

**Universidad Autónoma de Sinaloa**  
Colegio de Ciencias Agropecuarias  
Facultad de Agricultura del Valle del Fuerte  
**Doctorado en Ciencias Agropecuarias**



**TESIS:**

**FENOLOGÍA Y BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DE *Stenocereus thurberi* (Engelm.)  
Buxb. (CACTACEAE) EN TRES AMBIENTES DEL NORTE DE SINALOA**

**Que para obtener el grado de  
Doctor en Ciencias Agropecuarias**

**PRESENTA:**

M. en I. Bladimir Salomón Montijo

**DIRECTOR DE TESIS:**

Dr. Álvaro Reyes Olivas

**CO-DIRECTOR DE TESIS:**

Dra. Enriquena Bustamante Ortega

**Juan José Ríos, Ahome, Sinaloa, México, Octubre de 2018**

**Universidad Autónoma de Sinaloa**  
Colegio de Ciencias Agropecuarias  
Facultad de Agricultura del Valle del Fuerte  
**Doctorado en Ciencias Agropecuarias**



**TESIS:**

**FENOLOGÍA Y BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DE *Stenocereus thurberi* (Engelm.)  
Buxb. (CACTACEAE) EN TRES AMBIENTES DEL NORTE DE SINALOA**

**Que para obtener el grado de  
Doctor en Ciencias Agropecuarias**

**PRESENTA:**

**M. en I. Bladimir Salomón Montijo**

**DIRECTOR DE TESIS:**

**Dr. Álvaro Reyes Olivas**

**CO-DIRECTOR DE TESIS:**

**Dra. Enriquena Bustamante Ortega**

**ASESORES:**

**Dr. Bardo Heleodoro Sánchez Soto**

**Dr. Gabriel Antonio Lugo García**

**Juan José Ríos, Ahome, Sinaloa, México, Octubre de 2018**

ESTA TESIS FUE REALIZADA POR **BLADIMIR SALOMÓN MONTIJO**, BAJO LA DIRECCIÓN DEL CONSEJO PARTICULAR QUE SE INDICA, Y HA SIDO APROBADA POR EL MISMO, COMO REQUISITO PARCIAL PARA OBTENER EL GRADO DE:

**DOCTOR EN CIENCIAS AGROPECUARIAS**

CONSEJO PARTICULAR

DIRECTOR(A)

---

DR. ÁLVARO REYES OLIVAS

CO-DIRECTOR(A)

---

DRA. ENRIQUENA BUSTAMANTE ORTEGA

ASESOR

---

DR. BARDO H. SÁNCHEZ SOTO

ASESOR

---

DR. GABRIEL A. LUGO GARCIA

JUAN JOSÉ RÍOS, AHOME, SINALOA, MÉXICO, NOVIEMBRE DE 2018

**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE SINALOA**  
**COLEGIO DE CIENCIAS AGROPECUARIAS**



FACULTAD DE AGRONOMIA CULIACÁN  
FACULTAD DE AGRICULTURA DEL VALLE DEL FUERTE  
FACULTAD DE CIENCIAS DEL MAR  
FACULTAD DE AGRICULTURA DEL VALLE DEL  
CARRIZO

En la Ciudad de Culiacán Rosales, Sinaloa, el día 25 de mayo del año 2021, el que suscribe Bladimir Salomón Montijo, alumno del Programa de Doctorado en Ciencias Agropecuarias, con número de cuenta 9306520-5, de la Unidad Académica Facultad de Agricultura del Valle del Fuerte, del Colegio de Ciencias Agropecuarias de la UAS, manifiesta que soy autor intelectual del presente trabajo de Tesis bajo la dirección del Dr. Álvaro Reyes Olivas y cedo los derechos del trabajo titulado “FENOLOGÍA Y BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DE *Stenocereus thurberi* (Engelm.) Buxb. (CACTACEAE) EN TRES AMBIENTES DEL NORTE DE SINALOA, a la Facultad de Agricultura del Valle del Fuerte, del Colegio de Ciencias Agropecuarias de la Universidad Autónoma de Sinaloa, para su difusión, con fines académicos y de investigación por medios impresos y digitales, todo esto en apego al artículo 27 de la Ley Federal de Derechos de Autor.

La Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México) protege el contenido de la presente tesis. Los usuarios de la información contenida en ella deberán citar obligatoriamente la tesis como fuente, dónde la obtuvo y mencionar al autor intelectual. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

ATENTAMENTE

A handwritten signature in blue ink, appearing to read 'Bladimir Salomón Montijo', is written over a horizontal line.

Bladimir Salomón Montijo

CORREO ELECTRONICO: vladimir.salomon@uas.edu.mx  
CURP: SAMB790110HSLNL00



## UAS- Dirección General de Bibliotecas

### Repositorio Institucional

#### Restricciones de uso

Todo el material contenido en la presente tesis está protegido por la Ley Federal de Derechos de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

Queda prohibido la reproducción parcial o total de esta tesis. El uso de imágenes, tablas, gráficas, texto y demás material que sea objeto de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente correctamente mencionando al o los autores del presente estudio empírico. Cualquier uso distinto, como el lucro, reproducción, edición o modificación sin autorización expresa de quienes gozan de la propiedad intelectual, será perseguido y sancionado por el Instituto Nacional de Derechos de Autor.



Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons Atribución-No Comercial-Compartir Igual, 4.0 Internacional.

## DEDICATORIA

A mis padres, Samuel Salomón Quezada (q.e.p.d. †) y Rosario Montijo Acosta, por darme la vida y brindarme apoyo y atención en todo momento.

A mi esposa (la Domadora) Marisol Amador Medina, por el gran apoyo durante mis estudios y por el esfuerzo de conducir la familia en mis ausencias temporales en salidas de campo o estancias.

A mis hijos Ian Vladimir y Monserrat, quienes son la motivación para mi superación en todos los aspectos de mi vida.

A mis hermanos, Santiago, Martha, Malena, Yaya, Paty, Samuel, Bety, Elia y Marlen.

A toda mi familia...

A mis suegros y cuñados.

A los maestros Gilberto Márquez Salazar, Rogelio Sánchez Bañuelos y José Roberto Fong Mendoza, por su apoyo incondicional en mi formación académica y como persona.

Por último, a toda la gente del Ejido Las Parritas, Guasave, que siempre me han apoyado

*Con admiración y respeto... Bladimir Salomón Montijo*

## AGRADECIMIENTOS

Primero que nadie al pueblo de México, porque con sus contribuciones a través del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) fue posible realizar mis estudios de posgrado. Reitero con nuestro país el compromiso y anhelo de que mi preparación personal y profesional sea reflejada de la mejor manera en nuestra sociedad.

Mi mayor agradecimiento a la Universidad Autónoma de Sinaloa, la Facultad de Biología y a la Facultad de Agricultura del Valle del Fuerte, por brindarme facilidades para llevar a cabo mis estudios de posgrado.

El más sincero reconocimiento y gratitud a mi Profesor Consejero, el Dr. Álvaro Reyes Olivas. De igual manera a todos los miembros de mi Consejo Particular, Dra. Enriquena Bustamante Ortega, Dr. Bardo H. Sánchez Soto y Dr. Gabriel A. Lugo García, por sus aportes, dedicación y orientación; por sus enseñanzas, asesoría permanente y revisión de este escrito. Muchas gracias por compartir con un servidor sus experiencias y conocimientos.

Mi reconocimiento al personal que me acompañó por tres años en el trabajo de campo, con el cual estoy en deuda y muy agradecido, los Biólogos Omar Ramírez Ríos y José Roberto Rodríguez Martínez; también agradezco a las estudiantes Tesistas Vianey Acosta Peraza y Edith Angulo Carrillo.

A la Dra. Enriquena Bustamante Ortega y al Dr. José Luis León de la Luz, por haberme aceptado para realizar estancias en sus laboratorios, así como todas las personas que me atendieron y apoyaron: Dr. Alberto Búrquez Montijo, Angelina Martínez Yrizar, Raymundo Domínguez Cadena, Alfonso Medel Narvaez, Adrián Bojórquez, Ricardo Félix, Barbara Larraín, Manuel Trasviña, Miriam.

A todos los profesores, compañeros y amigos de la Escuela de Biología y del Colegio de Ciencias Agropecuarias. En especial a Roberto Carlos Cárcamo, Edgar Benjamín

López, Silvia Prado, Mario Ibarra, Jorge Sánchez, Amador Osorio, Carlos Chon, Edgar Gámez, Juan Castelo, Guillermo Millán, César Higareda, Fermín Avilés Terán (q.e.p.d. †), José Díaz, Joven Pedro, Guadalupe Quintana, Fernando Sánchez, Patricio Saucedo, Orlando Linares, Juan Gaxiola, Edgar Esquer, Carlos Aguilar, Joven Mora, Víctor Almada; personas de las comunidades, Don Oronato Fierro, Sra. Nieves, Víctor Valenzuela, Don Santos y su esposa, Lupe y Chuy.

*Sinceramente... Bladimir Salomón Montijo*

# CONTENIDO

ÍNDICE DE CUADROS.....	i
ÍNDICE DE FIGURAS.....	ii
RESUMEN.....	iv
ABSTRACT.....	vi
<b>CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN Y REVISIÓN DE LITERATURA</b>	<b>1</b>
1.1. INTRODUCCIÓN.....	1
1.2. REVISIÓN DE LITERATURA.....	5
1.2.1. Aspectos generales de la Familia Cactaceae. ....	5
1.2.2. Cactáceas columnares y el género <i>Stenocereus</i> .....	8
1.2.3. <i>Stenocereus thurberi</i> . ....	9
1.2.4. Fenología y Antecedentes.....	11
1.2.5. Factores ecológicos clave en cactáceas columnares.....	13
1.2.6. Uso y aprovechamiento de Cactáceas.....	16
1.3. CONCLUSIONES.....	20
1.4. LITERATURA CITADA.....	21
<b>CAPÍTULO 2. LA PITAYA DULCE <i>Stenocereus thurberi</i> (Engelm.) Buxb. (CACTACEAE) RECURSO DE LA REGION CENTRAL DE EL FUERTE, SINALOA, MÉXICO.....</b>	<b>27</b>
2.1. INTRODUCCIÓN.....	29
2.2. MATERIALES Y MÉTODOS.....	31
2.2.1. Descripción de área de estudio.....	31
2.2.2. Descripción de la especie.....	32

2.2.3. Usos, cultura, ecología y morfología de frutos.....	33
2.3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	34
2.4. CONCLUSIONES.....	43
2.5. AGRADECIMIENTOS.....	43
2.6. LITERATURA CITADA.....	44
<b>CAPÍTULO 3. FENOLOGÍA REPRODUCTIVA DE <i>Stenocereus thurberi</i></b> <b>(CACTACEAE) EN UNA REGIÓN DE TRANSICIÓN DEL NORTE DE</b> <b>SINALOA, MÉXICO.....</b>	<b>47</b>
3.1. INTRODUCCIÓN.....	49
3.2. MATERIALES Y MÉTODOS.....	51
3.2.1. Especie de estudio.....	51
3.2.2. Descripción del área de estudio.....	51
3.2.3. Estructura de tamaños y fenología.....	53
3.2.4. Análisis de datos.....	54
3.3. RESULTADOS.....	54
3.3.1. Producción de estructuras reproductivas.....	54
3.3.2. Fenología.....	57
3.4. DISCUSIÓN.....	59
3.5. AGRADECIMIENTOS.....	63
3.6. LITERATURA CITADA.....	63
<b>CAPITULO 4. SISTEMA REPRODUCTIVO Y VISITANTES FLORALES</b> <b>DE LA PITAYA DULCE (<i>Stenocereus thurberi</i>) EN EL NORTE DE</b> <b>SINALOA.....</b>	<b>67</b>
4.1. INTRODUCCIÓN.....	69
4.2. MATERIALES Y MÉTODOS.....	72

4.2.1 Especie de Estudio.....	72
4.2.2. Área de estudio.....	73
4.2.3 Observación de visitantes florales.....	74
4.2.4. Sistema reproductivo y experimentos de exclusión de polinizadores.....	75
4.3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	76
4.3.1. Visitantes florales.....	76
4.3.2. Sistema Reproductivo y Eficiencia de Visitantes .....	80
4.4. CONCLUSIÓN.....	84
4.5. LITERATURA CITADA.....	86
CAPÍTULO 5. DISCUSION GENERAL.....	90
CAPÍTULO 6. CONCLUSIONES.....	95
CAPITULO 7. LITERATURA CITADA.....	97

## ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro	Título	Página
1.	Síndromes de polinización en de plantas.....	15
2.	Principales usos de <i>S. thurberi</i> , en seis comunidades del municipio El Fuerte, Sinaloa, México.....	34
3.	Comparación de frutos de <i>S. thurberi</i> , entre fechas de colecta de dos estaciones reproductivas en la Comunidad de Buenavista, El Fuerte, Sinaloa. F es el estadístico de Fisher, con los grados de libertad para fechas de colecta y para el error entre paréntesis, respectivamente. P es la probabilidad de encontrar una F mayor que la calculada.....	38
4.	Estadísticos descriptivos de variables de “tamaños” de <i>S. thurberi</i> (n=50) en poblaciones del norte de Sinaloa....	55
5.	Análisis de varianza de medidas repetidas para probar el efecto de poblaciones, tamaño de plantas y tiempo de muestreo en la producción de estructuras reproductivas (botones, flores y frutos) de la pitaya dulce <i>Stenocereus thurberi</i> en el norte de Sinaloa.....	57
6.	Visitantes florales diurnos y nocturnos presentes en los sitios de estudio durante 2014 y 2015.....	78
7.	Éxito en el amarre general de frutos ( <i>fruit set</i> ) de los tratamientos de exclusión de polinizadores.....	81
8.	Contrastes de medias en el porcentaje de frutos producidos ( <i>Fruit set</i> ) de <i>Stenocereus thurberi</i> . El modelo estadístico es una regresión de logits, con tratamientos de polinización como única variable predictora significativa.....	82

