

CACTÁCEAS y suculentas mexicanas



VOLUMEN 61 No. 3

JULIO - SEPTIEMBRE 2016

ISSN 0526-717X

CACTÁCEAS y suculentas mexicanas

Volumen 61 No. 3
Julio-septiembre 2016

Editor Fundador
Jorge Meyrán

Consejo Editorial
Anatomía y Morfología
Dra. Teresa Terrazas
Instituto de Ecología, UNAM

Ecología
Dr. Arturo Flores-Martínez
Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN
Dr. Pablo Ortega-Baes
Universidad de Salta Argentina

Etnobotánica
Dr. Javier Caballero Nieto
Jardín Botánico IB-UNAM

Evolución y Genética
Dr. Luis Eguarte
Instituto de Ecología, UNAM

Fisiología
Dr. Oscar Briones
Instituto de Ecología A. C.

Florística
M. en C. Francisco González Medrano
Universidad Autónoma Metropolitana-Xochimilco

Horticultura
Dr. Candelario Mondragón Jacobo, INIFAP-UAQ
Dr. Elhadi Yahia
Universidad Autónoma de Querétaro

Química y Biotecnología
Dr. Francisco Roberto Quiroz Figueroa
Instituto de Biotecnología, UNAM

Sistemas Reproductivos
Dr. Francisco Molina F.
Instituto de Ecología Campus Hermosillo, UNAM
Dr. Jafet Nassar
Instituto Venezolano de
Investigaciones Científicas

Taxonomía y Sistemática
Dr. Fernando Chiang
Instituto de Ecología, UNAM
Dr. Roberto Kiesling
CRICYT, Argentina
Dr. John Rebman
Museo de Historia Natural, San Diego

Editores
Dr. Jordan Golubov
UAM-Xochimilco
Dra. María C. Mandujano Sánchez
Instituto de Ecología, UNAM
Dr. Humberto Suzán Azpíri
Facultad de Ciencias Naturales, UAQ, campus Juriquilla

Asistentes editoriales
Dra. Mariana Rojas Aréchiga
Instituto de Ecología, UNAM
Dra. Guadalupe Malda Barrera
Facultad de Ciencias Naturales, UAQ, campus Juriquilla

Diseño editorial y versión electrónica
Palabra en Vuelo, SA de CV

Impresión
Litográfica Dorantes SA de CV
Se imprimieron 1000 ejemplares, agosto de 2016
SOCIEDAD MEXICANA DE CACTOLOGÍA, AC

Presidenta Fundadora
Dra. Helia Bravo-Hollis †

Presidente
Christian Brachet Ize

Vicepresidente
Alberto Pulido Aranda

Tesorera
Roxana Mondragón Larios

Vocal
Araceli Gutiérrez de la Rosa

Fotografía de portada:
Pachycereus pecten-aboriginum
José Antonio Aranda Pineda



Cactáceas y Suculentas Mexicanas es una revista trimestral de circulación internacional y arbitrada, publicada por la Sociedad Mexicana de Cactología, A.C. desde 1955, su finalidad es promover el estudio científico y despertar el interés en esta rama de la botánica.

El contenido de los artículos es responsabilidad exclusiva de los autores y se encuentran bajo la licencia Creative Commons .

La revista *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* se encuentra registrada en los siguientes índices: CAB Abstracts, BIOSIS (Thomson Reuters), Periodica y Latindex.

The journal *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* is a publication of the Mexican Society of Cactology, published since 1955.

The articles are under the Creative Commons license .

The journal *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* is registered in the following indices: CAB Abstracts, BIOSIS (Thomson Reuters) Periodica and Latindex.

Dirección editorial (editor's address): *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*, Instituto de Ecología, UNAM, Aptdo. Postal 70-275, Cd. Universitaria, 04510, México, D.F.

Correo electrónico: mrojas@ecologia.unam.mx

Suscripciones



El costo de suscripción a la revista es de \$480.00 para México y 45 USD o 39 € para el extranjero. Suscripción y entrega en Lab. Genética y Ecología, Instituto de Ecología, UNAM (Dra. Mariana Rojas) \$400.00.

• Pago de suscripción mediante depósito en BBVA Bancomer a la cuenta: 0446308554 a nombre de Palabra en Vuelo SA de CV.

• Para transferencia en el mismo banco y cuenta con la CLABE: 012180004463085547.

• Para transferencia internacional añadir la clave: BCMRMXMPYM.

• Mediante PayPal enviar a la cuenta con el correo: palabraenvuelo1@gmail.com
Enviar comprobante de pago a los correos: mrojas@ecologia.unam.mx y palabraenvuelo@yahoo.com.mx

Subscription rates (includes shipment): 45.00 USD or 39.00 €.

• For national bank transfer in BBVA Bancomer with the account: 0446308554, CLABE: 012180004463085547.

• For international bank transfer in the same bank and account add the code: BCMRMXMPYM.

• For payment via PAYPAL, send the paid amount to palabraenvuelo1@gmail.com, then send proof of payment to mrojas@ecologia.unam.mx and palabraenvuelo@yahoo.com.mx

socmexact@yahoo.com

Consulta de la revista en formato digital en la siguiente liga (electronic editions available at the following link): web.ecologia.unam.mx/cactusmex



Se autoriza la reproducción total o parcial de los artículos siempre y cuando se cite la fuente y no sea con fines de lucro.

La Sociedad Mexicana de Cactología, AC agradece la coedición y el financiamiento de esta publicación a los fondos aportados por la Universidad Autónoma de Querétaro.



CACTÁCEAS y suculentas mexicanas

Volumen 61 No. 3 julio-septiembre 2016



Contenido

- Variación morfométrica y biomasa floral entre poblaciones naturales de *Opuntia caracasana* Salm-Dyck (Cactaceae) en zonas áridas de Venezuela**
Varela Romero CW, Torres G & Censore K 68
- ¿El tamaño importa? Estudio del daño provocado por un huracán a una población de una cactácea columnar endémica de México**
Aranda Pineda JA, Fernández Muñiz T, Marten Rodríguez S & Quesada Avendaño M 85
- Coryphantha radians* (De Candolle) Britton & Rose**
Ramírez Hernández A 96

Contents

- Morphometric variation and floral biomass between natural populations of *Opuntia caracasana* Salm Dyck (Cactaceae) in arid zones of Venezuela**
Varela Romero CW, Torres G & Censore K 68
- Size matters? Study of the damage provoked by a hurricane into a population of an endemic columnar cactus of Mexico**
Aranda Pineda JA, Fernández Muñiz T, Marten Rodríguez S & Quesada Avendaño M 85
- Coryphantha radians* (De Candolle) Britton & Rose**
Ramírez Hernández A 96

Variación morfométrica y biomasa floral entre poblaciones naturales de *Opuntia caracasana* Salm-Dyck (Cactaceae) en zonas áridas de Venezuela

Varela Romero Carlos W^{1*}, Torres Geizon² & Censore Karen³

Resumen

Se evaluó la variación morfométrica, biomasa floral y producción de estructuras reproductivas en dos poblaciones de *Opuntia caracasana* ubicadas en las zonas áridas Mangle Lloroso (estado Falcón) y La Bocaina (estado Carabobo) de la costa venezolana. Se analizaron las siguientes variables: número de yemas florales, número de flores abiertas, número de frutos inmaduros, número de frutos maduros, diámetro floral externo, diámetro floral interno, longitud floral, longitud del pericarpelo y la biomasa seca de los verticilos florales (tépalos, androceo, gineceo y pericarpelo +receptáculo). Se realizó un análisis de componentes principales para evaluar las afinidades entre las poblaciones. No se encontraron diferencias en la producción de flores y frutos, mientras que las dimensiones y biomasa floral variaron significativamente entre poblaciones. Las flores de la población de La Bocaina resultaron más grandes y pesadas en comparación a las de Mangle Lloroso, evidenciándose una segregación de las dos poblaciones, con una varianza explicada de los datos de 66.96%. Las variables asociadas a la biomasa y la longitud floral fueron las variables que más contribuyeron a la variación interpoblacional encontrada en esta especie.

Palabras claves: biología floral, morfometría floral, variabilidad interpoblacional.

Abstract

The morphometric variation, floral biomass and production of reproductive structures were evaluated in two *Opuntia caracasana* populations located in the arid areas Mangle Lloroso (Falcon state) and La Bocaina (Carabobo state) of the Venezuelan coast. The following variables were analyzed: Number of flower buds, number of opened flowers, number of unripe fruits, number of ripe fruits, outer floral diameter, inner floral diameter, floral length, length pericarpel and dry biomass of floral whorls (tepals, androecium, gynoecium and pericarpel + receptacle). A Principal Component Analysis was made to evaluate the affinities between the populations. No differences were found between the production of flowers and fruits, while the dimensions and floral biomass changed significantly between populations. The flowers population of La Bocaina were larger and heavier compared to Mangle Lloroso, showing segregation of the two populations, with an explained variance of data 66.96%. The variables associated with biomass, and length

¹ Universidad Autónoma de Querétaro, Facultad de Ciencias Naturales. Querétaro, Qro. México.

² Universidad de Los Andes, Facultad de Ciencias. La Hechicera, Mérida. Venezuela.

³ Universidad de Carabobo. Facultad de Ciencia y Tecnología. Valencia, Carabobo. Venezuela.

*Autor de correspondencia: anfirrox@gmail.com

floral were the variables that contributed most to the inter-population variation found in this species.

Key words: floral biology, floral morphometry, interpopulational variability.

Introducción

La familia Cactaceae cuenta con aproximadamente 124 géneros y 1438 especies, todas de origen americano y ampliamente distribuidas en el mundo, siendo México su centro de diversificación (Judd *et al.* 2002, Arias *et al.* 2012). *Opuntia* es considerado un género representativo de la familia, con cerca de 191 especies, ampliamente distribuido en América e introducido y naturalizado en algunas regiones de África, Asia, Australia y Europa, con una gran distribución altitudinal, que va desde el nivel del mar hasta por

encima de los 4000 m snm (Griffith & Portert 2009; Nattero & Malerba 2011; Arias *et al.* 2012). En Venezuela, *Opuntia* está representada por ocho especies, las cuales se presentan como elementos naturales de los ecosistemas áridos y semiáridos, siendo las especies *O. caracasana* y *O. elatior* las más ampliamente distribuidas en el país (Trujillo 2008).

Los estudios sobre la variación de los caracteres morfológicos en plantas muestran que éstos se relacionan con parámetros ambientales (Schoettle & Rochelle 2000; Keiper & Mc Coinche 2001), la localización y distribución geográfica de las poblaciones (Ramírez *et al.* 2010) y factores genéticos intrínsecos entre los individuos de una población (Espinoza *et al.* 2014), entre otros. Estos trabajos se enfocan principalmente a resolver problemas a diferentes niveles taxo-



Carlos W. Varela Romero

FOTO 1. Flor de *Opuntia caracasana*, población de Mangle Lloroso (Falcón).

nómicos o variaciones sometidas a un gradiente geográfico, ambiental o altitudinal, los cuales son fundamentales para entender los factores que influyen en los procesos de adaptación y especialización biológica (Jones 1988; Begon *et al.* 2006). Además, la mayoría de estas investigaciones están enfocadas principalmente a caracteres vegetativos, frente a la variación morfológica reportada para los caracteres reproductivos. En este sentido, los caracteres reproductivos que generalmente muestran mayor grado de variación morfológica (como producto de la variabilidad genética de cada especie) son las dimensiones florales y la biomasa de las estructuras reproductivas (Faegri & van der Pijl 1979; Proctor *et al.* 1996; Silveira & Sazima 2007).

