Does
the pollinator abundance hypothesis explain geographic variation in the breeding
system of *Pachycereus pringlei*? *International Journal of Plant Sciences*.
- Moog, U., B. Fiala, W. Federle y U. Maschwits. 2002. Thrips pollination of the dioecious
ant plant *Macaranga hullettii* (Euphorbiaceae) in Southeast Asia. *American Journal
of Botany*. 89:50-59
- Moran, R. 1968. Cardon. *Pacific Discovery*. 21:2-9.
- Morgan, M. T. 2000. Evolution of interaction between plants and their pollinators. *Plant
Science Biology*. 15:249–259.
- Murawski, D. A., T. H. Fleming, K. Ritland y J. L. Hamrick. 1994. Mating system of
Pachycereus pringlei: an autotetraploid cactus. *The genetical Society of Great
Britain*. 71:86-94.
- Nassar, J. M., Ramírez, N. y Linares, O. 1997. Comparative pollination biology of
Venezuelan columnar cacti and the role of nectar-feeding bats in their sexual
reproduction. *American Journal of Botany*. 84(8):919-927.
- Niklas, K.J. 1986. Computer-simulated plant evolution. *Nature* 254: 78-86
- Nobel, P. S. 1980. Morphology, nurse plants, and minimum apical temperatures for young
Carnegiea gigantea. *Botanical Gazette*. 141:188-191.

- Parker, K. C. 1989. Height structure and reproductive characteristics of senita *Lophocereus schottii* (Cactaceae) in Southern Arizona. *The Southwestern Naturalist*. 34(3):392-401.
- Petit, S. 1997. The diet and reproductive schedules of *Leptonycteris curasoae curasoae* and *Glossophaga longirostris elongata* (Chiroptera: Glossophaginae) on Curaçao. *Biotropica* 29 (2): 214-223.
- Proctor, M., P. Yeo y A. Lack. 1996. *The Natural History of Pollination*. Timber Press. Portland, Oregon. 479 pp.
- Pyke, G. H. y N. M. Waser. 1981. The production of dilute nectars by hummingbird and honeyeater flower. *Biotropica*. 13:260-270.
- Ramírez, N. y M. K. Arroyo. 1990. Estructura poblacional de *Copaifera pubiflora* Benth. (Leguminosae, Caesalpinioideae) en los Altos Llanos Centrales de Venezuela. *Biotropica*. 22(2):124-132.
- Ruffner, G.A. y W.D. Clark. 1986. Extrafloral nectar of *Ferocactus acanthodes* (Cactaceae): composition and its importance to ants. *American Journal of Botany* 73: 185-189.
- Sahley, C. T. 1996. Bat and hummingbird pollination of an autotetraploid columnar cactus, *Weberbauerocereus weberbaubery* (Cactaceae). *American Journal of Botany*. 83(10):1329-1336.
- Salisbury, F. B. y C. W. Ross. 1994. *Fisiología Vegetal*. 4ª edición. Grupo editorial Iberoamericano. México, D. F. 751 pp.
- Schmidt, J. O. y Buchmann, S. L. 1986. Floral biology of the sahuaro (*Cereus giganteus*). *Oecologia* (Berlin) 69:491-498.

- Scogin, R. 1985. Nectar constituents of the Cactaceae. *The Southwestern Naturalist*. 30(1):77-82.
- Shreve, F. y I. L. Wiggins. 1964. *Vegetation and flora of the Sonoran Desert*. Two volumes. Stanford University Press.
- Silva Pereyra, P. C. R. 1996. Demografía comparativa de *Pachycereus pringlei* en dos unidades geográficas contrastantes del paisaje en Baja California Sur, México. Tesis de Maestría. UNAM. México.
- Slauson, L. A. 2000. Pollination biology of two chiropterophilous agaves in Arizona. *American Journal of Botany*. 87(6): 825-836.
- Suzan, H., G. P. Nabhan y D. Patten. 1994. Nurse plant and floral biology of a rare night-blooming cactus *Peniocereus striatus* (Brandege) F. buxbaum. *Conservation Biology* 8(2):461-470.
- Suzan, H., G. P. Nabhan y D. Patten. 1996. The importance of *Olneya tesota* as a nurse plant in the Sonoran Desert. *Journal of Vegetation Science*. 7(5):635-644.
- Tinoco Ojanguren, C. y F. Molina Freaner. 2000. Flower orientation in *Pachycereus pringlei*. *Canadian Journal of Botany*. 78(12):1489-1494.
- Turner, R. M., J. E. Bowers y T. L. Burgess. 1995. *Pachycereus pringlei*. In: *Sonoran Desert Plants, an ecological atlas*. The University of Arizona Press. 305-307.
- Tuttle, M. D. 1991. Bats, the cactus connection. *National Geographic*, June 1991.
- Valiente Banuet, A. 1991. Dinámica en el establecimiento de cactáceas: Patrones generales y consecuencias de los procesos de facilitación por plantas nodriza en los desiertos. Tesis de Doctorado. Centro de Ecología, UNAM, México.

- Valiente Banuet A., P. Dávila, R. J. Ortega, M. C. Arizmendi, J. L. León de la Luz, A. Breceda y J. Cancino. 1995. Influencia de la evolución de una pendiente piedemonte en una vegetación de cardonal de *Pachycereus pringlei* en Baja California Sur, México. *Investigaciones Geográficas*. 3:101-113.
- Valiente Banuet. A., Arizmendi, M. C., Rojas A. y L. Domínguez. 1996 -a. Ecological relationships between columnar cacti and nectar - feeding bats in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 12:103-119.
- Valiente Banuet, A., Ma. del C. Arizmendi y A. Rojas Domínguez. 1996 -b. Nectar-Feeding bats in the columnar cacti forest of Central Mexico. *Bats*. 14(2):12-15.
- Valiente Banuet, A., Rojas A., Ma. del C Arizmendi y A. P. Dávila. 1997. Pollination biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalaensis* and *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacán Valley, México. *American Journal of Botany*. 84(4): 452-455.
- Van der Pijl, L. 1956. Remarks on pollination by bats in the genera *Freycinetia*, *Duabanga* and *Haplophragma*, and on chiropterphily in general. *Acta Botanica Neerland*, 5:135-144.
- Vielle Calzada, J-P. , C.F. Crane y D.M. Stelly. 1996. Apomixis. The asexual revolution. *Science*. 274: 1322-1323.
- Vasek, F. C. 1980. Soil characteristics associated with a primary plant succession en a Mohave Desert dry lake. *Ecology*. 61(5):1013-1018.
- Wiggins, I. L. 1980. *Flora of Baja California*. Stanford University Press. Stanford, California. 1025 pp.

Yeaton, R. I., R. Karban y H. B. Wagner. 1980. Morphological growth patterns of sahuaro (*Carnegiea gigantea*: Cactaceae) on flats and slopes in Organ Pipe Cactus National Monument, Arizona. *The Southwestern Naturalist*. 25(3):339-349.

Zimmerman, M. 1988. Nectar production, flowering phenology and strategies for pollination. p:157-178 *In*: *Plant Reproductive Ecology*. Lovett D. J y L. Lovett D. Eds. Oxford University Press. New York.. 344 pp.