## ÍNDICE DE FIGURAS

Figura	Titulo	Página
1	<i>Stenocereus martinezii</i> (J. G. Ortega) <i>Buxb.</i> , con presencia de frutos (pitayas) en Arroyo Grande, Culiacán, Sinaloa.....	9
2	Individuo reproductivo de <i>Stenocereus thurberi</i> en la llanura costera de Sinaloa.....	10
3	Cercos y tejabanos de tallos secos de <i>S. thurberi</i> en el norte de Sinaloa y sur de Sonora, México.....	18
4.	Frutos comestibles de <i>Stenocereus thurberi</i> .....	19
5.	Localización de los sitios de estudio en el municipio El Fuerte, Sinaloa, México.....	31
6.	Aspecto de <i>Stenocereus thurberi</i> (Engelm.) <i>Buxb.</i> (Cactaceae) en poblaciones silvestres del municipio de El Fuerte al norte de Sinaloa.....	32
7.	Venta de frutos en puestos a la orilla de la carretera Los Mochis-El Fuerte.....	36
8.	Comportamiento de masa y volumen durante las temporadas reproductivas 2014 y 2015. Donde el día 1 corresponde al 15 de mayo .....	39
9.	Producción promedio de semillas durante las temporadas reproductivas 2014 y 2015. Donde el día 1 corresponde al 15 de mayo.....	39
10.	Utilización de varas de carrizo ( <i>Arundo donax</i> ) como instrumento para recolectar frutos de pitaya, llamado localmente “Bacote”.....	40
11.	Utilización de tallos secos de <i>Stenocereus thurberi</i> en la construcción de tejabanos (A) y cercos (B), en la Comunidad de Buenavista, El Fuerte, Sinaloa, México.....	42
12.	Localización de las tres poblaciones de muestreo.....	53
13.	Frecuencia del número de tallos en cinco categorías de tamaños, en tres poblaciones del norte de Sinaloa.	56
14.	Dinámica de la producción de botones por planta de <i>S. thurberi</i> , en tres poblaciones del norte de Sinaloa.....	58
15.	Variación en la producción de flores por planta de <i>S. thurberi</i> , en tres poblaciones del norte de Sinaloa.....	58
16.	Variación en la producción de frutos por planta de <i>S. thurberi</i> , en tres poblaciones del norte de Sinaloa.....	59
17.	Aspecto de la morfología de la pitaya dulce ( <i>S. thurberi</i> ), en la población Plan de Guadalupe, Sinaloa,	

	<b>México.....</b>	<b>72</b>
18.	<b>Localización geográfica de los sitios de estudio.....</b>	<b>73</b>
19.	<b><i>Leptonycteris yerbabuena</i>, en la población de Buenavista, El Fuerte, Sinaloa, México.....</b>	<b>79</b>
20	<b>Frecuencias de los gremios de polinizadores presentes en los sitios de estudio durante 2014 y 2015.....</b>	<b>79</b>
21	<b>Producción de frutos en las poblaciones (PG-Plan de Guadalupe, BV-Buenavista y LC-Las Cruces) en respuesta a tratamientos de exclusión de polinizadores diurnos (D) y nocturnos (N).....</b>	<b>82</b>

## RESUMEN

### FENOLOGÍA Y BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DE *Stenocereus thurberi* (Engelm.) Buxb. (CACTACEAE) EN TRES AMBIENTES DEL NORTE DE SINALOA

Bladimir Salomón Montijo

La pitaya dulce *Stenocereus thurberi* (Engelm.) Buxb., una cactácea columnar que se distribuye en el noroeste de México, es una especie representativa del Desierto Sonorense y de los bosques secos del norte de Sinaloa y sur de Sonora, donde tiene su límite meridional. La mayor parte de esta zona limítrofe es un valle agrícola, con fragmentos de vegetación natural, gradualmente deforestados para uso agropecuario. Los parches de matorral subsisten en dunas y lomeríos de la planicie costera, y el bosque caducifolio está confinado a las tierras altas de pie de monte y montañas inferiores. La pitaya es aprovechada por habitantes establecidos en estas áreas. La biología de *S. thurberi* se ha estudiado ampliamente dentro de los límites del gran Desierto, pero hay poca información de sus poblaciones en hábitats marginales, donde pueden existir novedades adaptativas con valor potencial para la conservación y aprovechamiento de la especie. En esta investigación se pretende: 1) conocer los principales usos de la planta y formas de aprovechamiento de sus frutos por habitantes de comunidades del norte de Sinaloa, 2) comparar la fenología reproductiva de las poblaciones en hábitats contrastantes y, 3) evaluar el sistema de reproducción de la cactácea. La hipótesis probable es que el acervo genético y el ambiente de las poblaciones marginales determinan patrones fenológicos y reproductivos distintos de los observados en otros ambientes más favorables del área de distribución. Las poblaciones de interés se eligieron en los extremos y parte media del gradiente climático entre los matorrales costeros y el bosque caducifolio de montaña en Sinaloa México (límite de distribución sur de la especie): 1) Plan de Guadalupe, Ahome; 2) Buenavista, El Fuerte; 3) Las Cruces, Choix. La identificación de usos y formas de aprovechamiento de la pitaya se determinaron mediante encuestas en comunidades rurales del municipio El Fuerte, Sinaloa. El seguimiento de las observaciones fenológicas y reproductivas se realizó cada 15 días, en 50 individuos sexualmente maduros en cada uno de los sitios, durante tres temporadas reproductivas (2014, 2015 y 2016). Para definir el sistema reproductivo, se realizaron tratamientos de exclusión de polinizadores. Los resultados indican que *S. thurberi* es un recurso importante para los pobladores de las comunidades del norte de Sinaloa, ya que la madera de los tallos secos es utilizada principalmente como leña y material para la construcción, y sus frutos son recolectados para autoconsumo y venta.

El periodo reproductivo de la pitaya se demoró entre 15-30 días y se prolongó por cuatro semanas más en la población costera con respecto a las otras poblaciones. La producción de estructuras reproductivas en fechas pico mostró diferencias

altamente significativas ( $F= 31.68, p< 0.001$ ) entre poblaciones, con medias de  $69.5 \pm 8.7$  e. e. en la costa,  $28.3 \pm 3.2$  e. e. en Buenavista y  $16.6 \pm 5.4$  e.e. en Las Cruces. Las plantas de Plan de Guadalupe (población costera) mostraron una arquitectura más ramificada ( $\bar{X} = 23.3 \pm 3.0$  e.e. tallos / planta) y mayor cobertura vegetal ( $\bar{X} = 4.6 \pm 0.7$  e.e.  $m^2 \pm 1$ ) que las plantas de Las cruces ( $\bar{X} = 9.3 \pm 1.3$  e.e. tallos / planta,  $\bar{X} = 1.2 \pm 0.2$  e.e.  $m^2$ ), mientras que estas últimas, asociadas con el bosque caducifolio, tuvieron mayor desarrollo vertical. Las poblaciones mostraron diferencias en la estructura de tamaños, con mayor proporción de plantas grandes en la costa que en las otras poblaciones. Las tres poblaciones presentaron floración asincrónica, pero el índice de asincronía fenológica fue mayor en Plan de Guadalupe ( $\bar{X} = 1.87 \pm 0.9$  e. e.) que en Buenavista ( $\bar{X} = 1.73 \pm 1.2$  e.e.) y en Las Cruces ( $\bar{X} = 1.2 \pm 1.0$  e.e.). El sistema reproductivo es autoincompatible. Los polinizadores nocturnos son más efectivos, con un 39% de probabilidad que las flores se conviertan en frutos, mientras que la probabilidad de producir frutos por el gremio de polinizadores diurnos es de 26%, sin embargo, no se encontró diferencia significativa entre ambos grupos. Se identificaron 14 especies de visitantes florales que intervienen en la polinización y algunos en la dispersión de semillas de la cactácea, siendo el murciélago *Leptonycteris yerbabuena* el visitante nocturno más frecuente en los tres sitios de estudio; *Apis mellifera* y *Amazilia violiceps* fueron los principales visitantes diurnos. A grandes rasgos, la población costera comparte características similares a las poblaciones del sur de Sonora.

**Palabras clave:** Pitaya dulce, Cactácea columnar, Fenología floral.

## ABSTRACT

### **Phenology and reproductive biology of *Stenocereus thurberi* (Engelm.) Buxb. (CACTACEAE) of three environments in northern Sinaloa**

The organ pipe cactus *Stenocereus thurberi* (Engelm.) Buxb., is columnar cactus distributed northeast of Mexico, it's a noteworthy species of the Sonoran desert and the tropical dry forest north to Sinaloa and south Sonora, where the southern boundary resides. Most of this border area is an agricultural valley, with fragments of natural vegetation, gradually deforested for agricultural use. The scrubland patches subsist in dunes and knoll of the coastal plain and the deciduous forest remains restricted to the highlands by the foot of the mountain and lower mountains. The pitaya is vastly used by the population established in those areas. The biology of *S. thurberi* has been largely studied inside the boundaries of the great desert, but there's very few information about the populations in the marginal habitats, where there may be adaptive novelties with potential value for the conservation and use of the species. In this study it's pretended to: 1) Know the main uses of the plant and the different forms of exploitation of the fruits by the inhabitants of communities in northern Sinaloa. 2) Compare the reproductive phenology of the populations in contrasting habitats. 3) Evaluate the reproductive system of the cactus, the main hypothesis is that the gene pool and the environment of the marginal populations determine phenological and reproductive patterns distinct of those observed in more favorable environments in the area of distribution of the species. The populations of interest were chosen at the extremes and middle part of the climatic gradient between the coastal scrub and the deciduous mountain forest in Sinaloa Mexico: 1) Plan de Guadalupe, Ahome; 2) Buenavista, El Fuerte; 3) Las Cruces, Choix. The identification of the different forms of use of pitaya was determined by the employ of surveys inside the rural communities from the Municipality of El Fuerte, Sinaloa. The phenological and reproductive observations were made every 15 days in 50 sexually mature individuals in every selected site during 3 reproductive periods (2014, 2015 y 2016). To define the reproductive system, excluding tests were performed on pollinators. The results show that *S. thurberi* is an important resource to the inhabitants of the communities in northern Sinaloa due to lumber from dry stems being mainly used as firewood and construction material, and the fruits being picked for personal use and trading.

The reproductive period was delayed between 15 – 30 days and extended 4 weeks further in the coastal population in contrast with the other populations. The production of reproductive structures in peak season showed significant differences ( $F= 31.68$ ,  $p < 0.001$ ) between populations, with means of  $69.5 \pm 8.7$  e. e. in the coast,  $28.3 \pm 3.2$  e. e. in Buenavista and  $16.6 \pm 5.4$  e.e. in Las Cruces. The plants from Plan de Guadalupe (coastal population) showed a more branched architecture ( $\bar{X} = 23.3 \pm 3.0$  e.e. stems / plant) and mayor plant cover ( $\bar{X} = 4.6 \pm 0.7$  e.e.  $m^2 \pm 1$ ) than the plants

from Las Cruces ( $\bar{X} = 9.3 \pm 1.3$  e.e. stems /plant,  $\bar{X} = 1.2 \pm 0.2$  e.e. m<sup>2</sup>), while the previous ones associated with the deciduous forest had higher vertical growth. The populations showed distinction in the size structure, with higher proportion of bigger plants in the coast than other populations. The three populations showed an asynchronous flowering but the phenological asynchrony rate was higher in Plan de Guadalupe ( $\bar{X} = 1.87 \pm 0.9$  e. e.) than Buenavista ( $\bar{X} = 1.73 \pm 1.2$  e.e.) and Las Cruces ( $\bar{X} = 1.2 \pm 1.0$  e.e.). The reproductive system is self-incompatible. The nocturnal pollinators are more effective, with a 39% fructify chance while the possibility of fruit production with diurnal pollinators is 26%, however no significant difference was found between both groups. 14 species of floral visitors that intervene in pollination and seed dispersal of the cactus were identified, the bat *Leptonycteris yerbabuenae* was most the frequent nocturnal visitor between the three study sites; *Apis mellifera* and *Amazilia violiceps* were the main diurnal visitors. To conclude, the coastal population shares similar characteristics to the populations of southern Sonora.

Keywords: Organ pipe cactus, columnar cacti, floral phenology

# CAPÍTULO 1

## INTRODUCCIÓN Y REVISIÓN DE LITERATURA

### 1.1. INTRODUCCIÓN

La presente investigación se desarrolló con la finalidad de contribuir a la generación de conocimiento sobre la interacción hombre-planta, la correlación de factores ambientales y la estructura de tamaños en su fenología reproductiva, así como, las interacciones con polinizadores en poblaciones ecológicamente contrastantes de *Stenocereus thurberi* (Engelm.) Buxb., un cactus columnar de importancia ecológica y económica en el noroeste de México y particularmente en el norte de Sinaloa. Los resultados obtenidos permitirán explicar su comportamiento reproductivo, sus limitaciones en cuanto a polinizadores, y las posibles consecuencias en la dinámica de las poblaciones locales. El entorno ecológico de las poblaciones estudiadas es representativo de la variedad de condiciones en las cuales prosperan las poblaciones de *S. thurberi* en Sinaloa, México; estas van desde la llanura costera, la condición más seca (244 mm anuales), hasta el bosque caducifolio en el pie de montaña de la Sierra Madre Occidental (830 mm anuales), el límite más húmedo de su distribución natural.

Estudios desarrollados en el Desierto Sonorense, demostraron que *S. thurberi* presenta una variación en su patrón fenológico, así como en la morfología de tamaños en un gradiente latitudinal, donde existen diferentes condiciones tanto bióticas como abióticas. Sin embargo, fuera del Desierto Sonorense existe poca

información de comportamiento, así como en poblaciones con mayor altura sobre el nivel del mar y precipitación alta, por lo que planteamos las siguientes interrogantes:

1 ¿Cómo difiere la fenología reproductiva y la estructura de tamaños de *Stenocereus thurberi* en las poblaciones silvestres en su límite de distribución sur (Sinaloa), con respecto a las poblaciones más norteñas?, 2. Al comparar poblaciones en un gradiente altitudinal, con diferentes condiciones climáticas y bióticas ¿existen diferencias entre las poblaciones en su biología reproductiva y caracteres morfológicos? 3. ¿Qué especies visitan las flores y cuáles son los polinizadores más efectivos en el norte de Sinaloa? , 4. ¿Cuál es la importancia cultural y económica de la especie en el norte de Sinaloa?