La variación de los atributos morfológicos florales puede ser afectada tanto por factores abióticos como bióticos. Se ha encontrado que una amplia variación en la morfología floral puede estar asociada a los patrones de distribución geográfica de las poblaciones (Jones 1988; Domínguez *et al.* 1998; Hodgins & Barrett 2008). En algunos casos el gradiente latitudinal, el de precipitación y de temperatura están correlacionados con el tamaño y biomasa de las flores, y en general con el esfuerzo reproductivo de la planta (Hodgins & Barrett 2008; Paiaro 2011). Paiaro *et al.* (2010) indican que las variables reproductivas de las plantas de *Anarthrophyllum desideratum* (Fabaceae) se asociaron con la temperatura y las precipitaciones, indicando que el éxito reproductivo sería máximo a temperaturas y precipitaciones intermedias y disminuiría hacia sitios con condiciones ambientales extremas, es decir, que tanto a bajas como altas temperaturas y precipitaciones se restringe la asignación reproductiva en las

poblaciones de esta especie. Por otra parte, se tiene evidencia de que estos atributos florales pueden estar siendo modulados y seleccionados por la coadaptación que tienen las flores y sus polinizadores (Faegri & van der Pijl 1979; Cosacov *et al.* 2012), por la asignación de recursos a la producción de flores y despliegue floral (Charlesworth & Charlesworth 1987), el tipo de recompensa floral ofrecida (Paiaro *et al.* 2012), entre otros.

Los estudios comparativos en cuanto a dimensiones y biomasa floral intra e interpoblacional son relativamente escasos (Endress 1996; Vázquez-Benítez *et al.* 2016). En la familia Cactaceae los estudios alométricos reproductivos son prácticamente inexistentes, si se comparan entre especies silvestres y cultivadas, híbridos o de importancia económica (Arroyo 2007). Arias (1989) evaluó la variación morfológica en poblaciones de *Astrophytum ornatum* en zonas áridas de Querétaro, con base en caracteres vegetativos y reproductivos, corroborando la delimitación de la especie; Chamberland (1997) estudió la variación morfológica de las semillas del complejo *Echinocactus polycephalus* que incluye a las variedades *polycephalus* y *xeranthemoides*, y concluyó que los caracteres analizados de las semillas, no apoyan el reconocimiento a nivel de especies de estas variedades; mientras que, Vázquez-Benítez *et al.* (2016) utilizando análisis multivariados, pudieron circunscribir, con base en variables morfométricas, 45 especies y tres subespecies dentro del género *Coryphantha*.

El presente trabajo tiene como objetivo general examinar la variación morfométrica y de biomasa floral de la especie *Opuntia caracasana* Salm-Dyck (Cactaceae) en dos poblaciones de zonas áridas en Venezuela.

Específicamente, buscamos responder a las siguientes interrogantes: ¿Existe variación morfométrica y de biomasa floral entre poblaciones de áreas geográficas diferentes? ¿Poblaciones de diferentes áreas geográficas muestran las mismas relaciones alométricas florales? ¿Representan las variaciones morfométricas y de biomasa floral evidencias suficientes para diferenciar poblaciones de diferentes áreas geográficas?

Material y métodos

Especie de estudio

Opuntia caracasana Salm-Dyck (Cactaceae) es una planta arbustiva, con un sistema radicular fibroso, extenso y poco profundo, penetrando con gran facilidad en las grietas y suelos duros y pedregosos. Ramificada, de entre 70 cm y 3 m de altura. Tallos y cladodios son aplanados, obovados, segmentados, de base estrecha, fotosintéticos, con cutícula gruesa y tejidos para el almacenamiento de agua. Hojas caducas sólo presente sobre tallos jóvenes, reemplazadas por espinas que brotan desde las areolas. Con dos clases de espinas, espinas cortas o gloquidios (finas, de aspecto veloso e irritantes al tacto) y espinas largas (duras, 3-4 cm de largo). Flores actinomorfas, epíginas, hermafroditas, sésiles, solitarias, localizadas en la parte superior del cladodio. Tépalos externos coriáceos de color verde amarillento, tépalos internos petaloideos, imbricados, de color amarillo claro. Androceo de estambres numerosos, polistémonos, isodínamos, anteras con dehiscencia longitudinal, dorsifijas. Gineceo monocárpico, rodeado por un pericarpelo succulento de color verde, con gloquidios amarillos-pardos; estilo indiviso y terminal; estigma capitado. Ovario ínfero, placentación parietal, óvulos numerosos. Fruto tipo baya de forma ovoide esférica, por lo general de color rojo en la madurez con abundantes semillas,

pequeñas, redondeadas y de color negro (Hoyos 1985) (Fotos 1-5).

Sitio de estudio

El trabajo se realizó en dos localidades de las zonas áridas al norte de Venezuela. La primera área de estudio está ubicada en la localidad llamada Mangle Lloroso (12° 11' 52" N y 70° 01' 58" O), en la planicie costera al noroeste de la Península de Paraguaná, en el estado Falcón al noroeste de Venezuela. De relieve bajo y plano, suelos de origen coralino, muy erosionados y arenosos. Presenta un clima árido con temperatura promedio de 27-30 °C, fuertes vientos con una velocidad media de 6.4 km/h, escasa precipitación a lo largo del año (menor a 500 mm) y una tasa alta de evapotranspiración que se encuentra entre los 1600 y 2300 mm anuales (Díaz 1988; Lemus & Ramírez 2002). Los meses más secos van de enero a finales de julio, mientras que de octubre a diciembre corresponde a los de mayor pluviosidad (Fig. 1a). Presenta una riqueza baja en especies vegetales, donde predomina *Prosopis juliflora* (Fabaceae), adoptando forma arbustiva y mezclada con cactáceas (principalmente *Opuntia* spp.) creando una barrera impenetrable de individuos de bajo porte (Matteucci 1987; Varela 2015) (Foto 6).

La segunda área de estudio está ubicada en una localidad cercana a la laguna La Bocaina (10° 26' 56" N y 67° 55' 51" O), adyacente a la playa de Patanemo, en el Parque Nacional San Esteban en la costa del estado Carabobo, en la región centro-norte de Venezuela. Las zonas más bajas que dan hacia la vertiente norte de la montaña están dominadas por matorrales xerófilos, espinares y manglares, con gran presencia de cactáceas columnares (*Cereus* sp.), y de bajo porte entre las que destacan varias especies de *Opuntia* (Caula *et al.* 2016). Presenta una temperatura media anual de entre 26-28 °C y registra una precipitación promedio de unos 925 mm al año,

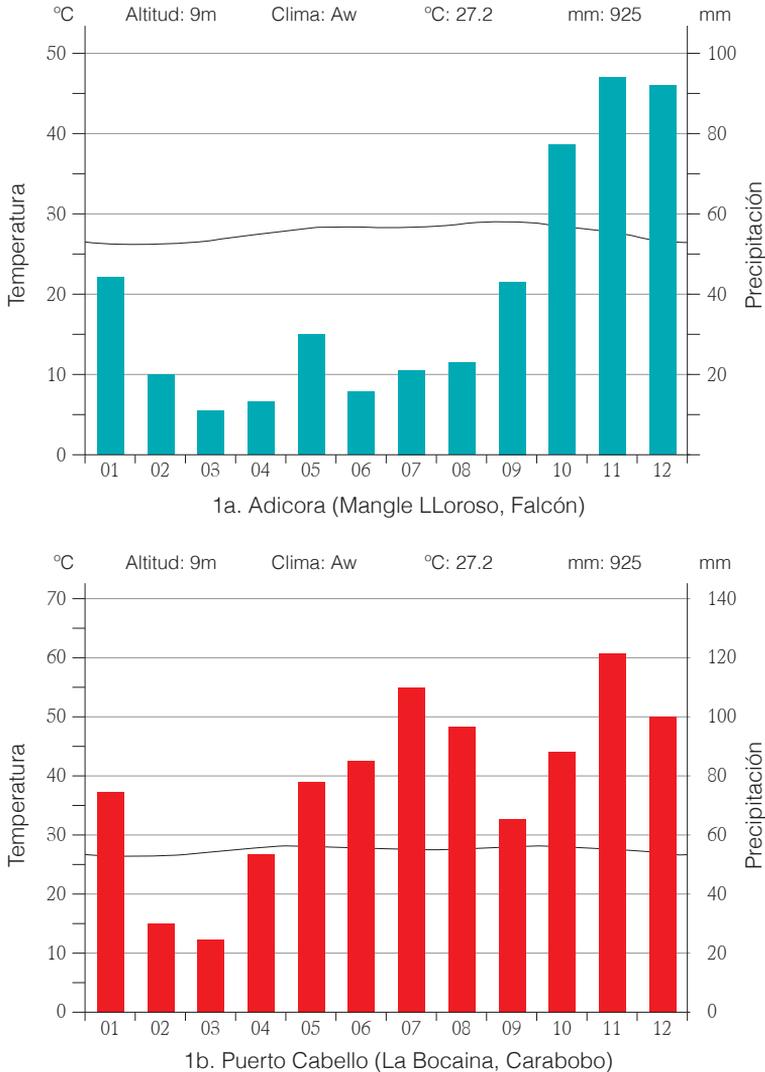


FIGURA 1. Climograma de las áreas de estudio: 1a- Estación meteorológica de Adicora (Mangle Lloroso, estado Falcón). 1b- Estación meteorológica de Puerto Cabello (La Bocaina, estado Carabobo). (datos de registro: 1975-2010; tomado de: <http://www.inameh.gob.ve/web/>)

con un período de sequía de aproximadamente tres a cuatro meses, entre enero y mayo (Fig. 1b. Caula *et al.* 2016).

Producción de estructuras reproductivas

Se contabilizó el número de yemas florales, flores abiertas, frutos inmaduros y frutos maduros por rama en 20 individuos por localidad, para luego

ser promediados y expresados en porcentaje de flores y frutos producidos.

Dimensiones florales

Las medidas florales fueron realizadas en 20 flores en antesis, seleccionadas al azar en 20 individuos en cada localidad. Las medidas fueron realizadas con un vernier y expresadas en



Carlos W. Varela Romero

FOTO 2. Individuo de *Opuntia caracasana*, población de Mangle Lloroso (Falcón).



Karen Censore

FOTO 3. Flor de *Opuntia caracasana*, población de La Bocaina (Carabobo).



Carlos W. Varela Romero

FOTO 4. Polinización por abejorro en las flores de *Opuntia caracasana* (Mangle Lloroso).

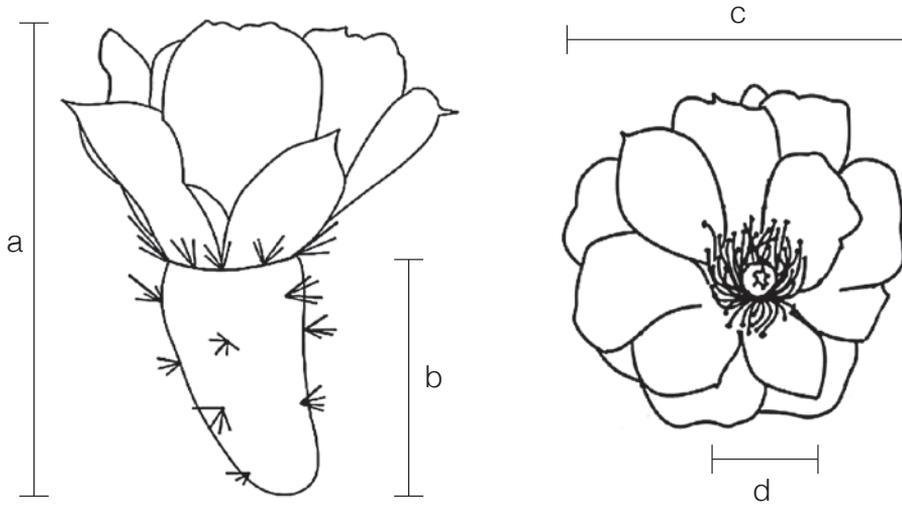


FIGURA 2. Esquema de la flor de *Opuntia caracasana*, indicando las variables morfológicas consideradas: a. longitud floral, b. longitud del pericarpelo, c. diámetro floral externo, y d. diámetro floral interno.

milímetros. La Figura 2 muestra las medidas florales que fueron consideradas, las cuales son las siguientes: longitud total de la flor, medida entre la base de la flor y la altura de los tépalos; longitud del pericarpelo, distancia entre la base de la flor y la inserción de los tépalos; diámetro floral externo, como la medida entre ápices opuestos de los tépalos; diámetro floral interno o sexual, representa la medida al interior de la flor, relativa a los estambres. Para ambos diámetros se realizaron dos mediciones perpendiculares (Ramírez *et al.* 1990).