Para responder esas interrogantes se planteó como objetivo general, conocer los patrones fenológicos y la biología reproductiva de la pitaya en poblaciones contrastantes en un gradiente altitudinal en sus límites ecológicos meridionales; así como la relación con los factores bióticos y abióticos, además de los principales usos de la planta y aprovechamiento de sus frutos.

La información contenida en esta tesis está estructurada de la siguiente manera:

Capítulo 1. Introducción general. En este apartado se aborda la temática principal de la tesis (fenología y biología reproductiva de cactáceas), una sección de revisión de bibliografía, en la cual se abordan los conceptos centrales del estudio.

Capítulo 2. Manuscrito enviado a la revista *Caldasia*, el cual es intitulado “La pitaya dulce *Stenocereus thurberi* (Engelm.) Buxb. (Cactaceae), recurso de la región central

de El Fuerte, Sinaloa”. El objetivo de este capítulo es describir los usos de la especie en comunidades del municipio El Fuerte, Sinaloa, para tener un panorama de la interacción hombre-planta en esa región, con mayor intensidad de aprovechamiento y contrastar diferencias con el uso reportado para la misma especie en comunidades yoremes-mayo del sur de Sonora.

Capítulo 3. Artículo publicado en la revista *Gayana Botánica* 73(2): 381-390 (2016), titulado “Fenología reproductiva de *Stenocereus thurberi* (Cactaceae) en una región de transición del norte de Sinaloa, México”. En este artículo se aborda la fenología reproductiva de *Stenocereus thurberi* en tres ambientes contrastantes de la transición del matorral al bosque caducifolio del norte de Sinaloa. Se abordan las siguientes interrogantes: ¿Qué semejanzas fenológicas comparten las poblaciones de Sinaloa con las del Desierto Sonorense, y cómo estos factores pueden afectar la dinámica de reproducción de la cactácea?, sobre todo ¿cómo difieren los patrones fenológicos en el bosque tropical caducifolio, identificado como el extremo más húmedo de su distribución ecológica? Logrando describir una tendencia decreciente de la costa hacia el piedemonte en la duración y sincronía de la reproducción de las poblaciones de *Stenocereus thurberi*. La producción de estructuras reproductivas en la población costera es 2.5 a 4.2 veces mayor que en las poblaciones de valle y piedemonte, lo cual define un gradiente de estrés paralelo al gradiente de precipitación.

Capítulo 4. Sistema reproductivo y visitantes florales de la Pitaya dulce (*Stenocereus thurberi*) en tres poblaciones silvestres del norte de Sinaloa. En este capítulo se identificaron los principales visitantes florales, los polinizadores efectivos y el efecto

de distintos gremios de polinizadores (nocturnos y diurnos) en el éxito reproductivo de la especie. Aun cuando la especie presenta síndrome de polinización quiropterófilo (especialización por murciélagos), todas las poblaciones silvestres estudiadas presentan un tipo de polinización generalista (murciélagos, aves e insectos), pero teniendo ligeramente mayor éxito en la producción de frutos por agentes nocturnos; además, se corroboró que la especie es auto-incompatible, lo que hace resaltar el papel fundamental de los polinizadores para su reproducción.

Capítulo 5. Discusión general. En este capítulo se resumen los principales hallazgos de esta investigación y se discute cual es la importancia ecológica y cultural de *Stenocereus thurberi* en el norte de Sinaloa.

Capítulo 6. Conclusión general de la investigación. Se resaltan las principales conclusiones y aportaciones derivadas del estudio. Se puede apreciar que la especie presenta diferencias morfológicas, variación en la producción de estructuras reproductivas en los diferentes sitios estudiados. Es una especie aprovechada por las personas de las comunidades, por lo que es considerada una especie clave económica, ecológica y culturalmente en la región norte de Sinaloa, México.

## 1.2. REVISIÓN DE LITERATURA

### 1.2.1. Aspectos generales de la Familia Cactaceae

México es uno de los siete países megadiversos del planeta (Mittermeier, 1988). El 50% de las especies de flora y fauna mundial se encuentran en cinco países; México es uno de ellos (Rzedowski, 1978). Su riqueza biológica es el producto de la combinación de la topografía y climas encontrados (Flores-Villela y Gerez, 1994), los cuales se mezclan creando un mosaico diverso de condiciones ambientales y micro ambientales; además, cuenta con una historia geológica compleja que lo situó entre Norteamérica y Sudamérica, posición geográfica que le otorga un carácter único de transición florística y faunística (Savage, 1982). Esta situación permite la convergencia de floras de ambos hemisferios, además de un alto índice de endemismo, considerado entre los más importantes del continente americano. Así, mientras los estados del sureste albergan casi el 70% de las especies conocidas, los estados del centro y del noroeste son igualmente importantes por la presencia de muchas de las especies exclusivas del país (Paredes *et al.*, 2000).

La familia Cactaceae es uno de los grupos vegetales más distintivos y exitosos del continente americano, con alrededor de 1430 especies (Hunt, 2013). Se distribuye desde el norte de Canadá hasta la Patagonia, y desde el nivel del mar, en dunas costeras, hasta una altitud de 5,100 m, en Perú (Bravo-Hollis y Scheinvar, 1999). Existen cinco centros de diversidad de cactáceas: tres en América del Sur, uno en Mesoamérica y otro en Norteamérica. En México se han diversificado cuatro tribus: 1) *Pachycereae*, 2) *Cacteeae*, 3) *Echinocereae* y, 4) *Hylocereae*. De este país son originarias 669 especies y 244 subespecies (Bravo-Hollis, 1978; Arias-Montes, 1997; Guzmán *et al.*, 2003), con una gran diversidad morfológica, entre las que destacan las formas de tallos columnares (pitayas), globosos (biznagas), aplanados (nopales), entre otras. Además de ser un centro de concentración de cactáceas, tiene un alto índice de endemismo a nivel genérico (73%) y específico (78%). En relación con el

endemismo, su número y porcentaje varían según los autores. Hunt (1992) reconoce 559 especies para México, mientras que Bravo-Hollis (1978) y Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991), con un concepto de especie algo más estrecho, consideran 744 (Hernández y Godínez, 1994).

Aun cuando se distribuyen en diversos ecosistemas, incluyendo las selvas tropicales, donde se encuentran formas epifitas como *Rhipsalis baccifera* (J.S.Muell.) Stearn, la mayoría de las cactáceas habitan en las regiones áridas y semi-áridas del país. Las zonas más ricas son la porción sureste del Desierto Chihuahuense, la zona árida Queretano-Hidalguense, el Desierto Sonorense, el Valle Tehuacán-Cuicatlán, la depresión del Balsas, la región más seca de la península de Yucatán y la costa pacífica del Istmo de Tehuantepec (Hernández y Godínez, 1994). En general, las zonas secas tienen latitudes cercanas a los paralelos de 25°, donde dominan zonas de alta presión atmosférica con corrientes descendentes de aire seco (Bravo-Hollis y Scheinvar, 1999).

Las cactáceas poseen un aspecto peculiar, motivo por el cual han llamado la atención desde tiempos remotos. Existen registros de la importancia de estas plantas entre las tribus prehispánicas y aún persisten en nuestros días (Bravo-Hollis, 1978). En el caso de las cactáceas columnares, estas proveen una gran cantidad de recursos florales y de frutos que mantienen altas densidades de fauna que hacen uso de su néctar, polen y frutos como alimento (Bravo-Hollis, 1978; Felger y Moser, 1985; Yetman 1998). Por otra parte, se sabe que cumplen un papel importante en los ecosistemas gracias al sistema radical amplio y superficial que contribuye en la formación de suelo. La extensa malla de raíces reduce la erosión y desertificación de los suelos y, puesto que las raíces poseen pelos absorbentes caducos, estos constituyen una fuente continua de materia orgánica (Magallanes, 1997).

Las cactáceas son también elementos relevantes en la estructura y dinámica de las comunidades de las zonas áridas y semiáridas. Las plántulas suelen establecerse bajo el dosel de árboles y arbustos perennes (nodrizas), aprovechando su sombra,

refugio y nutrimentos; luego, en la fase juvenil y adulta, pasan de comensales a competidoras reemplazando a la planta huésped en algunos casos, conduciendo al esquema de sucesión cíclica documentado por varios autores en estos ecosistemas secos (Yeaton, 1978; Yeaton y Esler, 1990; Armas *et al.*, 2008).

En las últimas décadas ha aumentado el riesgo de extinción de algunas especies, esto ocasionado principalmente por el cambio de uso del suelo, la introducción de especies exóticas y la colecta directa de ejemplares. Aún se ignora la distribución ecológica de muchas de estas especies bajo riesgo, indispensable para orientar potenciales actividades de repoblación y manejo (Reyes-Olivas, 2001).

Se tiene documentado que algunas especies han sido afectadas por las presiones del desarrollo humano, principalmente la conversión del terreno para usos agrícolas y/o pecuarios y la extracción de las plantas de su hábitat con fines de venta como plantas de ornato en mercados nacionales e internacionales (Jarvis, 1979; Sánchez-Mejorada, 1982; Fuller y Fitzgerald, 1987). En consecuencia, casi toda la familia está incluida en el Apéndice II de la Convención sobre el Tráfico Internacional de Especies Silvestres de Flora y Fauna Amenazadas (CITES) y muchos de sus representantes están comprendidos en el Apéndice I (Hunt, 1999).

La extinción local conlleva a un proceso de empobrecimiento biológico y a la pérdida de recursos útiles para las poblaciones humanas. Ante la situación de riesgo en la que se encuentran al menos el 30% de las especies de cactáceas mexicanas, urge tomar medidas de protección (Jiménez, 2011). Entre éstas, se han sugerido la colecta y la preservación de semillas, el cultivo de plantas en invernaderos con el fin de propiciar la investigación, la introducción de plantas a sus hábitats naturales, y fomentar un comercio legal, así como, la implementación de estudios fenológicos en las poblaciones silvestres para conocer su dinámica poblacional (Jiménez, 2011).

El estado actual de la familia adquiere características de preocupación global, pues es uno de los grupos más amenazados del reino vegetal (Hernández y Godínez,

1994). A nivel nacional, más de 275 especies presentan algún grado de amenaza (SEMARNAT, 2010). Su delicada situación en México es atribuida principalmente a la pérdida de hábitat o extracción ilegal para su comercialización (Hernández, 2006).

En el caso particular de *S. thurberi*, Semotiuk *et al.* (2017), localizaron en la región sur de Sonora grandes extensiones de vegetación de pitaya, que está siendo amenazada por las altas tasas de deforestación por cambio de uso de suelo, principalmente con fines agrícolas y pecuarios.

### **1.2.2. Cactáceas columnares y el género *Stenocereus***

Las cactáceas columnares pertenecientes a la subfamilia Cactoidea y esta se divide en seis tribus: Browningieae, Calymmantheae, Cereeae, Notocactaeae, Pachycereae y Trichocereae (Anderson, 2001). Para México se reporta que existen alrededor de 70 especies de cactáceas columnares, siendo la vertiente del Pacífico Sur que comprende el Valle de Tehuacán y la depresión del Balsas la región con mayor diversidad con 45 especies registradas (Valiente-Banuet *et al.*, 1996).

Las cactáceas columnares son especies de importancia desde varios puntos de vista en las comunidades de los desiertos cálidos de Norteamérica, y de las zonas áridas del Caribe y América del Sur. Ecológicamente proveen de recursos alimenticios a murciélagos, aves e insectos que hacen uso del néctar, polen y frutos. Son refugio de muchas especies de animales que utilizan sus ramas como sombra, percha y para elaboración de nidos. También son trascendentales en términos económicos al representar la base en la cultura de los grupos indígenas del México árido (Bravo-Hollis, 1978; Felger y Moser, 1985; Yetman, 1998; Yetman y Van Devender, 2002).

De todas las especies de cactáceas columnares mexicanas, las de mayor importancia económica son las que pertenecen al género *Stenocereus* (Bravo-Hollis y Sánchez Mejorada, 1991). A este taxón pertenecen las plantas conocidas como pitayas, cuyos frutos se aprovechan por los humanos (Figura 1). Todas las especies

habitan en el bosque tropical caducifolio y el matorral xerófilo del país. Estas especies producen frutos comestibles atractivos por su color y sabor que se comercializan en los mercados locales (Bravo-Hollis, 1978). Es el de más amplia distribución de la tribu Pachycereeae de la familia Cactaceae (Barthlott y Hunt, 1993). Actualmente se reconocen 25 especies incluyendo a *Stenocereus huastecorum* H. Alvarado-Sizzo, H. J. Arreola-Nava y T. Terrazas (Alvarado-Sizzo *et al.*, 2018); la mayoría son endémicas de México (Arreola-Nava y Terrazas, 2003).



Figura 1. *Stenocereus martinezii* (J. G. Ortega) Buxb., con presencia de frutos (pitayas) en Arroyo Grande, Culiacán, Sinaloa.

### **1.2.3. *Stenocereus thurberi***

*Stenocereus thurberi* (Cactaceae) tiene tallos columnares de 3 a 8 m de altura, (Figura 2), sus flores miden de 6 a 8 cm de largo, son nocturnas, hermafroditas, tubulares, regularmente polinizadas por murciélagos. Las flores abren al atardecer y cierran por la mañana, por lo que también pueden recibir a otros polinizadores como

aves e insectos. El fruto es una baya de 4 a 7.5 cm de largo con pulpa rojiza, cada fruto tiene alrededor de 2000 semillas de color negro brillante y su reproducción es sexual (Parker, 1987; Turner *et al.*, 1995). La pitaya se distribuye desde el norte de Sinaloa y oeste de Chihuahua hasta el suroeste de Arizona y la mitad sur de la península de Baja California. En el extremo norte de la distribución (Arizona), los individuos presentan constricciones y fisuras en los tallos causados por heladas, principal factor que limita su distribución septentrional (Parker, 1988a, Turner *et al.*, 1995). Por lo tanto, las plantas de esta región se distribuyen en pendientes rocosas y bordes de acantilados que reciben radiación nocturna de calor (Parker, 1988a). En las llanuras costeras del Desierto Sonorense y de Sinaloa algunos individuos alcanzan alturas entre 12 y 15 m, mientras que las poblaciones septentrionales tienen tallas menores (Turner *et al.*, 1995).



Figura 2 Individuo reproductivo de *Stenocereus thurberi* en la llanura costera de Sinaloa, México.

#### 1.2.4. Fenología y antecedentes

En 1751, Carlos Linneo presentó una metodología para registrar las fases biológicas (fenología vegetal) de las plantas y la relación que tienen con las condiciones meteorológicas, esto con la finalidad de obtener los ciclos de vida. En el siglo XX, al disponer de una red internacional de estaciones de observación, la fenología se ha desarrollado hasta convertirse en una ciencia aplicada a escala mundial. A consecuencia de esto se ha logrado precisar más la definición: “la fenología es la ciencia que estudia el ritmo de los eventos biológicos periódicos en relación con las fuerzas bióticas y abióticas que los condicionan” (Heuvel dop *et al.*, 1986).

Haugaasen y Peres (2005), definen la fenología como el estudio de las fases cíclicas y la periodicidad del desarrollo vegetativo y/o reproductivo en los seres vivos. En plantas se estudian los tiempos de aparición, desarrollo, puntos álgidos, duración y caída de hojas, flores y frutos, luego estas fenofases se correlacionan con variables ambientales (Márquez *et al.*, 2008). Por ejemplo, la aparición de hojas está relacionada con el inicio de las lluvias (Singh y Kushwaha, 2005); muy pocas especies presentan fenología invertida, es decir, con hojas en la estación seca. Lo cual se debe a una posible evasión de los herbívoros que proliferan en la época húmeda (Janzen, 1970; Roupsard *et al.*, 1999).

La fenología en los bosques secos se ha estudiado ampliamente, encontrando similitudes en los patrones fenológicos de comunidades distantes (Justiano y Fredericksen, 2000). Estos estudios ayudan a entender la relación de polinizadores y dispersores de semillas con plantas (Moreira, 2001; Zhang, 2006; McPherson, 2005). En cactáceas columnares, los primeros estudios fueron enfocados principalmente a entender las relaciones ecológicas. Este es el caso del sahuaro (*Carnegia gigantea* (Engelm.) Britton & Rose) en la región norteña de su distribución (Shreve 1910; Alcorn y Kurtz 1959). Sin embargo, por considerar este grupo de cactáceas como un recurso para muchos grupos humanos, a finales del siglo XX se intensificaron la cantidad de estudios, con la finalidad de entender la relación con su entorno.

Arreola-Nava y Terrazas (2003) al estudiar las especies del género *Stenocereus* de la República Mexicana, indican que la fenología floral y frutal de las especies varía dependiendo de la distribución geográfica y el inicio de lluvias en la región. Pavón y Briones (2001) investigaron el comportamiento fenológico de nueve especies de plantas perennes (entre ellas cactáceas) del matorral semiárido de México, y encontraron variabilidad en los patrones de floración entre especies, sitios y años. La mayoría de estas especies tienen un patrón floral unimodal con un pico en la época de secas. Esparza-Olguín y Valverde (2003) al comparar la fenología reproductiva de tres especies de cactáceas columnares del género *Neobuxbamia* en la región central de México que presentan un patrón reproductivo altamente sincrónico que coincide en los meses de abril a junio, encontraron diferencias interespecíficas en la proporción de individuos reproductivos, número de estructuras reproductivas y número de frutos por individuo. Pimienta-Barrios y Nobel (1995) informan que, *Stenocereus queretaroensis* (F. A. C. Weber ex Mathes.) Buxb. produce flores y frutos de manera asincrónica durante la estación seca, a fines del invierno y la primavera.

En *Stenocereus thurberi*, Bravo-Hollis (1978) reporta que la floración inicia antes de la época de lluvias y la fructificación de junio a agosto; el fruto es dulce y de agrado para los comensales. Los estudios fenológicos realizados en esta especie se circunscriben al Desierto Sonorense, entre ellos los realizados por Parker (1987, 1993), Fleming *et al.* (2001) y Bustamante y Búrquez (2008). En poblaciones de Arizona, la estructura de tamaños, regímenes de lluvia y temperatura son determinantes en los tiempos de inicio de la floración, la duración del periodo reproductivo y la producción de estructuras reproductivas, alcanzando las plantas la madurez reproductiva después de los dos metros de altura cuando tienen más de dos ramificaciones (Parker, 1987). Otros estudios mencionan que el inicio de la floración de *S. thurberi* es un proceso regulado por las temperaturas y este coincide con los tiempos de migración de los murciélagos polinizadores (Fleming *et al.*, 2001; Fleming, 2006; Bustamante y Búrquez, 2008). La varianza en las temperaturas previas (varios meses antes de la floración), más que las temperaturas promedio,

están asociadas con el inicio de la floración de *S. thurberi* (Bustamante y Búrquez, 2008). La máxima floración ocurre en la época seca de abril a julio, sin embargo, algunos individuos inician su floración más temprano y tienen menor competencia por polinizadores con otras cactáceas columnares como el cardón (*Pachycereus pringlei* (S.Watson) Britton & Rose) y el Sahuaro (*Carnegiea gigantea*) (Fleming *et al.*, 2001; Fleming, 2006). Bustamante y Búrquez (2008) registraron la fenología y el éxito reproductivo de *S. thurberi* y concluyeron que es variable en espacio y tiempo, tanto por la condición climática como por la abundancia y tipo de polinizadores. Además, el tamaño de las plantas afecta la fecundidad individual y el tiempo de floración. Las plantas grandes producen más flores, florecen más temprano y por más tiempo que las plantas pequeñas, por lo tanto, la estructura poblacional afecta fuertemente la fenología floral (Bustamante y Búrquez, 2008).

#### **1.2.5. Factores ecológicos clave en cactáceas columnares**

La precipitación es un factor que determina el reclutamiento episódico de plantas leñosas de ambientes áridos, como las cactáceas columnares. Consecuentemente, se asume que la estructura de edades de una población refleja los años o periodos favorables para el establecimiento de nuevos individuos (Brum, 1973). La germinación sólo ocurre bajo ciertas condiciones adecuadas de humedad (Gibson y Nobel, 1986; Dubrovsky, 1996), y algunos estudios indican que una baja precipitación invernal y la presencia de heladas disminuyen la tasa de crecimiento (Parker, 1988b).

La temperatura es uno de los principales factores abióticos relacionados con la fenología y el éxito reproductivo. En *S. thurberi* se ha determinado que la varianza de las temperaturas previas a la floración se asocian directamente con el inicio de la floración (Bustamante y Búrquez, 2008). En conjunto con la temperatura, la radiación solar juega un papel importante en la dinámica poblacional de las cactáceas, ya que la germinación y reclutamiento de nuevos individuos sólo ocurren en niveles bajos de

radiación (sombreo de nodrizas), donde se conserva más la humedad y se modera la temperatura del suelo (Gibson y Nobel, 1986; Nolasco *et al.*, 1997).

En relación con plantas nodriza, el suelo juega un papel importante en la distribución y abundancia de las cactáceas en regiones áridas y semiáridas (Parker, 1991). Los cactus muestran un patrón de distribución agregado, asociado con la distribución de recursos (islas de fertilidad) en los parches de vegetación de estos ambientes heterogéneos. Además, ciertas propiedades edáficas, como la textura del suelo, pueden afectar la disponibilidad de agua, limitando el establecimiento de ciertas especies y favoreciendo a otras, dependiendo de sus requerimientos hídricos y otras adaptaciones para la germinación y el crecimiento temprano.

La polinización es el depósito de granos de polen en los estigmas. 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, de ahí se forma un embrión que crece y madura dando lugar a la semilla (Proctor *et al.*, 1996).

En plantas angiospermas existen varios tipos de polinización, denominadas de acuerdo al agente polinizador implicado haciendo una primera distinción basándose si el agente es abiótico o biótico. Entre los agentes abióticos se encuentran la polinización anemófila, referente al viento como agente causal, y la polinización hidrófila, donde el agua es el de dispersión del polen. La polinización biótica es la más variada dado que depende del síndrome de polinización determinado a su vez por el grupo polinizador (Amela y Hoc, 2001; Baker *et al.*, 1998). Actualmente uno de los puntos más estudiados en cactáceas columnares son las interacciones planta-polinizador. Estas interacciones se han tipificado por los llamados “síndromes de polinización” (Faegri y van der Pijl, 1971), donde grupos distintos de plantas convergen en una cierta forma de flor y de recompensa adecuados a solo un tipo de polinizador. Existen así muchos tipos de síndromes de polinización, dependiendo del grupo de agente que lo realiza (Cuadro 1).

Cuadro 1 Síndromes de polinización en plantas

Síndrome	Agente
Ornitófilo	Aves
Quiropterófilo	Murciélagos
Melitófilo, Himenopterófilo	Abejas y avispas
Psicófilo	Mariposas
Esfingófilo, Palaenófilo	Palomillas 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 cactáceas columnares presentan el síndrome de polinización por murciélagos, en el cual la apertura floral (antesis) y la disponibilidad de néctar y polen es por una sola noche. Las flores se caracterizan por tener colores claros, beige, amarillentos o sombreados de color verde o púrpura, son aromáticas, robustas, con gran cantidad de néctar almacenado en la cámara y altas cantidades de polen (Proctor *et al.*, 1996; Faegri y van der Pijl, 1971).

Algunos estudios indican que el 72% de las cactáceas columnares que existen en México, tiene síndrome de polinización quiropterófilo (Valiente-Banuet *et al.*, 1996). Las flores de los géneros *Pachycereus*, *Pilosocereus*, *Stenocereus* y *Subpilocereus* poseen rasgos morfológicos y funcionales que favorecen la polinización por murciélagos (Petit, 1995; Fleming *et al.*, 1996; Valiente-Banuet *et al.*, 1996), sin embargo, algunas especies como *Carnegiea gigantea* (Engelm.) Britton & Rose y *Stenocereus thurberi* también son polinizadas por abejas, mariposas nocturnas,

colibríes y otras aves (Fleming *et al.*, 1996, 2001; Fleming, 2002; Bustamante *et al.* 2010).

Otra fase importante en la dinámica poblacional de las cactáceas columnares es la germinación y el establecimiento de nuevos individuos. Existen algunos conceptos que definen lo que es germinación. Dentro de estas definiciones tenemos la utilizada por Bewley y Black (1978), quienes indican que consiste de una serie de procesos que dan inicio con la absorción de agua por la semilla y finaliza con la emergencia exitosa de la radícula o el hipocótilo a través de la testa de la semilla. Hadas (1982) menciona que la germinación es una secuencia compleja de procesos que incluye temperatura, aireación y absorción de agua adecuada por parte de la semilla.

La germinación y el establecimiento de nuevos individuos son las etapas más críticas en la demografía de las cactáceas (Turner *et al.*, 1966; Godínez-Álvarez *et al.*, 1999), pues muestran una gran vulnerabilidad a factores desfavorables, provocando una alta mortalidad en sus primeros estadios de vida (Angevine y Chabot, 1979). La germinación ocurre en condiciones específicas de luz, humedad, temperatura y contenido de gases (Bradbeer, 1988). La presencia de plantas nodriza o rocas ofrecen un microhábitat adecuado para la germinación y establecimiento. En cactáceas columnares como el sahuaro y la pitaya el establecimiento ocurre bajo la sombra de plantas nodriza (Franco y Nobel, 1989; Valiente Banuet, 1991)

### **1.2.6. Usos y aprovechamiento de Cactáceas**

El área conocida como Mesoamérica, y en particular México, es uno de los centros de domesticación de plantas más importantes del mundo (Harlan, 1975). La diversidad cultural y biológica que caracteriza a esta región es de las más sobresalientes en el planeta, y quizás el factor que más contribuye a explicar tan dinámica generación de cultivares. Estos factores, en gran medida determinaron que Mesoamérica fuera uno de los primeros sitios en los cuales el hombre practicó la agricultura (MacNeish, 1967; Flannery, 1986). Como resultado de su historia cultural,

los grupos humanos que han habitado el territorio nacional han desarrollado durante miles de años un extraordinario complejo de formas de interacción hombre-planta.

Datos arqueológicos obtenidos de excavaciones en el valle de Tehuacán, Puebla, y en Tamaulipas, indican que el consumo de cactáceas se realizaba desde los años 6500 a.C. (Callen, 1965; Gonzales Quintero, 1972). Los restos semifosilizados de tallos, frutos y semillas han hecho posible identificar algunas especies de pitayas (*Stenocereus*) y nopal tunero (*Opuntia*). Además, las propiedades médicas y psicotrópicas ya se conocían desde hace siete mil años, esto queda de manifiesto por el hallazgo de un fragmento identificado de *Ariocarpus retusus* Scheidw. (Gonzales Quintero, 1972). Aunque Sánchez Mejorada (1982) afirma que el cultivo de cactáceas se practicó desde hace 6000 años, las evidencias del valle de Tehuacán indican una mayor antigüedad (8500 años) (Mercado y Granados, 1999).

En la actualidad los cactos columnares representan un recurso importante para las poblaciones humanas de las zonas áridas. En países como México y Perú, las cactáceas son muy diversas y dominan los ecosistemas desérticos. Estas plantas son utilizadas comercialmente con diversos fines (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991; Casas *et al.*, 1999; Nobel, 2002). En Mesoamérica se han documentado 118 especies utilizadas por pueblos indígenas, de los cuales varias son columnares. Los usos son variados pero destacan como forraje, consumo humano, cercas vivas, leña, fabricación de bebidas alcohólicas, ornamentales, construcción, medicinales y adhesivos (Casas y Barbera, 2002).

En el caso de la pitaya dulce *S. thurberi*, los principales usos que se tienen registrados provienen de los yoremes mayos, grupo étnico de agricultores de origen cahita que habitan en el sur de Sonora y Norte de Sinaloa. Para ellos, la pitaya dulce es una de las plantas más importantes de su vida cotidiana. Los tallos secos de las pitayas se usan para la construcción de cercos, paredes, techos y algunos muebles (Figura 3 a y b) (Yetman, 1998). En julio, agosto y septiembre los frutos de las

pitayas son un componente importante de su dieta (Yetman, 1998; Yetman y Van Devender, 2002).