Biomasa floral

Las 20 flores por localidad sobre las que se realizaron las mediciones de longitud y diámetro floral, fueron preservadas en alcohol al 70%. En el laboratorio las flores fueron disectadas y separadas en los siguientes verticilos o partes florales: tépalos, androceo, gineceo, pericarpelo + receptáculo. El gineceo fue cuidadosamente removido de las paredes del pericarpelo, utilizando un microscopio estereoscópico y un bisturí. Las partes florales se desecaron en una estufa a 40°C y fueron pesadas durante 10 días hasta

que el peso seco fue constante. Las mediciones se realizaron utilizando una balanza analítica y fueron expresadas en miligramos. El peso total de la flor se estimó sumando los pesos secos promedios de cada verticilo. Se utilizó la biomasa seca floral (verticilos y total de la flor) como una medida de asignación de recursos, debido a su relativa facilidad de manejo y que resulta un buen indicador de la distribución de energía y recursos para las estructuras reproductivas (Brunet 1992; Hokche 2000).

Análisis de los resultados

Se aplicó la prueba de *t* Student para establecer si las variables consideradas varían entre localidades, utilizando el programa JMP 5.0.1 (Manly 2005). Los datos de producción de estructuras reproductivas (número de yemas florales, flores abiertas, frutos inmaduros y frutos maduros) no presentaron distribución normal, así que los valores fueron transformados utilizando la raíz cuadrada (Ramírez & Berry 1993). Se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP), con matriz de correlaciones centradas, de manera que las variables tienen el mismo peso en el aná-

CUADRO 1. Producción de flores y frutos, dimensiones y biomasa floral de *Opuntia caracasana* para cada una de las localidades estudiadas.

Variables	Localidad	
	La Bocaina (Carabobo) $\bar{X} (\pm de)$	Mangle Lloroso (Falcón) $\bar{X} (\pm de)$
Núm. yemas florales	3.15 (± 1.46)	2.35 (± 1.31)
Núm. flores abiertas	1.25 (± 0.55)	1.2 (± 0.41)
Núm. frutos inmaduros	1.05 (± 1.23)	0.25 (± 0.79)
Núm. frutos maduros	2.66 (± 1.32)	2.5 (± 1.88)
Medidas (mm)		
Diámetro floral externo	60.85 (± 1.73)	51.48 (± 6.10)
Diámetro floral interno	20.46 (± 2.09)	19.50 (± 3.69)
Longitud floral	68.59 (± 3.62)	58.57 (± 8.73)
Longitud del pericarpelo	30.56 (± 1.21)	25.09 (± 3.54)
Biomasa (mg)		
Tépalos	0.23 (± 0.04)	0.15 (± 0.03)
Androceo	0.26 (± 0.05)	0.13 (± 0.04)
Gineceo	0.05 (± 0.01)	0.02 (± 0.01)
Pericarpelo + receptáculo	0.37 (± 0.04)	0.26 (± 0.05)

\bar{X} = promedio; de = desviación estándar; mm = milímetros; mg = miligramos

lisis (Jongman *et al.* 1995). Este análisis permitió evaluar qué tan importantes fueron las variables escogidas para la delimitación de las poblaciones consideradas de esta especie. El análisis se realizó empleando el programa PC-ORD 6 (Manly 2005).

Resultados

El cuadro 1 muestra la producción de flores y frutos, dimensiones florales y pesos secos de los verticilos de las flores de *O. caracasana*, para las dos localidades estudiadas. El número de yemas producidas y de flores abiertas por individuo no varió significativamente entre poblaciones ($t = 1.68$; $gl = 19$; $P = 0.1076$ y $t = 0.26$; $gl = 19$; $P = 0.7971$, respectivamente). De igual forma, la produc-

ción de frutos inmaduros y frutos maduros no fue diferente entre las localidades de La Bocaina y Mangle Lloroso ($t = 2.09$; $gl = 19$; $P = 0.0498$ y $t = 0.29$; $gl = 19$; $P = 0.7687$).

Con respecto a las dimensiones florales, encontramos que las flores de La Bocaina presentaron un mayor diámetro floral externo ($t = 6.75$; $gl = 19$; $P < 0.0001$), mayor longitud floral ($t = 4.45$; $gl = 19$; $P = 0.0003$) y pericarpelos más largos ($t = 6.74$; $gl = 19$; $P < 0.0001$), que las flores de la localidad de Mangle Lloroso. Mientras que el diámetro floral interno o sexual no presentó variaciones significativas entre las poblaciones ($t = 0.65$; $gl = 19$; $P = 0.5274$) (Cuadro 1). La biomasa seca de los verticilos florales en *O. caracasana*, resultaron diferentes entre las

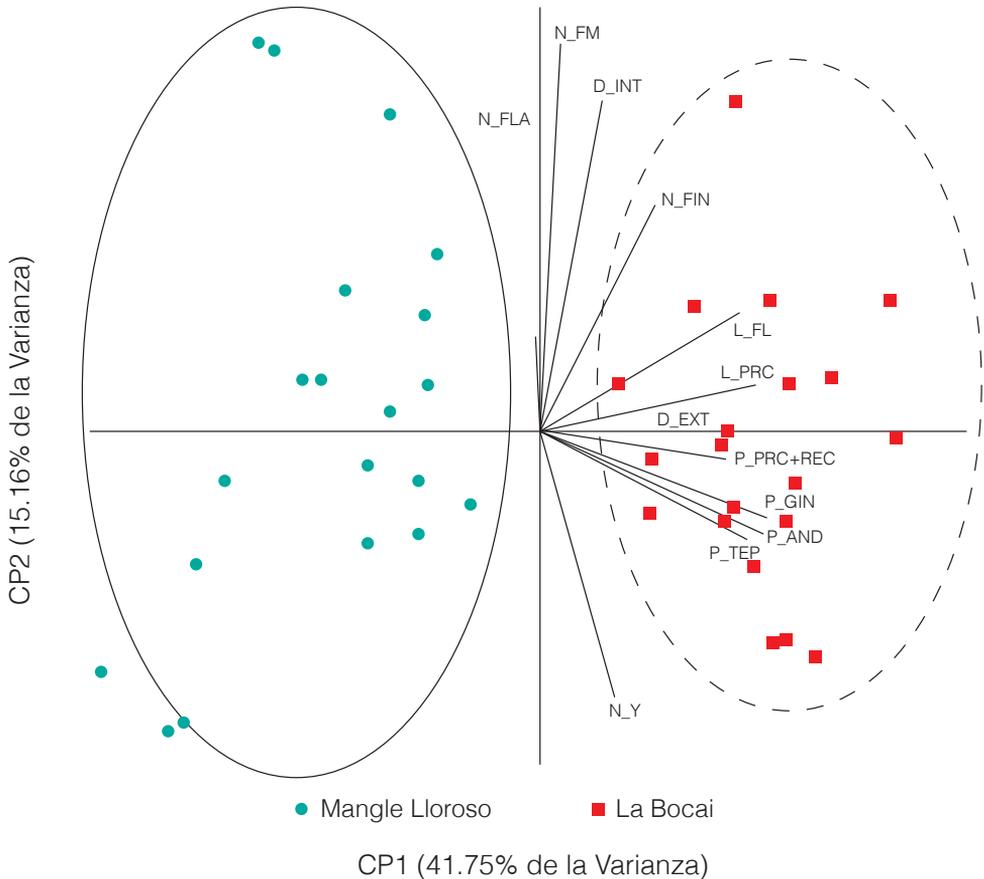


FIGURA 3. Ordenación de las poblaciones de *Opuntia caracasana* con caracteres morfométricos y biomasa floral, a través del Análisis de Componentes Principales (ACP).

localidades estudiadas (Cuadro 1). El peso de los tépalos ($t = 9.58$; $gl = 19$; $P < 0.0001$), androceo ($t = 12.59$; $gl = 19$; $P < 0.0001$), gineceo ($t = 8.76$; $gl = 19$; $P < 0.0001$) y pericarpelo + receptáculo ($t = 7.45$; $gl = 19$; $P < 0.0001$) variaron significativamente entre las poblaciones. En general se encontró que las flores de La Bocaina fueron más pesadas (0.91 ± 0.15 mg) y grandes que las de Mangle Lloroso (0.56 ± 0.13 mg).

El Análisis de Componentes Principales (ACP) mostró que las características utilizadas aportaron información suficientemente importante para diferenciar las dos poblacio-

nes de *O. caracasana*. La varianza acumulada y explicada de los datos originales en los tres primeros componentes fue de 66.96%. En el Cuadro 2 se muestran los coeficientes de correlación de las variables estudiadas con los primeros seis componentes principales y la Figura 3 muestra la representación gráfica de los dos primeros componentes que acumulan el 56.91% de la varianza total.

Las características morfométricas y de biomasa floral permitieron segregar claramente las dos poblaciones estudiadas: Mangle Lloroso y La Bocaina (Fig. 3). Siete de las 12 variables consideradas estuvieron

Carlos W. Varela Romero



FOTO 5. Yemas florales de *Opuntia caracasana*, población de Mangle Lloroso (Falcón).

Carlos W. Varela Romero



FOTO 6. Población de *Opuntia caracasana* en Mangle Lloroso (Falcón).

CUADRO 2. Coeficientes de correlación de las variables morfométricas y de biomasa floral de *Opuntia caracasana* con los primeros seis componentes principales (CP). Los valores mayores para los dos primeros componentes se resaltan en negritas. Los valores subrayados corresponden a las variables que más peso tuvieron en el análisis.

Variable*	CP1	CP2	CP3	CP4	CP5	CP6
D_EXT	0.749	0.008	0.205	-0.101	0.144	0.470
D_INT	0.242	0.683	0.260	-0.038	-0.513	0.296
L_FL	0.786	0.249	0.369	-0.230	0.037	-0.221
L_PRC	0.848	0.097	0.261	-0.229	0.105	-0.241
P_TEP	0.812	-0.220	-0.222	-0.033	-0.070	0.131
P_AND	0.883	-0.207	-0.110	0.015	-0.099	-0.039
P_GIN	0.890	-0.176	0.017	0.053	-0.139	-0.188
P_PRC + REC	0.727	-0.056	-0.347	0.073	0.349	0.025
N_Y	0.292	-0.547	0.033	0.566	-0.455	-0.099
N_FLA	-0.017	0.199	-0.700	0.666	0.317	-0.058
N_FIN	0.448	0.506	-0.411	0.477	0.133	0.189
N_FM	0.079	0.799	-0.376	0.086	-0.105	-0.337

*D_EXT = diámetro floral externo; D_INT = diámetro floral interno; L_FL = longitud floral; L_PRC = longitud del pericarpelo; P_TEP = peso de los tépalos; P_AND = peso del androceo; P_GIN = peso del gineceo; P_PRC + REC = peso del pericarpelo + receptáculo; N_Y = número de yemas florales; N_FLA = número de flores abiertas; N_FIN = número de frutos inmaduros; N_FM = número de frutos maduros.

positivamente asociadas al primer componente principal (CP1): diámetro floral externo (D_EXT), longitud floral (L_FL), longitud del pericarpelo (L_PRC), peso de los tépalos (P_TEP), peso del androceo (P_AND), peso del gineceo (P_GIN), peso del pericarpelo + receptáculo (P_PRC + REC) (Cuadro 2). Al segundo componente (CP2) estuvieron asociadas positivamente: el diámetro floral interno (D_INT), número de frutos inmaduros (N_FIN), número de frutos maduros (N_FM) y negativamente el número de yemas florales (N_Y); mientras que al tercer componente se le asoció el número de flores abiertas (N_FLA) (Cuadro 2). El peso del gineceo, peso del androceo, la longitud floral y el peso de los tépalos, fueron las variables más importantes y que más aportaron en el ACP, para segregar las poblaciones estudiadas (Cuadro 2).