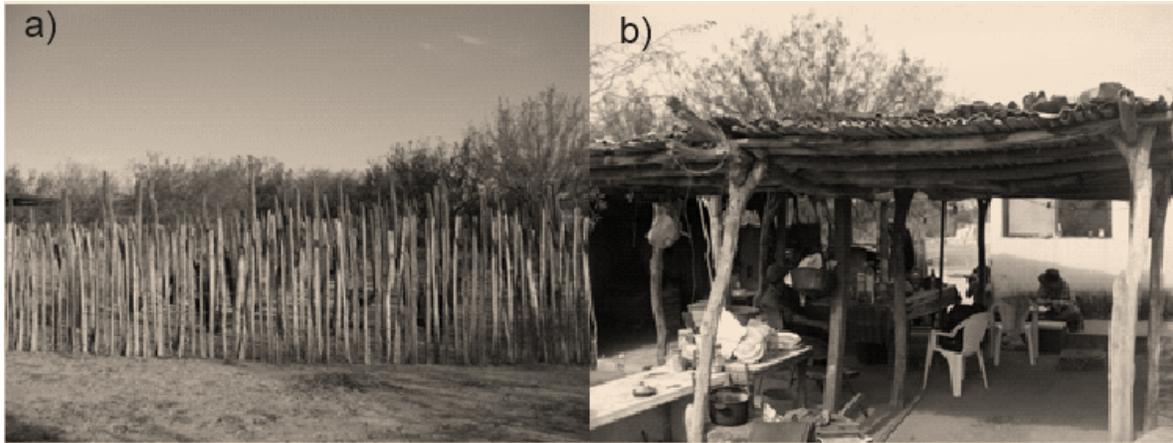


Figura 3 a y b. Cercos y tejabanes de tallos secos de *S. thurberi* en el norte de Sinaloa y sur de Sonora, México.

Algunos de los principales registros de usos de cactáceas son los siguientes:

*Alimenticio.* Las comunidades dan a las cactáceas en la actualidad numerosos y variados usos, pero principalmente se utilizan como alimento. Las estructuras que más se consumen son los frutos (tunas y pitayas) (Figura 4) y tallos (nopal verdura y dulce de biznaga), aunque también se puede mencionar el consumo de flores de varias especies como verdura y en ciertos casos en confituras (Mercado y Granados, 1999). Algunos informes indican que los Seris, en Sonora, México consumen las raíces de cactáceas como verdura en la época de escasez de alimento y aprovechan las semillas de varias especies del Desierto Sonorense, entre las que destacan el sahuaro (*Carnegiea gigantea*), cardón (*Pachycereus pringlei*), etcho (*Pachycereus-pecten-aboriginum* (Engelm. ex S.Watson) Britton & Rose), pitaya dulce (*Stenocereus thurberi*) y algunas biznagas y choyas (Felger y Moser 1976, 1985).



Figura 4 Frutos comestibles de *Stenocereus thurberi*.

*Forraje.* Algunas especies de cactáceas se usan como forraje, un ejemplo de ello es el nopal que se emplea en época de sequía en el sur de Estados Unidos y norte de México, principalmente en Nuevo León y Tamaulipas (Mercado y Granados, 1999).

*Colorantes.* Otro uso importante es la obtención de colorantes naturales de la cochinilla o grana del nopal (*Dactylopus coccus*), que desde épocas prehispánicas se cosechó para colorear textiles y plumas principalmente. A la llegada de los españoles, la cochinilla cobró importancia para el mercado europeo, siendo unos de los productos más importantes en términos económicos después del oro y la plata; actualmente, con la competencia de los colorantes artificiales, esta actividad está desapareciendo (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991). Pero sigue cultivándose en quince estados del país.

*Medicinal.* Algunas cactáceas son utilizadas con fines curativos. Por ejemplo, las pencas del nopal se utilizan como analgésicas y antiinflamatorias. Los aztecas usaban el nopal para curar el dolor de muelas y actualmente, otras especies de cactáceas en el sureste de México se utilizan para mitigar dolores reumáticos (Sánchez Mejorada, 1982).

*Psicotrópicos.* Una de las relaciones más importantes de los nativos de América las plantas tiene que ver con el uso ceremonial. Lo que une a todas estas plantas es la producción de alcaloides que afectan diversas facetas del organismo: mitigan fatiga, causan alteraciones afectivas e intelectuales, modificaciones de la percepción, visiones, euforia, etc. El caso más conocido de esta naturaleza es el peyote (*Lophopora williamsii* Coulter.) usado por diversas tribus del norte de México, como los Huicholes, Tepehuanes y Tarahumaras (Mercado y Granados, 1999).

*Ornato:* El descubrimiento de América, dio la oportunidad a los conquistadores de fijar su atención en las cactáceas, debido a sus formas caprichosas, su aspecto, el variado colorido de sus espinas, la belleza de sus flores y por la utilidad que le brindaban al hombre americano (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991).

### 1.3. CONCLUSIONES

Los estudios sobre la fenología de cactáceas columnares se incrementaron en los últimos años y han permitido entender el funcionamiento reproductivo para poder garantizar su conservación y un mejor manejo de las especies. Debido a la importancia ecológica, cultural y económica de las cactáceas columnares para algunos grupos humanos, investigar la fenología y los factores que intervienen en su distribución y abundancia son conocimientos básicos indispensables para planear su conservación. Esto es más urgente por la presión que estas especies están atravesando, principalmente por el cambio de uso de suelo como consecuencia de actividades agrícolas y ganaderas que actualmente se desarrollan. *Stenocereus thurberi* ha sido estudiada en esos aspectos en el Desierto Sonorense, sin embargo, se carece de estudios fuera de esa región, por lo tanto, es necesario empezar a generar información en otros ambientes que permitan contrastar el comportamiento de la especie en ambientes con otras características ambientales.

#### 1.4. LITERATURA CITADA

- Alcorn, S. M. y E. B. Kurtz. 1959. Some factors affecting the germination of seeds of the saguaro cactus (*Carnegiea gigantea*). *American Journal of Botany* 46: 526-529.
- Alvarado-Sizzo H., A. Casas, F. Parra, H. J. Arreola-Nava, T. Terrazas y C. Sánchez. 2018. Species delimitation in the *Stenocereus griseus* (Cactaceae) species complex reveals a new species, *S. huastecorum*. *PLoS ONE* 13(1)
- Amela-García, M. T. y P. S. Hoc. 2001. Pollination of Passiflora: do different pollinators serve species belonging to different subgenera?. *Acta Hortícola*. (ISHS) 561:71-74.
- Anderson, E. F. 2001. The cactus family. Timber Press. Portland, Oregon. 776 pp.
- Angevine, M. W. y B. F. Chabot. 1979. Seed germination syndromes in higher plants. In: Solbrig, O. T.; S. Jain; G. B. Johnson y P. H. Raven (eds.), *Topics in Plant Population Biology*, Columbia University Press, New York, N. Y. EE.UU. pp. 188–206.
- Arias–Montes, S. 1997. Distribución general. In: Valles–Septién, C. (ed.), *Suculentas mexicanas: cactáceas*. CVS Publicaciones S. A. de C. V. México, D. F. pp. 17–25.
- Armas, C., F. I. Pugnaire y O. E. Sala. 2008. Patch structure dynamics and mechanisms of cyclical succession in a Patagonian steppe (Argentina). *Journal of Arid Environments* 72: 1552–1561.
- Arreola-Nava, H. y T. Terrazas. 2003. Especies de *Stenocereus* con aréolas morenas: Clave y Descripciones. *Acta Botánica Mexicana* 64: 1-18.
- Baker, 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.
- Barthlott, W. y D. R. Hunt. 1993. Cactaceae. En: Kubitski, K., Rohwer, J.G., Bittrich, V. (ed), *The Families and Genera of Vascular Plants*, Vol. 2 Springer, Berlin, pp. 161-197.
- Bewley, J. D. y M. Black. 1978. *Physiology and biochemistry of seeds in relation to germination*. Vol. 1. Development, germination and growth. Springer–Verlag. Berlin, Germany. 307 pp.
- Bradbeer, J. W. 1988. *Seed Dormancy and Germination*. Chapman and Hall. New York, N. Y. EE.UU. 146 p.
- Bravo-Hollis, H. 1978. *Las Cactáceas de México*. Vol. 1. Universidad Nacional Autónoma de México, D. F. México.
- Bravo-Hollis, H. y L. Scheinvar. 1999. *El interesante mundo de las cactáceas*. Fondo de Cultura Económica. UNAM. México.
- Bravo-Hollis, H. y H. Sánchez-Mejorada. 1991. Utilidad de las cactáceas. In: (Bravo-Hollis, H. y H. Sánchez-Mejorada (eds.) *Las Cactáceas de México* Vol. III. pp. 501-535. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.
- Brum, G. D. 1973. Ecology of the saguaro (*Carnegiea gigantea*): Phenology and establishment in marginal populations. *Madroño* 22:195–204.

- Bustamante, E y A. Búrquez. 2008. Effects of plant size and weather on the flowering phenology of the organ pipe cactus (*Stenocereus thurberi*). *Annals of Botany* 102(6):1019-1030.
- Bustamante, E., A. Casas y A. Búrquez. 2010. Geographic variation in reproductive success of *Stenocereus thurberi* (CACATACEAE): effects of pollination timing and pollinator guild. *American Journal of Botany* 97(12): 2020-2030.
- Callen, E. O. 1965. Food habits of some precolombian mexican indians. *Economic Botany* 19: 335-343 pp.
- Casas, A., A. Valiente-Banuet, A. Rojas-Martínez y P. Dávila. 1999. Reproductive biology and the process of domestication of the columnar cactus *Stenocereus stellatus* in Central Mexico. *American Journal of Botany* 86: 534-542.
- Casas, A. y G. Barbera. 2002. Mesoamerican domestication and diffusion. En: Nobel P.S. Ed. *Cacti: Biology and Uses*, pp. 143-162, University of California Press, Berkeley.
- Dubrovsky, J. G. 1996. Seed hydration memory in Sonoran Desert cacti and its ecological implication. *American Journal of Botany*, 83: 624-632. Dubrovsky, J. G. 1998. Discontinuous hydration as a facultative requirement for seed germination in two cactus species of the Sonoran Desert. *Journal of the Torrey Botanical Society* 125: 33-39.
- Esparza-Olguín, L. y T. Valverde. 2003. Estudio comparativo de la fenología de tres especies de *Neobuxbaumia* que difieren en su nivel de rareza. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 48:68-83
- Faegri, K. y L. Van der Pijl. 1971. *The principles of pollination ecology*. Pergamon Press. Oxford
- Felger, R. S. y M. B. Moser. 1976. Seri indian food plants: desert subsistence without agricultura. *Ecology Food Nutrition*. 5 (1): 13-27
- Felger, R.S. y M.B. Moser. 1985. *People of the Desert and Sea. Ethnobotany of the Seri Indians*. The University of Arizona Press. Tucson, Arizona.
- Flannery, K. V. (ed.) 1986. *Guilá Naquitz*. Academic Press. New York: 538 p.
- Fleming, T. H., M. D. Turtle, y M. A. Horner. 1996. Pollination biology and the relative importance of nocturnal and diurnal pollinators in three species of Sonoran desert columnar cacti. *The Southwestern Naturalist* 41(3): 257-269
- Fleming, T. H., C. T. Sahley, J. N. Holland, J. D. Nason y J. L. Hamrick. 2001. Sonoran desert columnar cacti and the evolution of generalized pollination systems. *Ecological Monographs* 71(4):511-530.
- Fleming, T. H. 2002. Pollination biology of four species of Sonoran Desert columnar cacti. Pp. 207-224 en Fleming, T. H. y A. Valiente-Banuet (ed.). *Columnar cacti and their mutualistic: evolution, ecology and conservation*. University of Arizona Press. Tucson, Arizona.
- Fleming, T. H. 2006. Reproductive consequence of early flowering in organ pipe cactus, *Stenocereus thurberi*. *International Journal of Sciences* 167: 473-481.
- Flores Villela, O. A. y P. Gerez. 1994. *Biodiversidad y Conservación en México: Vertebrados, Vegetación y uso de Suelo*. CONABIO-UNAM, México, 439 pp.
- Franco, A. C. y P.S. Nobel. 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and grow of cacti. *Journal of Ecology* 77: 870-866.

- Fuller, D. y S. Fitzgerald. 1987. Conservation and commerce of cacti and other succulents. World Wildlife Fund. Washington, D.C. 264 pp.
- Gibson, A. C. y P. S. Nobel. 1986. The cactus primer. Harvard University, Boston, 180 p.
- Godínez-Alvarez, H., A. Valiente-Banuet y L. Valiente-Banuet. 1999. Biotic interaction and the populations and the population dynamics of the long lived cactus *Neobuxbaumia tetetzo* in the Tehuacán Valley, Mexico. *Canadian Journal of Botany* 77: 203-208.
- González Quintero, L. 1972. Las cactáceas subfósiles de Tehuacán, Puebla. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 17: 3-15.
- Guzmán, U., S. Arias, y P. Dávila. 2003. Catálogo de cactáceas mexicanas. Universidad Nacional Autónoma de México y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México. 315 pp.
- Hadas, A. 1982. Seed-soil contact and germination. In: Khan, A. A. (ed.), *The Physiology and Biochemistry of Seed Development, Dormancy and Germination*. Elsevier Biomedical. New York, N. Y. EE.UU. pp. 507-527.
- Haugaasen, T. y C. A. Peres. 2005. Tree phenology in adjacent Amazonian flooded and unflooded forest. *Biotropica* 37 (4): 620-630.
- Harlan, J.R. 1975. *Crops and Man*. American Society of Agronomy, Madison, Wisconsin. 295 p
- Hernández, H. y H. Godínez. 1994. Contribución al Conocimiento de las cactáceas Mexicanas Amenazadas. *Acta Botánica Mexicana* 26:33-52.
- Hernández, H. 2006. *La vida en los desiertos mexicanos. La ciencia para todos*. Fondo de cultura Económica, México. 188 p.
- Heuvelodp, J., J. P. Tasis., S. Quiros-Conejo and L. Espinoza-Prieto. 1986. *Agroclimatología tropical*. Ed. Universidad estatal a distancia, San José, Costa Rica. 378 pp.
- Hunt, D. 1992. CITES cactaceae checklist. Royal Botanic Gardens, Kew. Surrey. 190 pp.
- Hunt, D. 1999. CITES Cactaceae Checklist. Royal Botanic Gardens Kew; Kew.
- Hunt, D. 2013. *The New Cactus Lexicon Illustrations*. 527 pp. DH Books. Milborne Port. UK.
- Janzen, D. H. 1970. *Jacquinia pungens*, a heliophile from understory of deciduous forest. *Biotropica* 2: 112-119.
- Jarvis, C. E. 1979. Trade in cacti and other succulent plants in the United Kingdom. *The Cactus and Succulent Journal of Great Britain* 41: 113-118.
- Jiménez, S. C. 2011. Las cactáceas mexicanas y los riesgos que enfrentan. *Revista Digital Universitaria* 12 (1).
- Justiano, M. J. y Fredericksen. 2000. Phenology of tree species in Bolivian dry forests. *Biotropica* 32(2): 276-281.
- McNeish, R. S. 1967. An interdisciplinary approach to an archaeological problem. In: Byers, D.S. (ed.). *The prehistory of the Tehuacan Valley*. University of Texas Press. Austin Texas, USA. 14-24 pp.
- Magallanes, C. 1997. *Cactáceas de la Provincia de Huamanga*. Tesis para obtener el Título de Magíster Scientae. UNALM. Lima, Perú.

- Márquez, G., J. A. Estrada., A. Sánchez., M. García., R. Sánchez y B. Salomón. 2008. Fenología frutal de 11 especies arbóreas del mineral de nuestra señora Cosalá, Sinaloa, México. VI Simposio Internacional sobre la Flora Silvestre en Zonas Áridas. 445-467.
- McPherson, J. 2005. Phenology of Six *Ficus* L., Moraceae, Species and its Effects on Pollinator Survival, in Brisbane, Queensland, Australia, Geographical Research 43(3):297–305
- Mercado, B., A y D. Granados. 1999. Pitaya (Biología, Ecología, Fisiología sistemática, Etnobotánica). Universidad Autónoma de Chapingo. Texcoco, Edo de México. 194 pp.
- Mittermeier, R. A., 1988, Primate diversity and the tropical forest: case studies from Brazil and Madagascar and genesis importance of the diversity countries. In (E.O. Wilson, ed.). Biodiversity. National Academy Press, Washington D.C.
- Moreira, I. 2001. Fenología y algunos aspectos de la biología reproductiva del almendro (*Dipteryx panamensis* (Pitt.) Record & Mell) en la Zona Norte de Costa Rica. Tesis M.Sc. ITCR. 116 pp.
- Nobel, P.S. (ed.) 2002. Cacti - biology and uses. University of California Press, Los Angeles. 280 pp.
- Nolasco, H., F. Vega-Villasante y A. Díaz-Rondero. 1997. Seed germination of *Stenocereus thurberi* (Cactaceae) under different solar irradiation levels. Journal of Arid Environments 36: 123-132.
- Paredes, R., T. Van Devender y R. S. Felger. 2000. Cactáceas de Sonora, México: su Diversidad, Uso y Conservación. IMADES. Arizona-Sonora Desert Museum Press. Tucson Arizona. 141 pp.
- Parker, K. C. 1987. Seedcrop Characteristics and minimum reproductive size of organ pipe cactus (*Stenocereus thurberi*) in southern Arizona. Madroño 34(4): 294-303.
- Parker, K. C. 1988a. Environmental relationships and vegetation associates of columnar cacti in the northern Sonoran Desert. Vegetatio 78:125-140. Ambas citas son del mismo año, quizás por eso te confundiste.
- Parker, K. C. 1988b. Growth rates of *Stenocereus thurberi* and *Lophocereus schottii* in southern Arizona. Botanical Gazette 149: 335-346
- Parker, K. C. 1991. Topography, substrate, and vegetation patterns in the northern Sonoran Desert. Journal of Biogeography 18: 151-163.
- Parker, K. C. 1993. Climatic effects on regeneration trends for two columnar cacti in the Northern Sonoran Desert. Annals of the Association of American Geographers 83: 452–474.
- Pavón, N. P. y O. Briones. 2001. Phenological patterns of nine perennial plants in an intertropical semi-arid Mexican scrub. Journal of Arid Environments 49:265-277.
- Petit, S. 1995. The pollinators of two species of columnar cacti on Curacao, Netherlands Antilles. Biotropica 27: 538-541.
- Pimienta-Barrios, E. y P. S. Nobel. 1995. Reproductive characteristics of pitayo (*Stenocereus queretaroensis*) and their relationships with soluble sugars and irrigation. Journal of the American Society of Horticultural Science 120:1082-1086.

- Proctor, M., P. Yeo y A. Lack. 1996. *The Natural History of Pollination*. Timber Press. Portland, Oregon. 479 pp.
- Sánchez-Mejorada, H. 1982. Algunos usos prehispánicos de las cactáceas entre los indígenas de México. Gobierno del Estado de México. Secretaria de Desarrollo Agropecuario, Dirección de recursos Naturales, Toluca, México.
- Savage, J. M. 1982. The Enigma of the Central American Herpetofauna: dispersal or vicariance? *Annals of the Missouri Botanical Garden* 69: 464-547.
- Secretaria de Medio Ambiente y Recursos Naturales. 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección Ambiental-Especies Nativas de México de Flora y Fauna Silvestres-Categorías de Riesgo y Especificaciones para su Inclusión, Exclusión o Cambio-Lista de Especies en Riesgo.
- Semotiuk, A. J., P. Colunga-García Marín, D. Valenzuela Maldonado y E. Ezcurra. 2017. Pillar of strength: Columnar cactus as a key factor in Yoreme heritage and wildland preservation. *Ambio* 47: 86–96.
- Singh, K. P y C. P. Kushwaha. 2005. Paradox of leaf phenology: *Shorea robusta* is a semi-evergreen species in tropical dry deciduous forests in India. *Current Science* 88 (11): 1820-1824.
- Shreve, F. 1910. The rate of establishment of the giant cactus. *Plant World* 13:235–240.
- Reyes Olivas, A. 2001. Asociación de cactáceas con arbustos en el desierto costero de Topolobampo, Sinaloa. Universidad de Occidente. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. R217. México D. F.
- Roupsard, O., A. Ferhi., A. Granier., F. Pallo., D. Depommier., B. Mallet., H. I. Joly. y E. Dreyer. 1999. Reverse phenology and dry-season water uptake by *Faidherbia albida*(Del.) in an agroforestry parkland of Sudanese West Africa. *Functional Ecology* 13 (4): 460-472.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa. México, D.F. 432 pp.
- Turner, R. M., S. M. Alcorn, G. Olin y J. A. Booth. 1966. The influence of shade, soil and water on saguaro seedling establishment. *Botanical Gazette* 127(2-3): 95-102.
- Turner, R. M., J. E. Bowers y T. L. Burgess. 1995. *Sonoran Desert plants: an ecological atlas*. Tucson, AZ: University of Arizona Press. 501 pp.
- 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., Ma. del C. Arizmendi, A. L. Rojas y L. Domínguez. 1996 -a. Ecological relationships between columnar cacti and nectar - feeding bats in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 12:103-119.
- Yeaton, R. I., 1978. A cyclical relationship between *Larrea tridentata* and *Opuntia leptocaulis* in the northern Chihuahuan Desert. *Journal of Ecology* 66: 651–656.
- Yeaton, R. I. y K. J. Esler. 1990. The dynamics of a succulent Karoo vegetation. *Vegetatio* 88: 103–113.
- Yetman, D. 1998. *Scattered Round Stones*. University of Arizona Press. Tucson. 351 pp.

- Yetman, D. y T. R. Van Devender. 2002. *Mayo ethnobotany: land, history, and traditional knowledge in northwest Mexico*. University of California Press. California. 359 pp.
- Zhang, G., Q. Song y D. Yang 2006 Phenology of *Ficus racemosa* in Xishuangbanna, Southwets China. *Biotropica* 38(3): 334–341.

## CAPITULO 2

### LA PITAYA DULCE *Stenocereus thurberi* (Engelm.) Buxb. (CACTACEAE), RECURSO DE LA REGION CENTRAL DE EL FUERTE, SINALOA, MÉXICO.

#### RESUMEN

*Stenocereus thurberi* es uno de los cactus columnares de mayor abundancia en el noroeste de México. En el municipio de El Fuerte, Sinaloa, México, es un recurso de importancia cultural y económica para sus pobladores. El objetivo del presente estudio fue describir los principales usos de la especie, en comunidades situadas en el municipio de El Fuerte, en el norte de Sinaloa. Para ello se aplicaron encuestas semiestructuradas en seis comunidades, sobre temas relacionados con el aprovechamiento del recurso y su entorno cultural y ecológico. El 100% de los entrevistados informó de algún uso de la especie. Las respuestas más generalizadas fueron el uso alimenticio (frutos) y combustible (tallos), seguido por la construcción de cercas y tejabanes. La recolecta de frutos se desarrolla de manera tradicional en la temporada seca, y el 94% de los entrevistados los destina solo al autoconsumo; un 6%, principalmente mestizos, los aprovecha para venta y autoconsumo. No se reporta la elaboración de productos de pitaya. Los frutos de forma ovoide tienen en promedio  $1,512.7 \pm 637$  semillas, pesan  $41.5 \pm 18$  g y tienen un volumen de  $44.2 \pm 19$  cm<sup>3</sup>. Se considera que *S. thurberi* es una especie importante como recurso natural, con un alto grado de aprovechamiento que se ha venido realizando de manera tradicional por los pobladores de las comunidades rurales del norte de Sinaloa.

Palabras clave: Usos, Aprovechamiento, norte de Sinaloa, Pitaya

## ABSTRACT

### **THE ORGAN PIPE CACTUS *Stenocereus thurberi* (Engelm.) Buxb. (CACTACEAE), RESOURCE OF THE CENTRAL REGION OF EL FUERTE, SINALOA, MEXICO.**

*Stenocereus thurberi* is one of the most abundant columnar cacti in northwestern Mexico. In the municipality of El Fuerte, Sinaloa, Mexico, it is a resource of cultural and economic importance for its inhabitants. The objective of this study was to describe the main uses of the species, in communities located in the municipality of El Fuerte, in the north of Sinaloa. To this end, semi-structured surveys were applied in six communities, on issues related to the use of the resource and its cultural and ecological environment. All respondents reported some use of the species. The most widespread responses were the use of food (fruits) and fuel (stems), followed by the construction of fences and tejabanes rustics roofs). Fruit harvesting takes place traditionally in the dry season, and 94% of those interviewed use it only for self-consumption; 6%, mainly mestizos, takes advantage of them for sale and self-consumption. The production of pitaya products is not reported. The fruits of ovoid form have on average  $1,512.7 \pm 637$  seeds, weigh  $41.5 \pm 18$  g and have a volume of  $44.2 \pm 19$  cm<sup>3</sup>. It is considered that *S. thurberi* is an important species as a natural resource, with a high degree of exploitation that has been carried out in a traditional way by the inhabitants of the rural communities of northern Sinaloa.

Keywords: Uses, Exploitation, North of Sinaloa, Pitaya

## 2.1. INTRODUCCIÓN

La familia *Cactaceae*, es uno de los grupos de plantas con mayor aprovechamiento en México. Por ejemplo, los nopales, biznagas, tetechos, pitahayas, pitayas, xoconostles, órganos, entre otros, se han utilizado hasta nuestros días como alimento, forraje, medicina, cercos vivos, ornato, entre otros usos (Reyes y Arias, 1995). En la región mesoamericana se han documentado cerca de 420 especies de cactáceas, de las cuales, 118 son utilizadas por pueblos indígenas, 45 de ellas son columnares (Casas, 2002). Estudios arqueológicos obtenidos de excavaciones en el Valle de Tehuacán, Puebla y en Tamaulipas indican que el consumo de cactáceas se realizaba desde los años 6, 500 a. C. (Callen, 1965).

Por su abundancia, fácil acceso, diversidad y variedad de usos, los cactus son uno de los recursos vegetales más importantes de las zonas áridas (Casas *et al.*, 1999). Varias especies tienen frutos comestibles, por lo que han adquirido importancia, tanto para el comercio regional como para el internacional (Gudiño y De la Barrera, 2014). En México existen alrededor de 70 especies de cactáceas columnares, de las cuales 45 se encuentran en la vertiente del Pacífico sur que comprende el Valle de Tehuacán y la depresión del Balsas; a esta región se le considera la de mayor diversidad de cactáceas columnares en el mundo (Valiente-Banuet *et al.*, 1996).

Las cactáceas columnares son motivo de atención en nuestro país por el agradable sabor que tienen sus frutos. Las pitayas (frutos de *Stenocereus* spp.) son agrídulces, comestibles, atractivas por su color, razones por las que son comercializadas en los mercados locales de todo el país (Bravo-Hollis y Sánchez, 1978).

El término “pitaya” es de origen antillano o quichua (Santamaría, 1942) y fue introducido al territorio mexicano por los conquistadores españoles y posteriormente propagado por colonizadores (Sánchez-Mejorada, 1984; Bravo-Hollis y Sánchez, 1991). En México, este concepto se aplica a los frutos de diez géneros de tres tribus de cactáceas: *Pachycereeae*, *Hylocereeae* y *Echinocereeeae* (Bravo-Hollis, 1978; Martínez, 1987; Barthlott y Hunt, 1993).

Dentro de las cactáceas columnares (Tribu Pachycereeae), el género *Stenocereus* comprende 22 a 24 especies de pitayas; 17 a 20 que se encuentran en México, y de ellas ocho se cultivan en el centro-sur del país (Gibson y Horak, 1978; Sánchez-Mejorada, 1984). En el desierto Sonorense, la pitaya más consumida es *Stenocereus thurberi*, llamada comúnmente “pitaya dulce” (Mercado y Granados, 1999). Esta especie constituyó un alimento básico para algunos grupos humanos de la región, quienes utilizaban sus frutos y semillas de distintas maneras (Felger y Moser, 1974). En Baja California existen registros de misioneros que reportan el consumo de frutos de *S. thurberi* como un recurso alimenticio importante para las tribus que ahí habitaban (Rebman y Roberts, 2012). Para la etnia Yoreme-Mayo del sur de Sonora y norte de Sinaloa, las costillas secas y los brazos son usados para la construcción de cercos, paredes, techos y algunos muebles (Yetman, 1998), mientras que en la temporada reproductiva que comprende julio, agosto y septiembre, las pitayas son un componente importante de su dieta (Yetman, 1998; Yetman y Van Devender, 2002).