Discusión

Las poblaciones estudiadas de *O. caracasana* en ambientes áridos de Venezuela presentaron variaciones significativas en cuanto a las variables morfométricas y de biomasa floral consideradas. Nuestros resultados indican que las medidas de diámetro floral externo, longitud floral y longitud del pericarpelo presentaron diferencias entre las dos poblaciones estudiadas, así como las variables relacionadas con la biomasa de los verticilos florales: peso de los tépalos, androceo, gineceo y pericarpelo + receptáculo. Se ha reportado que las diferencias en la formación y constitución de estructuras reproductivas en varias especies de cactáceas, pueden estar asociadas a diversas estrategias relacionadas con los esfuerzos reproductivos de las

especies, la edad y tamaño de la planta, la presencia de polinizadores, dispersores y/o depredadores (Arroyo 2007; Nassar & Emaldi 2008). Además, se ha demostrado que el tamaño y número de estructuras pueden estar restringidas por la asignación de recursos para la reproducción (Charlesworth & Morgan 1991; Brunet 1992).

El número de yemas florales, flores abiertas, frutos inmaduros y frutos maduros producidos, no presentaron variación significativa entre las poblaciones estudiadas. Sin embargo, observamos que en la población de La Bocaina se encontraron individuos menos ramificados y con una producción, ligeramente mayor de flores y frutos, en comparación a la población de Mangle Lloroso, que presentó individuos más ramificados, que tienden a producir menos estructuras reproductivas (obs. pers.) (Cuadro 2). En este sentido, se ha documentado para el género *Opuntia*, que un balance hormonal puede estar relacionado con esta condición de asignación de recursos entre la reproducción sexual y la propagación clonal (Aguilar & Chávez 1995). Una alta producción de flores causa una disminución en la producción de cladodios llevando a una reducción en el crecimiento de la planta, mientras que, una alta producción de cladodios disminuiría la producción de flores y por consiguiente el potencial para la reproducción sexual en especies de este género (Bowers 1996; Nattero & Malerba 2011). La propagación vegetativa en *Opuntia* es muy común en condiciones naturales y muchas especies se reproducen principalmente por esta vía (Bobich & Nobel 2001), mientras que para las especies de otros géneros de cactáceas la inversión de energía en la producción de flores es importante y relativamente alta (Casas *et al.* 1999; Vázquez-Díaz *et al.* 2016).

La población de La Bocaina presentó flores más grandes y pesadas en comparación a las flores encontradas en la población de Mangle Lloroso. Se ha documentado que los caracteres vegetativos suelen ser más variables que los reproductivos (Briggs 1969; Martínez-Peralta *et al.* 2014), y en particular, se ha encontrado que algunas características morfológicas, morfométricas y de biomasa reproductiva como color de las flores, longitud floral, longitud del tubo floral, relación longitud/diámetro floral, biomasa de las estructuras de atracción entre otros, han sido señalados como los atributos más importantes para distinguir las poblaciones dentro de una misma especie (Varela & Artigas 2009; Alvarado & Cuevas 2010; Ramírez *et al.* 2010). Panseri *et al.* (2004) indican que los análisis en la variación del diámetro de la corola realizado en las flores de *Turnera sidoides* (Turneraceae), muestran que dicho carácter presenta una gran variación intra e interpoblacional. Ramírez *et al.* (2010) encontraron en flores de la especie *Pachira quinata* (Malvaceae), procedentes de varias regiones de Centroamérica y Sudamérica, que las características morfométricas florales con mayor contribución a la diferenciación de las poblaciones fueron el diámetro floral externo, el largo floral, largo del tubo y la hercogamia. Tanto el largo como el diámetro floral, son atributos relacionados con el tamaño general de la flor que determinan la forma, el plano simétrico y la atracción de polinizadores (Radford *et al.* 1974; Faegri & van der Pijl 1979) y, por lo tanto, claves para la reproducción y flujo genético. Por otro lado, con respecto al diámetro floral interno, el cual es relacionado con la ubicación de los órganos sexuales de la flor (conjunto de estambres y carpelo), encontramos que este no varió entre las poblaciones estudiadas.

Algunos autores señalan que las medidas de los órganos relacionados con el sistema de apareamiento varían menos que los órganos florales relacionados con la atracción de polinizadores (Worley *et al.* 2000; Ushimaru & Nakata 2002), siendo los primeros más conservados y menos afectados por las condiciones ambientales.

En la actualidad existen pocos estudios enfocados a la variación morfológica y particularmente, hacia características morfométricas reproductivas en la familia Cactaceae (Arroyo 2007). Estos estudios se han basado principalmente, en la relación y variación de los caracteres con las condiciones ambientales, distribución geográfica, procesos de domesticación, variación en la producción de frutos y semillas y aprovechamiento de ciertas especies (Reyes-Agüero *et al.* 2005; Arroyo 2007; Nassar & Emaldi 2008). Arias (1989) concluyó al evaluar la variedad morfológica y alométrica de flores de *Astrophytum ornatum*, en zonas áridas de Querétaro, que los caracteres analizados no son significativamente estables dentro y entre poblaciones para definir variedades. Por otro lado, Nassar & Ramírez (2004) al comparar la morfometría floral de *Melocactus curvispinus* entre poblaciones de continente y costa en Venezuela, encontraron que las flores continentales fueron significativamente más grandes, de tubos más estrechos, pesadas y hercógamas, en comparación con las flores de las poblaciones costeras, esta condición parece estar asociada a una combinación de periodos reproductivos amplios, una polinización especializada y la capacidad de autofecundación, garantizando, de esta manera, la estrategia reproductiva de la especie bajo condiciones áridas, mientras que, Vázquez-Díaz *et al.* (2016) al estudiar la biología floral de la especie endémica mexicana

Echinocereus schmollii en condiciones silvestres y de invernadero, encontraron que las poblaciones silvestres presentaron una menor asignación de recursos en la producción de ramas florales, que las de invernadero.

Los resultados del ACP, indicaron que siete de las doce características morfológicas florales, presentaron un amplio intervalo de variación cercano al 70% de varianza de los datos. Estas características permitieron establecer asociaciones espaciales para los individuos de las poblaciones de *O. caracasana*. Resultados comparables fueron obtenidos por Reyes *et al.* (2004), quienes registraron un valor de 65% para la ordenación de atributos morfológicos y variantes poblacionales de *O. ficus-indica*, y por Reyes-Agüero *et al.* (2005) en un estudio del género *Opuntia* para México, alcanzaron valores cercanos al 80% de variación morfológica, morfométrica y de biomasa reproductiva.

Los análisis estadísticos multivariados de ordenación, utilizando características morfológicas y morfométricas reproductivas, han sido utilizados para corroborar la caracterización de especies, analizar los patrones de variación intra e interpoblacionales e interpretar las correlaciones fenéticas en la validación de grupos afines (Albert *et al.* 2002; Henderson 2006; Mondragón *et al.* 2007). En este sentido, Henderson (2006) discute el empleo de diferentes técnicas de análisis multivariados de datos morfométricos, como: AD (análisis de discriminante), *Cluster Analysis* y ACP en palmas. Estos análisis sugirieron que la diversidad infraespecífica de especies de palmas es mayor a la que actualmente es considerada para el grupo. Por su parte, Varela & El Souki (2013) utilizan el ACP para evaluar las relaciones fenéticas entre las especies del género *Cedrela* (Meliaceae), empleando caracteres morfológicos y morfométricos

vegetativos y reproductivos, corroborando la delimitación de las tres especies de este género reportadas para Venezuela. Ramírez *et al.* (2010) a través del AD de características morfométricas florales diferenciaron las poblaciones de *Pachira quinata* provenientes de distintas áreas geográficas de Centroamérica y Sudamérica.

Las variaciones en la morfología floral pueden estar relacionadas con una variación continua de los caracteres morfométricos asociados a un gradiente (geográfico, ambiental o altitudinal) o con una variación discontinua o discreta, caracterizada por cambios claramente diferenciables en las características entre una población y otra (Briggs 1969; Jones 1988; Begon *et al.* 2006). Las poblaciones de *O. caracasana* estudiadas presentaron una variación que podría ser considerada discontinua. Aunque no se midieron parámetros climáticos como temperatura y precipitación, ni se asociaron con la variación de los caracteres morfológicos reproductivos considerados en esta investigación, claramente se puede evidenciar que la zona de Mangle Lloroso, al occidente de Venezuela presenta un rango de temperaturas promedio más elevadas, un régimen de precipitaciones menor y limitado a lo largo del año, vientos fuertes y posiblemente, un mayor déficit hídrico en el suelo (Varela 2015); en comparación con La Bocaina, ubicada en la región central del país, asociada a un sistema lagunar con mejores condiciones ambientales (Caula *et al.* 2016). En este sentido, las variaciones en las dimensiones y biomasa floral pueden ser el producto de diferentes factores, entre los que podrían encontrarse patrones climáticos y ambientales diferenciales, los cuales ejercen presión selectiva en estas estructuras reproductivas (López 2008). Arroyo

(2007) evaluó la variación morfométrica en 46 caracteres vegetativos y reproductivos en poblaciones de las especies de cactus columnares, *Neobuxbaumia mezcalaensis* y *N. multiareolata* y encontró variación clinal entre especies y poblaciones para los parámetros ambientales (composición del suelo, concentración de nitrógeno y potasio, temperatura promedio anual, precipitación) y caracteres reproductivos como: diámetro del lóbulo del estigma, relación longitud/diámetro del fruto, relación largo/ancho de la semilla, entre otros. Finalmente, las variaciones intra e interpoblacionales forman parte de la expresión natural de las especies ante diferentes factores estructurales, ambientales y genéticos, que permiten caracterizarlas, diferenciarlas y agruparlas de manera concreta (Varela & El Souki 2013).

Agradecimientos

A la Universidad de Carabobo (Venezuela) por el apoyo logístico prestado durante la realización del trabajo de campo. A la Dra. Mahinda Martínez (UAO) por sus acertados comentarios al manuscrito. A los árbitros por sus comentarios y correcciones para mejorar el trabajo final.

Literatura citada

- Aguilar BG & Chávez FS. 1995. Frutos partenocárpicos de nopal (*Opuntia amyclae*) mediante la inducción de esterilidad masculina. En Pimienta BE, Neri LC, Muñoz UA & Huerta MF (eds.). Memoria del VI Congreso Nacional y IV Internacional sobre el Conocimiento y Aprovechamiento del Nopal. pp. 136–138. Universidad de Guadalajara, Guadalajara.
- Albert D, Rodríguez L. & Vigil V. 2002. Consideraciones sobre el género *Swietenia* Jacq.

- (Swietenioideae, Meliaceae) en Cuba. *Bot Complutensis* **26**:63-78.
- Alvarado H & Cuevas E. 2010. Variación del color floral en una especie ginodioica (*Kallstroemia grandiflora*) a lo largo de un gradiente latitudinal en México. *Biológicas* **12**:102-107.
- Arias S. 1989. Variación morfológica de *Astrophytum ornatum* (DC.) Web. (Cactaceae) en cuatro poblaciones de las zonas áridas que-retana e hidalgense. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Arias S, Gama-López S, Guzmán-Cruz L & Vázquez-Benítez B. 2012. Cactaceae Juss. En Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Fascículo 95. Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Biología.
- Arroyo, G. 2007. Variación morfométrica de *Neobuxbaumia mezcalaensis* y *N. multiareolata* (Pachycereae, Cactaceae). Tesis de Maestría. Colegio de Postgraduados. Texcoco. México.
- Begon H, Townsend C & Harper J. 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems* 4th ed. Blackwell Publishing. Malden.
- Bobich E & Nobel P. 2001. Vegetative reproduction as related to biomechanics, morphology and anatomy of four cholla cactus species in the Sonoran Desert. *Ann Bot* **87**:485-493.
- Bowers JE. 1996. More flowers or new cladodes? Environmental correlates and biological consequences of sexual reproduction in a Sonoran Desert prickly pear cactus *O. engelmannii*. *B Torrey Bot Club* **123**:34-40.
- Briggs D. 1969. *Plant variation and evolution*. Mc Graw Hill. New York.
- Brunet J. 1992. Sex allocation in hermaphroditic plants. *Trends Ecol Evol* **7**:79-84.
- Casas A, Valiente-Banuet A, Rojas-Martínez A & Dávila P. 1999. Reproductive biology and the process of domestication of the columnar cactus *Stenocereus stellatus* in central Mexico. *Amer J Bot* **86**:534-542.
- Caula S, Yáñez G, Vargas T & Varela C. 2016. Aves de La Bocaina, Venezuela. Publicación electrónica, Book-website.com. Valencia. ISBN:12345678910.
- Cosacov A, Cocucci A & Sérsic A. 2012. Variación geográfica de la recompensa floral de *Calceolaria polyrhiza* (Calceolariaceae): Influencia de factores bióticos y abióticos. *Bol Soc Argent Bot* **47**:363-373.
- Chamberland M. 1997. Systematics of the *Echinocactus polycephalus* complex (Cactaceae). *Syst Bot* **22**:303-313.
- Charlesworth D & Charlesworth B. 1987. The effect of investment in attractive structure on allocation to male and female functions in plants. *Evolution* **41**:948-968.
- Charlesworth D. & Morgan M. 1991. Allocation of resource to sex functions in flowering plants. *Philos Trans R Soc Lond B* **332**:91-102.
- Díaz M. 1988. Las zonas áridas al norte de Venezuela: hacia el aprovechamiento racional de sus recursos naturales renovables. En: Calimany A & Paredes L. (eds.), Zonas Áridas. pp. 33-54. FUNDACITE-Zulia, Maracaibo.
- Domínguez CA, Eguiarte LE, Núñez-Farfán J & Dirzo R. 1998. Flower morphometry of *Rhizophora mangle* (Rhizophoraceae): geographical variation in Mexican populations. *Amer J Bot* **85**:637-643.
- Endress PK. 1996. *Diversity and evolutionary biology of tropical flowers*. Cambridge University Press. Australia.
- Espinoza EA, Silos H, Flores S, Valera LL, Rodríguez E, Gallegos C, Guevara F, González M & Guzmán HS. 2014. Agrupamiento de genotipos de nopal (*Opuntia* spp.) de México por medio de la técnica de AFLPs y características del fruto. *Phyton* **83**:299-306.
- Faegri K & van der Pijl L. 1979. *The principles of pollination ecology*. Oxford: Pergamon Press.

- Griffith MP & Portert JM. 2009. Phylogeny of Opuntioideae (Cactaceae). *Int J Plant Sci* **170**:107-116.
- Henderson A. 2006. Tradicional morphometrics in plant systematics and its role in palm systematics. *Bot J Linn Soc* **151**:103-111.
- Hodgins KA & Barrett SCH. 2008. Geographic variation in floral morphology and style-morph ratios in a sexually polymorphic daffodil. *Amer J Bot* **95**:185-195.
- Hokche O. 2000. Aspectos reproductivos de especies de plantas en comunidades herbáceo-arbustivas de la Gran Sabana. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela. Caracas.
- Hoyos J. 1985. *Flora de la Isla Margarita*. Monografía N° 34. Sociedad y Fundación La Salle de Ciencias Naturales. Caracas.
- Jones SB. 1988. *Sistemática vegetal*. 2ª. Ed. Mc Graw Hill. México, D.F.
- Jongmaman R, Ter Braaak C & vavan Tongeren O. 1995. Data analysis in community and landscape ecology. Cambridge University Press, Cambridge.
- Judd WS, Campbell CS, Kellogg EA & Stevens PF. 2002. *Plant systematics: a phylogenetic approach*. 2ª. Ed. Sinauer, Sunderland.
- Keiper FJ & Mc Conchie R. 2001. Morphological variation among *Sticherus flabellatus* (Gleicheniaceae) populations of the Sydney region. *Australian J Bot* **49**:89-105.
- Lemus-Jiménez JL & Ramírez N. 2002. Fenología reproductiva en tres tipos de vegetación de la planicie costera de la Península de Paraguaná, Venezuela. *Acta Cient Venez* **53**:266-278.
- López DR. 2018. Ornitofrugivoría en *Stenocereus griseus* y *Subpilocereus repandus* (Cactaceae) en un arbustal xerófilo litoral del noreste de la Península de Araya, estado Sucre, Venezuela. Tesis de Licenciatura. Escuela de Ciencias, Universidad de Oriente. Cumaná.
- Manly B. 2005. *Multivariate statistical methods: a primer*. Chapman & Hall/CRC. Florida.
- Martínez-Peralta C, Molina-Freaner F, Golubov J, Vázquez-Lobo A & Mandujano M. 2014. A comparative study of the reproductive traits and floral morphology of a genus of geophytic cacti. *Int J Plant Sci* **175**:663-680.
- Matteucci S. 1987. The vegetation of Falcón state Venezuela. *Vegetatio* **70**:67-91.
- Mondragón A, El Souki M & Castillo A. 2007. Relaciones fenéticas en especies de *Sterculia* L. (Sterculiaceae) en Venezuela. *Rev Forestal Lat Am* **51**:15-23.
- Nassar JM & Ramírez N. 2004. Reproductive biology of the melon cactus, *Melocactus curvispinus* (Cactaceae). *Plant Syst Evol* **248**:31-44.
- Nassar JM & Emaldi U. 2008. Fenología reproductiva y capacidad de regeneración de dos cardones, *Stenocereus griseus* (Haw.) Buxb. y *Cereus repandus* (L.) Mill. (Cactaceae). *Acta Bot Venez* **31**:495-528.
- Nattero J & Malerba R. 2011. Biología de especies australes: *Opuntia quimilo* K. Schum. *Kurtziana* **36**:79-87.
- Paíaro V, Sérsic A, Cocucci A & Oliva G. 2010. Variación geográfica del éxito reproductivo en poblaciones de una especie de planta endémica de la Patagonia Austral, *Anarthrophyllum desiderátum*. En IV Reunión Binacional de Ecología: Argentina-Chile. Asociación Argentina de Ecología y Sociedad de Ecología de Chile. Buenos Aires.
- Paíaro V. 2011. Gradientes ambientales y márgenes de distribución: Patrones espaciales de variabilidad fenotípica, atributos poblacionales y caracteres reproductivos en *Anarthrophyllum desiderátum* (DC) Benth., Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Paíaro V, Oliva G, Cocucci A & Sérsic A. 2012. Caracterización y variación espacio-temporal del néctar en *Anarthrophyllum deside-*

- ratum* (Fabaceae): Influencia del clima y los polinizadores. *Bol Soc Argent Bot* **47**:375-387.
- Panseri AF, Seijo G, & Solís V. 2004. Variación del tamaño de la corola en *Turnera sidoides* (Turneraceae). Universidad Nacional del Nordeste. Comunicaciones Científicas y Tecnológicas Resumen: B-007.
- Proctor M, Yeop P & Lack A. 1996. *The natural history of pollination*. Portland, OH: Timber Press.
- Radford AE, Dickison WC, Massey JR & Bell CR. 1974. *Vascular plant systematic*. Harper & Row Publishers, New York.
- Ramírez N, Gil C, Hokche O, Seres A & Brito Y. 1990. Biología floral de una comunidad arbustiva tropical en la Guayana venezolana. *Ann Missouri Bot Gard* **77**:383-397.
- Ramírez N & Berry P. 1993. Producción y costo de frutos y semillas relacionados a los tipos morfológicos de frutos, unidad de dispersión y síndromes de dispersión. *Ecotropicos* **6**:43-61.
- Ramírez N, Nassar JM, Valera L, Garay V, Briceño H, Quijada M, Moret YA & Montilla J. 2010. Variación morfométrica floral en *Pachira quinata* (Jacq.) W.Alverson (Bombacaceae). *Acta Bot Venez* **33**:83-102.
- Reyes-Agüero JA, Aguirre JR & Flores JL. 2005. Variación morfológica de *Opuntia* (Cactaceae) en relación con su domesticación en la altiplanicie meridional de México. *Interciencia* **30**:476-484.
- Reyes A, Aguirre R & Carlin C. 2004. Análisis preliminar de la variación morfológica de 38 variantes mexicanas de *Opuntia ficus-indica* (L.) Miller. En: Esparza F, Valdez Z, Méndez S (eds.). El nopal, tópicos de actualidad. Univ. Autónoma Chapingo y Colegio de Postgraduados. Chapingo.
- Schoettle AW & Rochelle SG. 2000. Morphological variation of *Pinus flexilis* (Pinaceae), a bird-dispersed pine, across a range of elevations. *Am J Bot* **87**:1797-1806.
- Silveira CL & Sazima M. 2007. A evolução da biomassa floral e a seleção sexual em angiospermas de biomas tropicais e extratropicais, páginas 1-2. En Anais do VIII Congresso de Ecologia do Brasil. Caxambu, Brasil.
- Trujillo B. 2008. Cactaceae, páginas 291-295. En: Hokche O, Berry PE & Huber O (eds.). *Nuevo Catálogo de la Flora Vascular de Venezuela*. Fundación Instituto Botánico de Venezuela, Caracas.
- Ushimaru A & Nakata K. 2002. The evolution of flower allometry in selfing species. *Evol Ecol Res* **4**:1217-1227.
- Varela C. & Artigas M. 2009. Biomasa floral de *Pachystachys spicata* (Ruiz & Pavón) Wassh. (Acanthaceae), una especie ornitófila, Parque Nacional San Esteban, estado Carabobo. En XVIII Congreso Venezolano de Botánica. Universidad Centroccidental "Lisandro Alvarado".
- Varela C & El Souki M. 2013. Relaciones fenéticas y clave taxonómica para diferenciar las especies del género *Cedrela* (Meliaceae) en Venezuela. *Caldasia* **35**:281-292.
- Varela C. 2015. Espermatofitas de la franja costera de la península de Paraguaná y nuevas adiciones a la flora vascular del estado Falcón, Venezuela. *Multiciencias* **15**:249-255.
- Vázquez-Benítez B, Arias S & Cervantes-Sandoval A. 2016. Variación morfológica de *Coryphantha* (Cactaceae): un enfoque multivariado. *Acta Bot Mex* **116**:21-47.
- Vázquez-Díaz E, Sánchez E & Maruri B. 2016. Biología floral de *Echinocereus schmollii* (Weing) N.P. Taylor, especie endémica de Cadereyta de Montes, Querétaro, México. *Cact Suc Mex* **61**:12-28.
- Worley AC, Baker AM, Thompson JD & Barret SCH. 2000. Floral display in *Narcissus*: Variation in flower size and number at the species, population and individual levels. *Int J Plant Sci* **161**:69-79.

¿El tamaño importa? Estudio del daño provocado por un huracán a una población de una cactácea columnar endémica de México

Aranda Pineda José Antonio^{1*}, Fernández Muñoz T¹, Marten Rodríguez Silvana²
& Quesada Avendaño Mauricio²

Resumen

En México, el bosque tropical caducifolio es propenso al impacto de huracanes por estar cerca de las costas. Sin embargo, hay pocos estudios que evalúen el efecto de los huracanes sobre las poblaciones de plantas en este tipo de ecosistemas. En este trabajo se evaluó el daño a una población de *Pachycereus pecten-aboriginum* (Engelm.) Britton & Rose en la Estación de Biología de Chamela, Jalisco, por el impacto del huracán Patricia. Establecimos cuatro niveles de daño: sin daño, daño ligero, daño moderado y daño severo. El nivel de daño está relacionado con la talla de los individuos: entre mayor es la altura y DAP del individuo, mayor es el daño que sufre. La estructura de la población difiere significativamente antes y después del huracán, los individuos reproductivos son los más propensos a sufrir daño severo, lo cual podría tener repercusiones negativas en el mantenimiento de la población en el futuro.