En Sinaloa, los registros más antiguos referentes al uso de frutos de pitayas como alimento y medicina son los informes de sacerdotes jesuitas del siglo XVI y XVII que llegaron al norte del estado; mencionan la existencia de una fiesta que se realizaba en la temporada de frutos, y que estos eran consumidos como dieta principal en lo que duraba la temporada (López-Alanís, 1998). Social y culturalmente, en Sinaloa las pitayas juegan un papel relevante, muestra de ello son los nombres de algunos pueblos como La Pitayita y El Pitayal; incluso Sinaloa es un nombre de dos vocablos que provienen de la lengua cahita: Sina, cuyo significado es pitahaya y lóbola que quiere decir redonda (Valle-Espinoza *et al.*, 2014).

Se tienen antecedentes del uso y aspectos de aprovechamiento de *S. thurberi*, en comunidades del sur de Sonora, sin embargo, no existe información sobre el grado de conocimiento del recurso en comunidades del norte de Sinaloa, donde se recolecta la especie para consumo y a veces para venta. Es por ello, que esta investigación tiene como objetivo describir el grado de conocimiento de *S. thurberi* en seis comunidades del municipio de El Fuerte, Sinaloa, México, sobre usos y aspectos

de aprovechamiento, importancia cultural y ecológica de esta cactácea columnares que domina el paisaje.

## 2.2. MATERIAL Y METODOS

### 2.2.1. Descripción de área de estudio

El estudio se realizó en seis comunidades del municipio de El Fuerte, norte de Sinaloa, separadas 5-7 km entre sí, en lomeríos del valle agrícola del río que da nombre a este municipio (Figura 5). La estación meteorológica “Bocatoma Sufragio”, en cuya área de influencia se encuentran las seis comunidades de estudio, registra una media anual de precipitación de 472.3 mm, una temperatura media anual de 23.8 °C, media máxima de 33.1 °C y media mínima de 17.6 °C. Según la clasificación de suelos FAO-UNESCO (INEGI, 1988), los suelos característicos de estos lomeríos bordeados por la agricultura son litosoles, los cuales se caracterizan por ser someros y no aptos para cultivo. La vegetación del área está constituida por matorrales xerófilos (Rzedowski, 1978), con predominancia de: *Guaiacum coulteri* A.Gray, *Caesalpinia platyloba* S.Watson y *Acacia farnesiana* (L.) Willd, entre otras. De acuerdo con el censo de población y vivienda del INEGI (2010), las comunidades de interés (Buenavista, San Blas, Tetamboca, Sibajahui, Sibirioja y Lomalinda) tienen como actividad económica principal la agricultura de riego y temporal y en menor grado la ganadería.

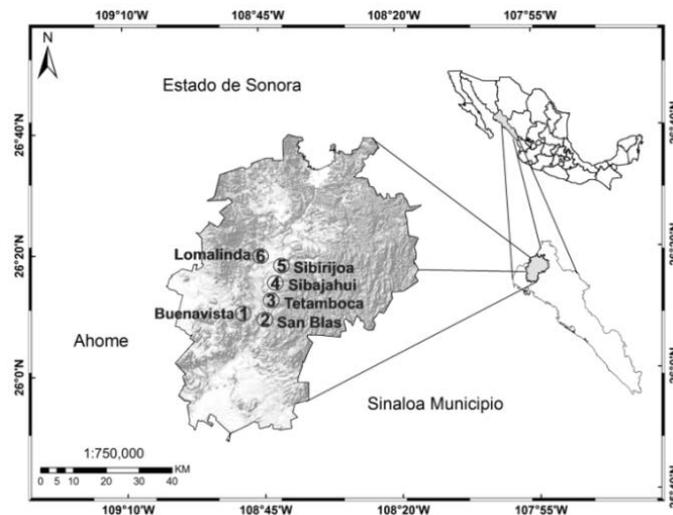


Figura 5. Localización de los sitios de estudio en el municipio El Fuerte, Sinaloa, México.

### 2.2.2. Descripción de la especie.

*Stenocereus thurberi* (Engelm.) Buxb. (Cactaceae), es un cactus columnar de 3 a 8 m de alto con numerosos tallos verticales ramificados desde la base del tronco o desde un tronco corto. Los tallos miden de 15 a 20 cm de diámetro y tienen 12 a 19 costillas. Las espinas son de color gris o negro de 1.2 a 2.5 cm de largo y están agrupadas en aréolas con 12 espinas radiales y 1-3 centrales (Figura 6). Las flores son hermafroditas, tubulares, de color blanco a crema, con los segmentos exteriores del perianto verdes y en muchos casos morados; miden de 6 a 8 cm de largo, abren al atardecer y cierran al medio día siguiente. El fruto es de 4 a 7.5 cm de largo, contiene pulpa rojiza con numerosas semillas negras y brillosas (Turner *et al.*, 1995).

La pitaya se encuentra desde el norte de Sinaloa y oeste de Chihuahua hasta el sudoeste de Arizona y la mitad sur de la península de Baja California. Su distribución depende del patrón de lluvias, favorecida en sitios con régimen de precipitación de verano (Turner *et al.*, 1995).



Figura 6. Aspecto de *Stenocereus thurberi* (Engelm.) Buxb. (Cactaceae) en poblaciones silvestres del municipio de El Fuerte al norte de Sinaloa.

### 2.2.3. Usos, cultura, ecología y morfología de frutos

Se emplearon métodos cualitativos para la recopilación de información, mediante la aplicación de una encuesta semiestructurada con 50 reactivos que abordan tres aspectos principales: usos, cultura y ecología del recurso. Estas fueron aplicadas en 2014 y 2017, en seis comunidades del municipio de El Fuerte, a una muestra aleatoria de 63 informantes, restringida al grupo de edad mayor de 30 años por ser el que tiene mayor conocimiento sobre los aprovechamientos. Además, se realizaron recorridos por las comunidades para observar de manera directa algún uso de la especie no registrado en la encuesta. La interpretación de la información se basó en las frecuencias de las respuestas como porcentaje del total de encuestados.

Se analizó la variación en masa, volumen y número de semillas producidas de frutos a lo largo de las estaciones reproductivas 2014 y 2015 de la población de Buenavista. Se seleccionaron aleatoriamente 30 individuos reproductivos, y se visitaron quincenalmente entre el 01 de junio al 01 de agosto de 2014 y entre 15 de mayo y 15 de julio de 2015 para coleccionar sus frutos maduros. El primer año se coleccionaron 36 frutos y el segundo se cosecharon 50 frutos. Cada fruto se pesó en una balanza analítica (Mettler Toledo, Switzerland); los diámetros polar y ecuatorial se midieron con un vernier digital (Truper, CALDI-6MP; 14388) y se determinó el volumen con la ecuación del esferoide:

$$V = \left(\frac{4}{3}\right)\pi a^2 b$$

Donde  $a$ = diámetro mayor/2 y  $b$ = diámetro menor/2. Las semillas se separaron de la pulpa por agitación en agua y filtrado en tamiz de 1 mm<sup>2</sup> de malla; las que flotaron se consideraron abortadas o inviábiles y se descartaron. El número de semillas/fruto se determinó por extrapolación del peso de una alícuota de 100 semillas. La variación temporal de las dimensiones del fruto entre fechas de colecta se evaluó con un ANDEVA de una vía (Quinn y Keough, 2002). Los análisis estadísticos fueron realizados usando el programa SPSS 24.0 (SPSS, Chicago, Illinois, USA).

### 2.3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Numerosas especies de cactáceas presentan frutos comestibles, por lo que han adquirido un papel importante dentro de la agricultura de zonas áridas y semiáridas, tanto para el comercio regional como para el internacional. Las pitayas son el tercer cultivo más importante dentro de las cactáceas, después del nopal (*Opuntia ficus-indica* (L) MILL.) y la pitahaya (*Hylocereus undatus* (Haw.) Britton & Rose) (Gudiño y De la Barrera, 2014). Reyes y Arias (1995) comentan que el aprovechamiento de este recurso se centra en la alimentación, medicina y construcción. En las comunidades del municipio El Fuerte, los usos reportados por sus pobladores concuerdan con esta premisa, ya que *S. thurberi* es aprovechada especialmente para el consumo de frutos, seguido por leña para cocinar y construcción de cercos con brazos o tallos secos (Cuadro 2), coincidiendo con lo reportado para la misma especie en Sonora (Yetman, 1998, 2006; Semotiuk *et al.*, 2017)

Cuadro 2. Principales usos de *Stenocereus thurberi*, en seis comunidades del municipio El Fuerte, Sinaloa, México.

USOS	PARTE DE LA PLANTA	LOCALIDAD
Alimento	Fruto	Buenavista, San Blas, Tetamboca, Sibajahui, Sibirijoa y Lomalinda
Cercos en solares y corrales	Brazos secos	Buenavista, San Blas, Tetamboca, Sibajahui, Sibirijoa y Lomalinda
Construcción (Techo o tejaban, viga, morillo)	Brazos secos	Buenavista, Tetamboca, Sibajahui, Sibirijoa
Leña	Brazos secos	Buenavista, San Blas, Tetamboca, Sibajahui, Sibirijoa y Lomalinda
Soporte de tendedero	Brazos secos	Buenavista
Medicina	Brazos vivos	Buenavista, Tetamboca, Sibajahui, Sibirijoa
Forraje	Brazos vivos y flores	Buenavista
Fabricación de muebles		

(sillas y bancos)

Ornato

Brazos secos

Toda la planta

Lomalinda

Buena Vista, San Blas, Tetamboca,  
Sibajahui, Sibirioja y Lomalinda

---

Un aspecto que resaltar es que todos los entrevistados informaron que los frutos no son procesados o transformados en otros productos, tales como: mermeladas, dulces, helados, etc. Este patrón se repite en varias comunidades rurales. En la región del Cabo en Baja California Sur, habitantes del Ejido Álvaro Obregón, San Blas-Los Divisaderos y sierra Cacachilas, consumen los frutos de pitayas sin transformar (Pío-León *et al.*, 2017). Igualmente, en la Mixteca Oaxaqueña los frutos de *Stenocereus stellatus* (Pfeiff.) Riccob. y *Stenocereus griseus* (Haw.) Buxb. se consumen en fresco, sin elaborar ningún producto comestible (González, 2006). En Monte Escobedo, Zacatecas, los frutos de especies del género *Stenocereus* son recolectados exclusivamente para el autoconsumo (Campos-Rojas *et al.*, 2011). Por el contrario, las comunidades del centro y sur de Sonora, consumen los frutos frescos y transforman una proporción en mermeladas, dulces, coyotas y otros productos (Orozco, 2007; Semotiuk *et al.*, 2017). En Jalisco, México, los frutos frescos de algunas especies, como *Stenocereus queretaroensis* (F.A.C.Weber ex Mathes.) Buxb. y *Stenocereus quevedonis* (González Ortega, Jesús) Buxb., son ampliamente comercializados, además de elaborar una gran variedad de productos procesados para su venta en los mercados locales o ciudades cercanas.

En esta investigación, un bajo porcentaje (6%) de los informantes reportó la recolección de frutos para venta. Se trata de habitantes de las comunidades de Lomalinda, Sibajahui, Sibirioja y Tetamboca, que por su cercanía con la carretera Los Mochis-El Fuerte, tienen facilidad para transportar los frutos y ofrecerlos a los transeúntes (Figura 7)



Figura 7. Venta de frutos en puestos a la orilla de la carretera Los Mochis-El Fuerte.

La recolección de los frutos es efectuada en su mayoría por hombres, acompañados en parejas o grupos de tres o más personas. Esto es derivado de la inseguridad que se vive en la región, mientras que en el pasado reciente (10 años atrás) se podía recolectar individualmente por cualquier miembro de la familia, tal como sucedía en otras regiones del país. Por ejemplo, en la Mixteca Baja, los niños, mujeres, ancianos y hombres adultos desarrollaban esa actividad (Luna-Morales y Aguirre, 2001); en el valle de Tehuacán, Puebla, el garambullo *Myrtillocactus schenckii* (J.A. Purpus Britton & Rose es mayormente recolectado por niños (Blancas Vázquez, 2007).

Según la percepción de los entrevistados, la temporada reproductiva de *S. thurberi* tiene una duración de tres meses, iniciando en mayo y finalizando en julio (los meses más secos del año). Los picos máximos de producción de frutos maduros se presentan en junio y julio, lo que hace que estos meses sean los favoritos por los pobladores para la recolección. Varias especies mexicanas de cactáceas columnares comparten el mismo patrón de reproducción (Fleming *et al.*, 2001; Pavón y Briones, 2001). En la temporada alta, el esfuerzo de una hora/hombre o un kilómetro de terreno recorrido son suficientes para llenar los recipientes de frutos (cinco o seis docenas de frutos). En contraste, al inicio y al final de la temporada podrían emplear tres o cuatro horas/hombre y recorrer entre 5 y 7 km para cosechar la misma cantidad de frutos. La reproducción de la especie en la época seca del año le da una

importancia particular, porque provee de alimento e ingresos cuando hay mayor escasez de empleo.

Otro aspecto mencionado por los informantes es que todos los años recorren las mismas rutas de colecta, donde tienen ubicadas aquellas plantas que a su criterio producen frutos más grandes, mejor color (rojo intenso), forma y sabor. Las prácticas de colecta son semejantes a las descritas para *Stenocereus pruinosus* (Otto ex Pfeiff.) Buxb. y *S. stellatus* de la Mixteca Baja de México (Luna y Aguirre, 2001), y a las de *S. pruinosus* en Tianguistengo, Oaxaca (Rosales-Bustamante *et al.*, 2009). Blancas-Vázquez (2007) menciona que pocas personas recolectan el garambullo (*M. schenckii*) en el Valle de Tehuacán, Puebla, en los mismos sitios cada año, una vez que identifican las plantas que producen los frutos más dulces la mayoría los recolecta indistintamente.