Palabras clave: Chamela-Cuixmala, Disturbio, Huracán Patricia, *Pachycereus pecten-aboriginum*, Selva baja caducifolia.

Abstract

In Mexico, the tropical deciduous forest is subject to natural disturbances as a result of the impact of hurricanes. However, few studies have evaluated the effect of hurricanes on plant populations in this ecosystem. In this work we evaluated the damage suffered by a population of *Pachycereus pecten-aboriginum* (Engelm.) Britton & Rose in the Chamela Biology Station in Jalisco, due to the impact of Hurricane Patricia. Four categories physical harm were established: undamaged, slight damage, moderate damage and severe damage. The level of damage was related to the size of the individuals: the greater the height of the individual, the greater was the damage suffered. The population structure differed significantly before and after the hurricane, reproductive individuals were more likely to suffer further damage. These results suggest that future hurricanes in the Mexican Pacific coast could have negative repercussions for the maintenance of the population of *P. pecten-aboriginum* in the future.

Keywords: Chamela-Cuixmala, Disturbance, Hurricane Patricia, *Pachycereus pecten-aboriginum*, Tropical deciduous forest.

¹ Laboratorio de Genética y Ecología. Departamento de la Biodiversidad. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Ciudad Universitaria, Ciudad de México. C.P. 04510.

² Laboratorio Nacional de Análisis y Síntesis Ecológica, Escuela Nacional de Estudios Superiores (ENES, Morelia), Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Antigua Carretera a Pátzcuaro 8701, Morelia, Michoacán, C.P. 58190. México.

* Autor de correspondencia: jose.arandapin@gmail.com

Introducción

De los ecosistemas boscosos de México, la selva baja caducifolia o bosque tropical caducifolio es el de mayor extensión. Tan solo del lado de la costa del Pacífico se encuentra formando un continuo desde el sur de Sonora y suroeste de Chihuahua hasta Chiapas. Este tipo de vegetación se caracteriza por una marcada temporada de lluvias que abarca de junio a noviembre y una temporada seca de diciembre a mayo, que provoca que la mayoría de especies vegetales tengan hojas deciduas (Trejo 1999; Noguera *et al.* 2002). El bosque tropical caducifolio se distingue por su alta diversidad, pero sobre todo por su elevado nivel de endemismo, pues cerca de 60% de las especies que constituyen estas comunidades sólo se encuentran en México. No obstante, este ecosistema es el tercero con mayor pérdida de cobertura vegetal a nivel mundial (Hansen *et al.* 2010).

La familia Cactaceae es la tercera con mayor importancia en cuanto a número de especies en el bosque tropical caducifolio (Trejo 1998); sin embargo, esta familia es raramente estudiada en este ecosistema. Dado que las selvas bajas caducifolias están dominadas por especies que dispersan sus semillas por medio del viento, las cactáceas representan una fuente importante de frutos carnosos para aves y murciélagos durante la época de secas (Naranjo *et al.* 2003; Reyes-Agüero *et al.* 2006) cuando la mayoría de las especies de árboles no produce frutos (Martínez-Garza *et al.* 2011). Por lo tanto, la conservación de esta familia es crucial para mantener los procesos del ecosistema como las cadenas tróficas. Existen diversas causas de muerte registradas en cactáceas columnares: destrucción de hábitat (Arias 1993), lesiones (oscurecimiento) en los tallos por

larga exposición a rayos UV-B, (Evans *et al.* 1995), congelamiento debido a temperaturas bajas (Niering *et al.* 1963), sin embargo, en cuanto a eventos naturales, como huracanes, no existen estudios sobre sus repercusiones en poblaciones de cactáceas.

En México la temporada de huracanes incluye los meses de junio a noviembre. Las tormentas tropicales se forman por el aumento de temperatura en la superficie del océano Pacífico frente a las costas de México y Centroamérica (Rosengaus *et al.* 2002). La mayoría de estos fenómenos naturales siguen una ruta paralela al continente y no tocan tierra, sin embargo, algunos de estos fenómenos pueden eventualmente evolucionar a huracanes y cuando llegan cerca del paralelo 20° N pueden cambiar de dirección y tocar tierra entre los estados de Sinaloa y Sonora (Rosengaus *et al.* 2002). Este cambio de dirección está asociado a la corriente fría de California y son excepcionales los huracanes que tocan tierra en México por debajo de esta latitud; se tiene calculado que en la región comprendida por los estados de Colima y Jalisco, un huracán toca tierra en promedio entre 5 y 7 años (Rosengaus *et al.* 2002). Sin embargo, en los últimos seis años se ha registrado el impacto de dos huracanes: el huracán Jova con categoría III en el año 2011 y en el año 2015 el huracán Patricia categoría V en la escala Saffir-Simpson.

Los huracanes son fenómenos que afectan notablemente la estructura de los ecosistemas a su paso (Pickett & White 1985; Brokaw & Walker 1991; Lugo 2000). En general los trabajos en donde se evalúa el daño causado a la vegetación por un huracán, se han hecho para selvas húmedas (Brokaw & Walker 1991; Walker 1991, You & Petty 1991; Zimmerman *et al.* 1994) y de éstos muy pocos han sido hechos en México

José A. Aranda Pineda



FOTO 1. Individuo adulto de *Pachycereus pecten-aboriginum*.

(Whigham *et al.* 1991; Sánchez-Sánchez *et al.* 2006; Islebe *et al.* 2009). Para el bosque tropical caducifolio, el impacto de los huracanes sobre la vegetación ha sido poco estudiado (*e.g.*, península de Yucatán, Whigham *et al.* 1991; Puerto Rico, Bloem *et al.* 2006; Florida, Carrington *et al.* 2015). Este tipo de estudios son de gran importancia para conocer cómo ocurre la recuperación de las poblaciones y comunidades vegetales después de un disturbio de este tipo, sobre todo en un país tan diverso en ecosistemas como lo es México. En un escenario de cambio climático en donde se espera que la ocurrencia de huracanes aumente como consecuencia del aumento de temperatura de los océanos (Webster *et al.* 2005), estudios de este tipo serán de utilidad para hacer proyecciones a futuro de la dinámica de las poblaciones y comunidades vegetales.

Por lo tanto, el objetivo de este trabajo fue evaluar el grado de daño en una pobla-

ción de *Pachycereus pecten-aboriginum* ante el impacto del huracán Patricia en la Estación Biológica de Chamela en el estado de Jalisco, y determinar si existe una relación entre el tipo de daño que sufrieron y la talla de las plantas. Además, se identificaron las categorías de tamaño propensas a sufrir un nivel de daño mayor y el efecto que podría tener a futuro en la población de esta especie.

Material y métodos

Sitio de estudio

El estudio se llevó a cabo en la Estación de Biología de Chamela (EBCh), la cual forma parte de la Reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala y se localiza al suroeste del Estado de Jalisco, México (19° 30' N, 105° 03' O), a 2 Km al O de la costa y 6 Km al SE de la Bahía de Chamela. Presenta un clima cálido subhúmedo (Aw_0) típico de selva baja caducifolia, caracterizada por una marcada estacionalidad (Trejo 1999); la precipitación promedio anual es de 850 mm, mientras que la temperatura media anual es de 24.6 °C con una máxima de 30 °C y una mínima de 19.5 °C (García-Oliva *et al.* 2002).

Especie de estudio

Pachycereus pecten-aboriginum (Engelm.) Britton & Rose (Foto 1) es un cactus candelabriforme que se encuentra por toda la costa del Pacífico en México, desde Baja California Sur y Sonora hasta el este del Istmo de Tehuantepec en Oaxaca (Bravo-Hollis & Sánchez Mejorada 1978; Anderson 2001; Guzmán *et al.* 2007). Es una especie que puede llegar a medir hasta 15 m de altura y el tronco hasta antes de ramificarse puede medir 2 m de altura y 50 cm de diámetro (Bravo-Hollis & Sánchez-Mejorada 1978; Anderson 2001). Presenta flores diurnas de color blanco de hasta 7 cm de longitud. Los frutos por su parte tienen pulpa comestible y el pericarpelo está cubierto totalmente de aréolas que

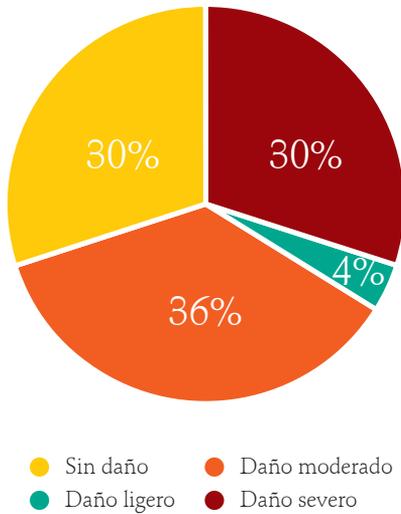


FIGURA 1. Grado de daño de la población de *Pachycereus pecten-aboriginum* en la Estación Biológica de Chamela. Ligero=plantas dobladas o inclinadas, Moderado=caída de ramas o quiebre del tronco, Severo= derribo de la planta completa (muertos)

llevan fieltro amarillo y numerosas espinas setosas color café (Bravo-Hollis & Sánchez-Mejorada 1978; Anderson 2001). Se le atribuyen propiedades medicinales contra úlcera gástrica, las infusiones de algunas de sus partes son usadas para el aliviar el dolor y como laxante (Bravo-Hollis & Sánchez-Mejorada 1978; Anderson 2001). Por último se ha descrito que el tallo contiene alcaloides, por lo que algunos grupos Tarahumaras preparan una bebida con él que tiene propiedades alucinógenas similares a las del peyote (Bravo-Hollis & Sánchez-Mejorada 1978; Bye 1979; Anderson 2001).

Trabajo de campo

En enero de 2016, a dos meses del impacto del huracán Patricia, se recorrieron todos los senderos disponibles dentro de la EBCh para localizar individuos de *P. pecten-aboriginum* a los costados de los senderos. A cada individuo encontrado se le midió el diámetro a la altura del pecho (DAP, a 1.50 m) y altura total. Este muestreo incluyó a todos los individuos, tanto en pie como caídos.

Con los datos anteriores se dividió a los individuos registrados en seis categorías según su altura: 1) <2 m, 2) de 2.01 a 4 m, 3) de 4.01 a 6 m, 4) de 6.01 a 8 m, 5) de 8.01 a 10 m y 6) de 10.01 a 12 m. Posteriormente se registró el tipo de daño que presentaba cada individuo asignándole una categoría de daño (Cuadro 1, Foto 2).

Para conocer si la estructura de tamaños de la población de *P. pecten-aboriginum* cambió después del paso del huracán Patricia, se hizo una reconstrucción del tamaño estimado de los individuos de la población antes del huracán. Para ello se hizo un análisis de correlación entre el DAP y la altura, esta última como la variable independiente. Con la ecuación de la recta obtenida en el análisis se estimó la altura original de los individuos que tuvieron quiebre de ramas y tallos y que por lo tanto disminuyeron en altura después del huracán. Posteriormente se hizo una prueba de χ^2 comparando el número de individuos en cada categoría antes y después del huracán.

Para conocer si el nivel de daño que sufrieron los individuos estaba relacionado con la talla de éstos, se graficó la media y la desviación estándar

Cuadro 1. Categorías de daño según el tipo de daño físico observado en los individuos.

Categoría de daño	Tipo de daño físico
0 - Sin daño	La planta no presentó ningún tipo de daño físico
1 - Ligero	La planta se inclinó o se dobló el tallo principal sin romperse
2 - Moderado	Quiebre de ramas secundarias o parte del tallo principal
3 - Severo	Derribo de toda la planta, frecuentemente con las raíces expuestas (muerte).



José A. Aranda Fineda y Tania Y. Fernández Muñiz

FOTO 2. Categorías establecidas para individuos de *Pachycereus pecten-aboriginum* dentro de la Estación de Biología de Chamela (EBCh, UNAM), Jalisco, México, según el tipo de daño observado en campo. A) Sin daño, B) Daño ligero, C) Daño moderado y D) Daño severo.

del DAP y la altura para cada nivel de daño y se observó si había una tendencia de los datos en agruparse en alguna de las tallas de los individuos. Por último, se estimó la tasa de crecimiento de la población (λ) calculada como $\lambda = N_{t+1}/N_t$, en este caso N_t es el número de individuos antes del huracán y N_{t+1} es el número de individuos después del huracán (Caswell 2001).

Resultados

Se encontraron 50 individuos de *Pachycereus pecten-aboriginum* dentro de la EBCh. Del total de individuos, el 70% de todos los individuos registrados tuvieron algún tipo de daño, siendo el más común el daño moderado con caída de ramas o quiebre del tronco principal (Fig. 1).

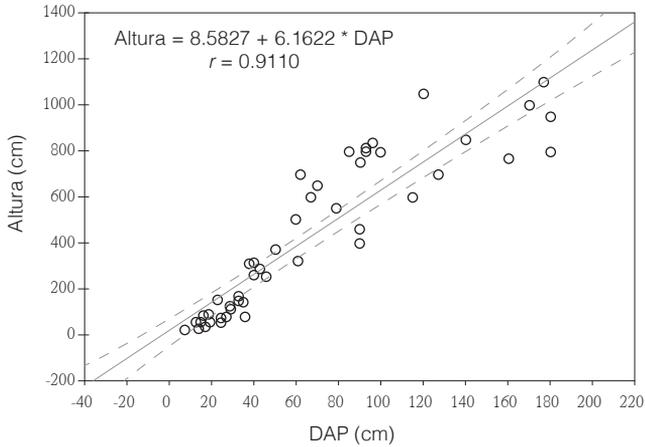


FIGURA 2. Análisis de correlación entre las variables de altura y diámetro del tronco a la altura del pecho (DAP). Se observa una correlación positiva entre las variables.

En el análisis de correlación, las variables de DAP y altura tuvieron un coeficiente de correlación $r=0.91$ (Fig. 2), con lo que se puede decir que las variables están fuertemente relacionadas. El análisis de χ^2 aplicado a la estructura de la población (Fig.3) arrojó un valor de $\chi^2=17.13$, con $gl=5$; y $P=0.01$, por lo que se puede decir que la estructura poblacional antes y después del huracán cambió significativamente.

La tasa instantánea de crecimiento fue $\lambda=0.7$, lo que nos indica que la población decreció a una tasa del 30% después del paso del huracán. Por último, al hacer las comparaciones entre el nivel de daño y el DAP y altura de las plantas se observó que a mayor DAP y altura, mayor es el grado de daño que sufren las plantas (Figs.4a-4c). La categoría de daño severo mostró tener una mayor variabilidad de los datos, pues había un dato extremo que influía en gran medida en la distribución de los datos (Figs. 4a-4c). Este dato extremo correspondió a un individuo de 13 cm de altura que estaba desenraizado porque la ladera en donde se encontraba establecido, sufrió un deslizamiento de tierra

y eso provocó que se desprendiera del suelo. Por lo tanto, se volvió a hacer el análisis sin este dato atípico y se muestra que en el grupo de plantas con daño severo se reduce la varianza y se restringe más a plantas de tallas intermedias y grandes (Figs. 4b y 4d).

Discusión

En todos los senderos recorridos solamente se observaron 50 individuos de la especie.

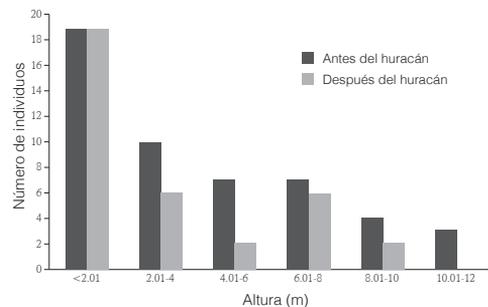


FIGURA 3. Estructura poblacional de *Pachycereus pecten-aboriginum* antes del huracán (alturas estimadas) y después del huracán (alturas observadas en campo). En esta figura no se incluyen a los individuos muertos. Las categorías de tamaño se establecieron cada dos metros de altura de los individuos.

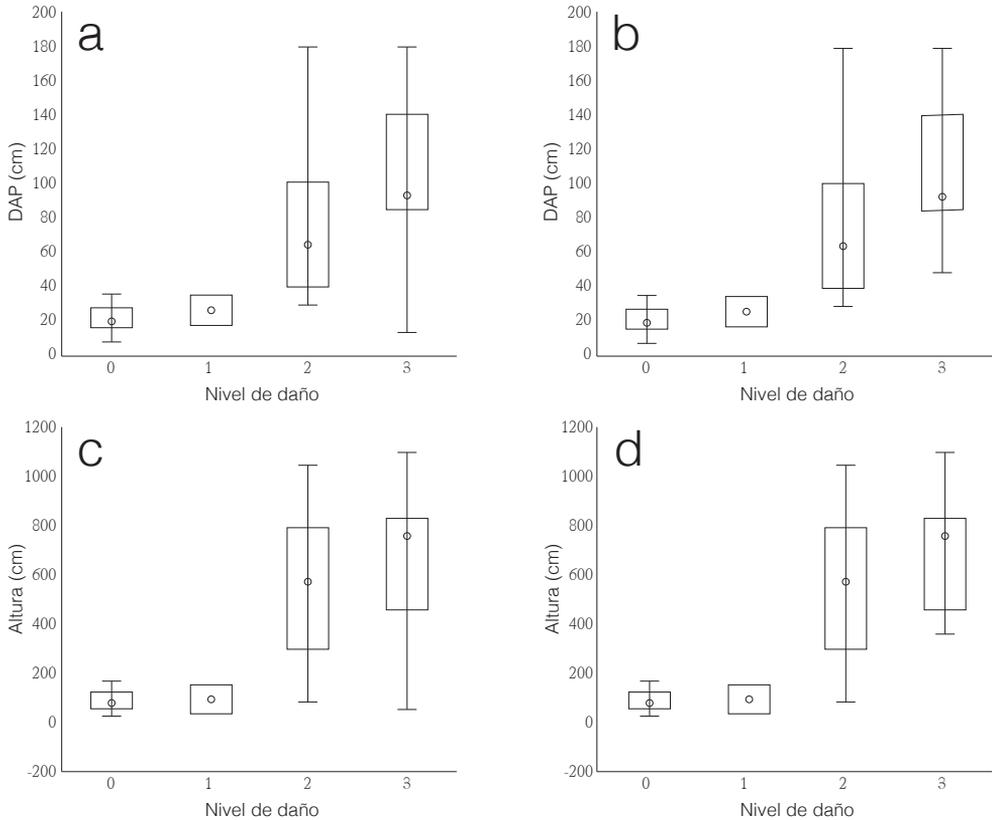


FIGURA 4. Distribución de los individuos de *Pachycereus pecten-aboriginum* según el grado de daño que sufrieron. A la izquierda se muestra la relación considerando el dato extremo de la categoría de severo. A la derecha se presenta el mismo análisis sin considerar el dato extremo de la categoría severo. 0=sin daño, 1=daño leve, 2=daño moderado, 3=daño severo.

Este bajo número de individuos es congruente con estudios previos realizados a esta población. Por ejemplo, Velázquez (2009) al comparar la estructura de la vegetación de la Isla Cocinas en la bahía de Chamela contra la vegetación del bosque en el continente, encuentra que en la isla *P. pecten-aboriginum* muestra una densidad de 0.024 ind/m², mientras que en el continente la densidad es de 0.004 ind/m². También Valiente-Banuet *et al.* (2004) encuentra una alta densidad de individuos (338.5 ind/ha²) en la Isla Pajarera de la bahía de Chamela. Esta baja densidad de *P. pecten-*

aboriginum en la EBCh también puede ser explicada por requerimientos específicos de hábitat. Otros factores como la presencia de plantas nodriza, condiciones climáticas favorables y tipo de suelo resultan también de importancia (Pierson & Turner 1998; Godínez-Álvarez *et al.* 2003), por ejemplo, Cody (1989) registró que los individuos de esta especie se establecen en laderas con orientación noreste y sureste.

Por otro lado, se encontró una relación positiva entre el nivel de daño y el tamaño de los individuos. Las categorías más afectadas por el paso del huracán Patricia

fueron las últimas (individuos mayores a 4 m de altura) y las que sufrieron menos daño fueron las primeras categorías (< 4 m de altura). Estos resultados concuerdan con lo reportado para el daño de huracanes en árboles de selvas húmedas (Brokaw & Walker, 1991; Walker 1991). Sin embargo, Islebe *et al.* (2009) encontraron que los individuos con mayor daño son los individuos con DAP de entre 20 y 30 cm mientras que especies como *Myrcianthes fragans* y *M. brownii* con DAP >50 cm sufrieron un nivel de daño menor. El hecho de que los individuos de tallas más grandes, sufrieran un mayor nivel de daño está relacionado con dos aspectos: el primero es que *P. pecten-aboriginum* es una especie que puede rebasar el dosel del bosque, con lo que también estos individuos pudieron estar más expuestos a los fuertes vientos del huracán, y segundo la biomecánica del tronco de las plantas. Se ha demostrado en varias especies de plantas que el xilema secundario es el tejido con mayor densidad y por lo tanto proporciona mayor rigidez al tallo (Niklas 1993). En el caso de las cactáceas columnares, como en el caso de otros árboles, el DAP está íntimamente relacionado con la altura, y a mayor altura una mayor cantidad de xilema que podría resultar en una mayor rigidez del tallo (Molina-Freaner *et al.* 1998; Niklas *et al.* 1999). Ante el impacto del huracán, la rigidez podría ser una ventaja para poder resistir los fuertes vientos (Molina-Freaner *et al.* 1998). Sin embargo, la rigidez que puede brindar el xilema tiene un límite. Debido a que la altura y la rigidez de los cactus están relacionados, se ha demostrado que en especies de cactus arborescentes hay un límite de altura a los que los individuos pueden llegar y si llegan a sobrepasar esta altura, la rigidez del tallo es insuficiente para resistir

el peso de las ramas y éstas finalmente se quiebran o se desprenden en su totalidad del tronco (Molina-Freaner *et al.* 1998). Los individuos que se observaron en este estudio con daño severo, probablemente fueron derribados por los vientos debido a que, al ser los individuos con mayor altura, la rigidez de los tallos era suficiente para sostener a todas las ramas, sin embargo, cuando fueron expuestos a los vientos del huracán, la rigidez no fue suficiente para oponerse a estos y la planta fue derribada. Por el contrario los individuos con daño moderado, fueron individuos de menor altura y al no tener tanta rigidez en los tallos, las ramas tendían a quebrarse con más facilidad.

El cambio en la estructura poblacional se debió principalmente a la muerte de los individuos más grandes (nivel de daño severo), en total nuestra muestra poblacional cambió de tamaño, de 50 individuos vivos antes del huracán, a 35 individuos vivos después del huracán. Cabe mencionar que en el momento del estudio (2 meses después del huracán) se pudieron observar cladodios caídos de individuos de *Opuntia excelsa* que ya estaban enraizados, sin embargo, no se observó ningún tallo caído de *P. pecten-aboriginum* que mostrara formación de raíces nuevas, al contrario, la mayoría de éstos ya estaban en proceso de descomposición. Sin embargo, es necesario realizar observaciones de los tallos a largo plazo pues en otro estudio donde se evaluó daño por huracán en Quintana Roo, se estimó que murió el 45% de los individuos muestreados de *Brosimum alicastrum*, sin embargo, meses después observaron un rebrote de algunos tallos que habían considerado como muertos por lo tanto la mortalidad fue finalmente del 30% (Whigham *et al.* 1991).

En un escenario de cambio climático, se espera que la temperatura del mar en la costa

del Pacífico aumente y, tomando en cuenta que los huracanes se alimentan de la energía térmica proveniente del mar, la frecuencia de huracanes también aumentará (Rosen-gaus *et al.* 2002). Por lo tanto, el tamaño poblacional de *Pachycereus pecten-aboriginum* se verá disminuido al ser un grupo de plantas que presentan bajas tasas de crecimiento y alta mortalidad en las primeras etapas de vida (Bravo-Hollis & Sánchez Mejorada 1978; Anderson 2001). Morales-Romero y colegas (2012) encontraron que la tasa de crecimiento de una población de *P. pecten-aboriginum* en el estado de Sonora, disminuye drásticamente si eran removidos los individuos adultos pues se veía disminuida la producción de semillas y el reclutamiento. Si los individuos más afectados por los huracanes son los adultos reproductivos mayores a 4 m de altura, también se verán afectadas las interacciones que la planta pueda tener con polinizadores y dispersores de semillas y éstos se vean obligados a buscar alimento en otras regiones (Stoner *et al.* 2003; Valiente-Banuet *et al.* 2004).

Otro escenario que puede presentarse al incrementarse la frecuencia de impacto de huracanes, es que el tamaño poblacional no disminuya, sino que solamente la estructura poblacional cambie con el paso del tiempo y la población sea compuesta por individuos más pequeños pero reproductivos; los huracanes actuarían como una presión de selección para incrementar la reproducción en individuos de menor altura. Una disminución en la altura de las plantas asociada con el paso de huracanes frecuentes se ha propuesto para los bosques de Puerto Rico (Bloem *et al.* 2006).

Pachycereus pecten-aboriginum es una especie de amplia distribución en México y puede alcanzar los 15 m de altura, sin

embargo, en las poblaciones que se encuentran al norte de México los individuos comienzan a ser reproductivos desde 1 m de altura (Arias, com. pers.) aunque en esas zonas el tipo de vegetación es diferente y las alturas tan bajas pueden deberse a la poca vegetación arbórea en esas zonas y por lo tanto a que exista una menor competencia por recursos, en un futuro podría pasar algo similar en la región de Chamela como resultado de la reducción del dosel debido a la caída de árboles provocada por los huracanes. Finalmente, se recomienda un seguimiento de la población a largo plazo para confirmar los efectos antes mencionados, observar los procesos de regeneración de esta especie y definir el estatus de la población.

Agradecimientos

Esta investigación se derivó de la participación de los autores en la clase "Ecología y Conservación del Bosque Tropical Caducifolio" y "Sistemática, Fisiología, Desarrollo y Ecología de Cactáceas" que forman parte del programa de posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM. Agradecemos al proyecto CONACYT de Laboratorio Nacional de Análisis y Síntesis Ecológica (LN271449).

Literatura Citada

- Anderson EF. 2001. *The Cactus Family*. Timber Press. Oregon, Estados Unidos.
- Arias MS. 1993. Cactáceas: conservación y diversidad en México, páginas 109-116. En Gío-Argaez, R., López-Ochoterena, E. (Eds.), *Diversidad Biológica en México*. México: Sociedad Mexicana de Historia Natural.
- Bloem SJ, Lugo AE & Murphy PG. 2006. Structural response of Caribbean dry forests to hurricane winds: a case study from Guanica Forest, Puerto Rico. *J Biogeog* **33**:517-523.

- Bravo-Hollis H & Sánchez Mejorada H. 1978. *Las cactáceas de México*. Vol. I. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.
- Brokaw NVL & Walker LR. 1991. Summary of the Effects of the Caribbean Hurricanes on Vegetation. *Biotropica* **23**:442-447.
- Bye RA. 1979. Hallucinogenic plants of the Tarahumara. *J Ethnopharm* **1**:23-48.
- Carrington ME, Ross MS & Basit AF. 2015. Posthurricane Seedling Structure in a Multi-aged Tropical Dry Forest: Implications for Community Succession. *Biotropica*. **47**:536-541.
- Caswell H. 2001. *Matrix population models*. Springer.
- Cody ML. 1986. Distribution and morphology of columnar cacti in tropical deciduous woodland, Jalisco, México. *Vegetatio* **66**: 137-145.
- Evans LS, Sahi V & Ghersini S. 1995. Epidermal browning of saguaro cacti (*Carnegiea gigantea*): relative health and rates of survival injuries of a population. *Environ Exp Bot* **35**:557-562.
- García-Oliva F, Camou A & Maass JM. 2002. El clima de la región central de la costa del Pacífico mexicano. Páginas: 3-10. En Noguera, F. A., J. H. Vega-Rivera, A. N. García-Alderete y M. Quesada-Avedaño (eds.). *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Godínez-Álvarez H, Valverde T & Ortega-Baes P. 2003. Demographic Trends in the Cactaceae. *Bot Rev* **79**:173-203.
- Guzmán U, Arias S & Dávila P. 2003. *Catálogo de Cactáceas Mexicanas*. Universidad Nacional Autónoma de México-Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, Distrito Federal.
- Hansen MC, Stehman SV & Potapov PV. 2010. Quantification of global gross forest cover loss. *Proceed Nat Acad Sci* **107**:8650-8655.
- Hernández HM & Gómez-Hinostrosa C. 2005. Cactus diversity and endemism in the Chihuahuan Desert Region. En Carton, J.E., Ceballos, G. y Felger, R.S. *Biodiversity Ecosystems and Conservation in Northern Mexico*. Oxford University Press. Nueva York, Estados Unidos.
- Islebe GA, Torrescano-Valle N, Valdéz-Hernández M, Tuz-Novelo M & Weissenberg H. 2009. Efectos del impacto del huracán Dean en la vegetación del sureste de Quintana Roo, México. *Foresta Veracruzana* **11**:1-6.
- Lugo AE. 2000. Effects and outcomes of Caribbean hurricanes in a climate change scenario. *Science Total Environ* **262**:243-251.
- Martínez-Garza C, Osorio-Beristain M, Valenzuela-Galván D & Nicolás-Medina A. 2011. Intra and inter-annual variation in seed rain in a secondary dry tropical forest excluded from chronic disturbance. *For Ecol Manage* **262**:2207-2218.
- Medel-Narvaez A, Leon de la luz JL, Frenner-Martínez F & Molina-Frenner F. 2006. Patterns of abundance and population structure of *Pachycereus pringlei* (Cactaceae), a columnar cactus of the Sonoran Desert. *Plant Ecol* **187**:1-14.
- Morales-Romero D, Godínez-Álvarez H, Campo-Alves J & Molina-Frenner F. 2012. Effects of land conversion on the regeneration of *Pachycereus pecten-aboriginum* and its consequences on the population dynamics in northwestern Mexico. *J Arid Environ* **77**:123-129.
- Molina-Frenner F, Tinoco-Ojanguren C & Niklas KJ. 1998. Stem biomechanics of three columnar cacti from the Sonoran Desert. *Am J Bot* **85**:1082-1090.
- Naranjo ME, Rengifo C & Soriano PJ. 2003. Effect of ingestion by bats and birds on seed germination of *Stenocereus griseus* and *Subpilocereus repandus* (Cactaceae). *J Trop Ecol* **19**:19-25.

- Niering WA, Whittaker RH & Lowe CH. 1963. The saguaro: a population in relation to environment. *Science* **142**:15-23.
- Niklas KJ. 1993. Influence of tissue density-specific mechanical properties on the scaling of plant height. *Ann Bot* **72**:173-179.
- Niklas KJ, Molina-Freaner F & Tinoco-Ojanguren C. 1999. Biomechanics of the columnar cactus *Pachycereus pringlei*. *Am J Bot* **86**:767-775.
- Noguera FA, Vega-Rivera JH, García-Alderete AN & Quesada-Avendaño M. (eds.). 2002. *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Reyes-Agüero JA, Aguirre JR & Valiente-Banuet A. 2006. Reproductive biology of *Opuntia*: A review. *J Arid Environ* **64**:549-585.
- Rosengaus M, M, Jiménez EM & Vázquez CMT. 2002. *Atlas climatológico de ciclones tropicales en México*. Centro Nacional para la Prevención de Desastres e Instituto Mexicano de Tecnología del Agua. México, D.F.
- Sánchez-Sánchez O, Mendizábal-Hernández C & Calmé S. 2006. Recuperación foliar en un acahual después del paso del huracán Wilma por la Reserva Ecológica El Edén, Quintana Roo. *Foresta Veracruzana* **8**:37-42.
- Stoner KE, Salazar KAO, Fernández ECR & Quesada M. 2003. Population dynamics, reproduction, and diet of the lesser long-nosed bat (*Leptonycteris curasoae*) in Jalisco, Mexico: implications for conservation. *Biodiver Conserv* **12**:357-373.
- Trejo I. 1998. Distribución y diversidad de selvas bajas de México: relaciones con el clima y el suelo. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Trejo I. 1999. El clima de la selva baja caducifolia en México. *Investi Geog Méx* **39**:40-52.
- Valiente-Banuet A, Molina-Freaner F, Torres A, Del Coro AM & Casas A. 2004. Geographic differentiation in the pollination system of the columnar cactus *Pachycereus pecten-aboriginum*. *Am J Bot* **91**:850-855.
- Velázquez Escamilla TL. 2009. Estructura y composición de la vegetación leñosa de Isla Cocina, Jalisco México. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, D.F.
- Walker LR. 1991. Tree Damage and Recovery from Hurricane Hugo in Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. *Biotropica* **23**:379-385.
- Webster PJ, Holland GJ, Curry JA & Chang HR. 2005. Changes in tropical cyclone number, duration, and intensity in a warming environment. *Science* **309**: 1844-1846.
- Whingham DF, Olmsted I, Cabrera-Cano E & Harmon ME. 1991. The Impact of Hurricane Gilbert on trees, litterfall and woody debris in a Dry Tropical Forest in the Northeastern Yucatán Peninsula. *Biotropica* **23**:434-441.
- White PS & Pickett S. 1985. Natural disturbance and patch dynamics: an introduction. En S.T.A. Pickett. & P.S. White (eds.). *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press.
- You C & Petty WH. 1991. Effects of Hurricane Hugo on *Manilkara bidentata*, a primary tree species in the Luquillo Experimental Forest of Puerto Rico. *Biotropica* **23**:400-406.
- Zimmerman JK, Everham III EM, Waide RB, Jean Lodge D, Taylor CM & Brokaw NVL. 1991. Responses of tree species to hurricane winds in subtropical wet forest in Puerto Rico: implications for tropical tree life histories. *J Ecol* **82**:911-922.

Coryphantha radians (De Candolle) Britton & Rose



Es una especie que tiene varias sinonimias, *Mammillaria radians*, *M. cornifera*, *M. cornuta*, *Coryphantha cornuta*, *C. cornifera*, entre otros, lo que conlleva a una controversia en su clasificación. Es comúnmente conocida como “biznaga partida de cuernos”.

Planta usualmente solitaria. Su tallo es globoso a cilíndrico, de hasta 8-15 cm de diámetro, de 6-12 cm de altura, de color verde olivo opaco, el ápice es deprimido, romo y cubierto de lana. Los tubérculos están dispuestos en espiral en serie de 5 y 8, en la base son cónico romboidal. El diámetro basal de 12-16 mm. y de 8-14 mm de altura. La axila al principio tiene lana y posteriormente es desnuda. Las areolas son ovales de 3 mm de largo, 2.5 mm de ancho. De 10 a 20 espinas radiales. La raíz es fibrosa. Las flores son de 5-7 cm de ancho, de color amarillo en forma de embudo, de 6-7 cm de altura. Los segmentos lineales son de color amarillo limón. Los filamentos de rojizo a amarillo rojizo. Las anteras amarillas, el estigma de color amarillo pálido, el estigma con lóbulos blanquecinos. Los frutos son de color verde, jugosos, con restos florales adjuntos, de 20-25 mm de largo y 10 mm de ancho. La semilla es reniforme, de color marrón, de 1.3 mm de largo. Su principal característica es que en la edad adulta no desarrolla espinas centrales

Se encuentra en los estados de Aguascalientes, Coahuila, Durango, Guanajuato, Hidalgo, Jalisco, Nuevo León, Querétaro, San Luis Potosí, Tamaulipas y Zacatecas (Guzmán *et al.* 2003. *Catálogo de cactáceas mexicanas*).