Los criterios de selección de frutos en las seis comunidades incluyen la preferencia por aquellos que están maduros, es decir, que presentan caída de sus espinas o se encuentran abiertos. Sin embargo, no existe preferencia por el color de la pulpa, que suele variar en tonalidades rojas y con menos frecuencia blanca y amarilla. En el sur de Sonora los criterios para seleccionar los frutos de *S. thurberi*, son el tamaño, ausencia de espinas y que tengan coloración del estado maduro (Orozco, 2007). En Oaxaca, los criterios más importantes para seleccionar los frutos de *S. pruinosus* son la consistencia (que no estén blandos), mayor tamaño y menor número de semillas (Rosales-Bustamante *et al.*, 2009).

El análisis morfométrico de los frutos de *S. thurberi* indica que el peso (masa) de los mismos varió de 3.9 a 102.8 g durante las estaciones reproductivas de 2014 y 2015, su peso promedio fue de  $41.5 \pm 18$  g (n= 86). En 2014 se observó una tendencia de disminuir de tamaño durante el transcurso de la temporada reproductiva, pero no fue así en 2015 (Figura 8). Los frutos de esta especie tienen menor peso promedio que los de *S. queretaroensis* estimado en 102 g (Pimienta-Barrios y Nobel 1995). El margen de variación del volumen individual de los frutos maduros también fue

amplio, entre un mínimo de 11 cm<sup>3</sup> y un máximo de 114.6 cm<sup>3</sup>, con promedio de 44.2 ± 19 cm<sup>3</sup>, igual que el peso, el volumen mostró tendencia a disminuir durante la temporada reproductiva de 2014, mientras que en el siguiente año no se observó esa tendencia (Figura 8). La diferenciación de tamaño de los frutos se ha documentado consistentemente en poblaciones de *S. stellatus* en Puebla, México (García-Suarez *et al.*, 2007), con volúmenes que oscilan entre 20 cm<sup>3</sup> al inicio de la temporada reproductiva y 75 cm<sup>3</sup> al final de esta. Igualmente, se ha observado que los frutos de *S. thurberi* en algunas poblaciones del Desierto Sonorense, presentan menor masa y volumen al inicio que al final de la temporada reproductiva (Bustamante, 2003; Orozco, 2007). Esto se ha correlacionado con la calidad de la polinización, pero no existe evidencia de que esta sea de mayor calidad en Sinaloa al inicio de la temporada contrariamente a lo que se ha observado en poblaciones de Sonora México. La diferenciación podría estar asociada con la competencia por recursos entre frutos.

La producción de semillas, en las dos temporadas reproductivas fue de 1512.6 ± 636 (X ± E.E) semillas/fruto (Figura 9), contrastando con lo descrito por Parker (1987) para la misma especie en el sur de Arizona, donde registró una producción de 1969 semillas por fruto, mientras que en Sonora, México Bustamante (2003) estimó un promedio de 515.6 semillas/fruto al inicio y 1918.3 al final de la temporada.

Los análisis estadísticos demuestran que los frutos difieren significativamente por su peso y volumen entre fechas durante la temporada de 2014 (Cuadro 3).

Cuadro 3. Comparación de frutos de *S. thurberi*, entre fechas de colecta de dos estaciones reproductivas en la Comunidad de Buenavista, El Fuerte, Sinaloa. F es el estadístico de Fisher, con los grados de libertad para fechas de colecta y para el error entre paréntesis, respectivamente. P es la probabilidad de encontrar una F mayor que la calculada.

Año	Variables					
	Masa		Volumen		Número de semillas	
	$F_{(4,31)}$ y $4,45)$	$P$	$F$	$P$	$F$	$P$
2014	4.134	0.008	3.648	0.015	2.030	0.114
2015	2.240	0.080	1.729	0.160	2.504	0.055

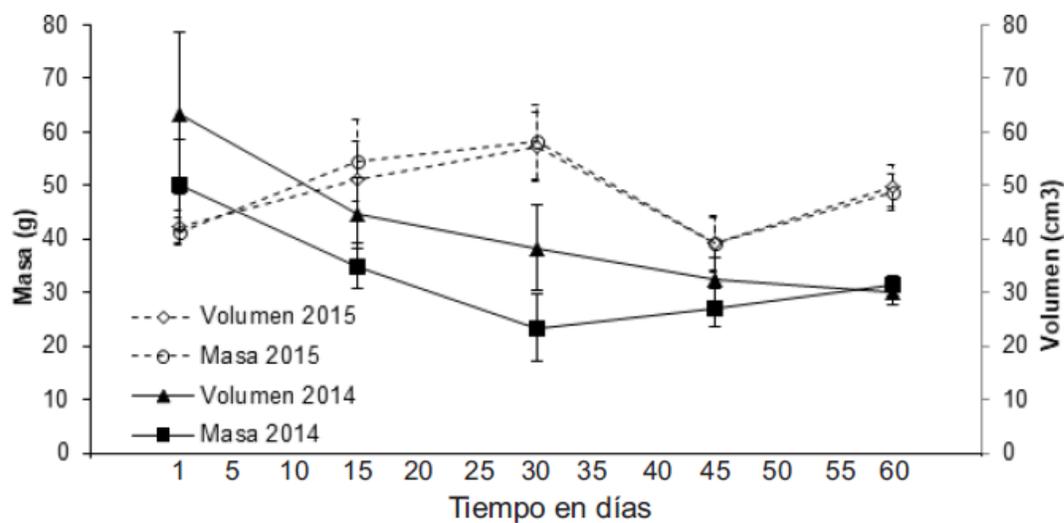


Figura 8. Comportamiento de masa y volumen durante las temporadas reproductivas 2014 y 2015. Donde el día 1 corresponde al 15 de mayo.

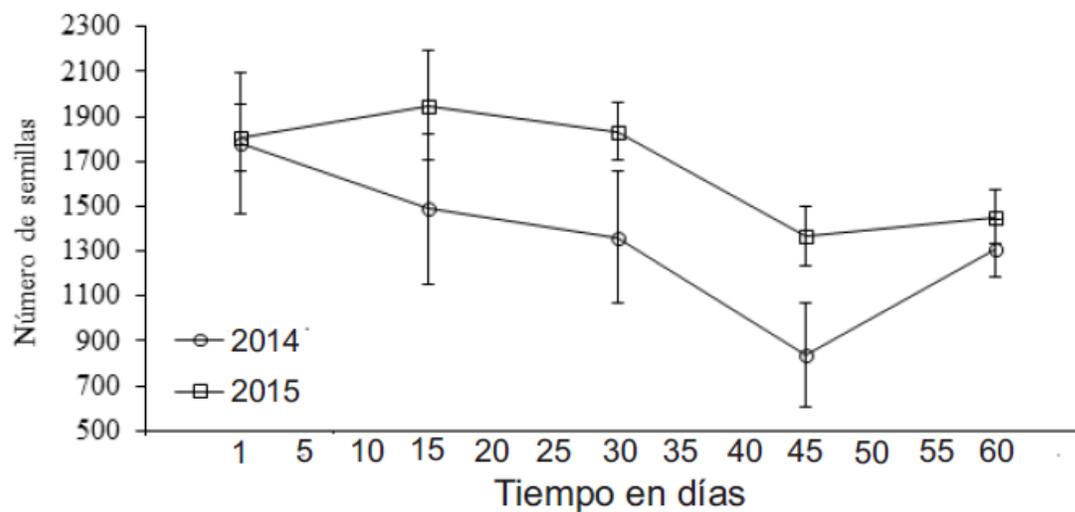


Figura 9. Producción promedio de semillas durante las temporadas reproductivas 2014 y 2015. Donde el día 1 corresponde al 15 de mayo.

Los frutos de la pitaya dulce tuvieron en promedio de 4.1 cm de longitud polar y 3.9 de longitud ecuatorial, lo que hace que esta especie no cumpla con el requisito de exportación mencionado por Schwentesius y Gómez (1999), en el cual dice que los frutos de pitaya para exportación deben tener una longitud mínima de 8 cm y 5 cm de diámetro.

El instrumento utilizado para la recolección de los frutos es el “bacote” (Figura 10), es elaborado con una vara larga de carrizo (*Arundo donax* L.) y en ocasiones con el escapo de un maguey (*Agave angustifolia* Haw.); en el extremo delgado se coloca una espátula de madera y una punta de metal para pinchar el fruto y recolectarlo. En Sonora se le conoce con el mismo nombre de “bacote” y en lengua mayo-yoreme se llama “j’abuia” y es construido principalmente con el escapo floral del mezcal (*Agave vivipara* L.) (Yetman y Van Devender, 2001). Los Seris en la costa de Sonora, utilizan un instrumento prácticamente igual al “bacote”. La vara mide aproximadamente 4 metros de longitud, tiene una espátula de mezquite (*Prosopis glandulosa*) amarrada a uno de los extremos, así como un alambre o pieza de metal puntiaguda que sobresale para pinchar los frutos; a este instrumento le llaman *aktáappa* (Felger y Moser, 1974). En la región mixteca se utiliza para el corte de frutos un instrumento llamado “chicole”, construido con una vara larga de carrizo (*A. donax*) y un recipiente ovoide del mismo material amarrado en un extremo para cortar y atrapar los frutos (Luna-Morales y Aguirre, 2001).



Figura 10. Utilización de varas de carrizo (*Arundo donax*) como instrumento para recolectar frutos de pitaya, llamado localmente “Bacote”.

Otros usos de la especie en las comunidades de El Fuerte son el combustible y los cercos en los predios y viviendas, utilizando la madera de los tallos secos. Estas prácticas se han documentado también en el Desierto Sonorense, tanto en comunidades indígenas como mestizas (Felger y Moser, 1974; Yetman, 1998; Yetman y Van Devender, 2002; Orozco, 2007), y son muy comunes en otras especies de *Stenocereus* del centro y sur de México (Casas *et al.*, 1997; Luna-Morales y Aguirre, 2001).

La recolección de frutos para alimento, así como el uso de tallos para leña, material de construcción en cercos y soportes de tejabanos en las casas (Figura 11 A y B), son reconocidos por los pobladores de las comunidades estudiadas como una parte importante de su cultura; básicamente son extensión de la misma tradición cultural que se ha documentado en las comunidades yoreme mayo de Sonora, México (Semotiuk *et al.*, 2017). Algo semejante sucede con otras cactáceas columnares del noroeste de México que, dependiendo de la etnia, son incorporadas en distintos grados sus actividades económicas y culturales; por ejemplo, la cosecha de los frutos de saguaro para los Tohono o'odam (pápagos) es una práctica ancestral que tiene importancia no solo como fuente alimenticia de subsistencia, sino también religiosa, además de reafirmar su vínculo con la naturaleza (Yetman, 2007).

Los informantes de las comunidades del norte de Sinaloa reconocen que el uso de *S. thurberi* es parte de una tradición que fue heredada por sus antepasados y se ha transmitido de generación en generación. El 76% de los entrevistados consideran que actualmente aprovechan la especie debido a los conocimientos heredados por sus padres y abuelos. Además, comentan que iniciaron esas prácticas a una edad entre seis y diez años, cuando acompañaban a sus padres o abuelos. En un estudio etnobotánico realizado previamente por Márquez (1997) informa que los mayos del norte de Sinaloa dan diferentes usos a *S. thurberi* apoyados en el conocimiento heredado de sus antepasados.



Figura 11. Utilización de tallos secos de *Stenocereus thurberi* en la construcción de tejabanos (A) y cercos (B), en la Comunidad de Buenavista, El Fuerte, Sinaloa, México.

De acuerdo con nuestra investigación, 72 % de los entrevistados percibe que la producción de frutos es menor en la actualidad, comparada con la de 10 o 15 años atrás. Sin embargo, aseguran que existen plantas tanto jóvenes como adultas en el monte, lo que los hace suponer que no hay algún problema con las poblaciones silvestres. El 55 % expresa que las plantas de tallas más grandes ( $\geq 5$  m) con mayor número de brazos, son las que tienen mayor producción de frutos; el resto de los entrevistados consideran que no existe diferencia en la producción de frutos entre plantas chicas ( $\leq 5$  m) y grandes. La mayoría (70 %) de los entrevistados dicen desconocer quienes son los polinizadores de las flores de la pitaya; el (30 %) respondió que son las aves, sin especificar alguna especie en particular. Al preguntar sobre el rol que juegan las plantas de pitaya en el monte, la mayoría contestó que son importantes porque dan alimento a los animales, sirven para que hagan nidos las aves y ratas, dan sombra a las personas, ganado y otros animales, coincidiendo esto último con lo reportado para otras cactáceas columnares, como es el caso del garambullo (*Myrtilocactus geometrizans*) en el Valle de Tehuacán, Puebla (Blancas Vázquez, 2007).

El uso medicinal fue mencionado por cinco encuestados. Estos informan que el té de cascara de pitaya se utiliza para aliviar algunos malestares estomacales. La cascara se usa como cataplasmas para quemaduras y golpes en la piel, así como para contrarrestar el dolor por piquetes de insectos. Estos usos corresponden en su mayoría con los reportados para aliviar enfermedades en comunidades del sur de Sonora (Yetman y Van Devender, 2002).

## **2.4. CONCLUSIONES**

*Stenocereus thurberi*, es una de las especies más sobresalientes del paisaje del municipio El Fuerte. Sus pobladores rurales tienen una relación estrecha con ella y le dan diferentes usos. Los frutos maduros son recolectados de manera tradicional y son un elemento esencial en su dieta. Los brazos secos de la planta son utilizados como material de construcción en las casas, así como combustible de uso doméstico para la preparación de alimentos, principalmente. El conocimiento que tienen sobre el uso de la especie es producto de la herencia cultural que le han dejado sus antepasados.

## **2.5. AGRADECIMIENTOS**

El primer autor agradece al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (convenio 302391) el apoyo para realizar estudios de Doctorado en el Colegio de Ciencias Agropecuarias de la Universidad Autónoma de Sinaloa. Se agradece también la gentileza de los estudiantes de la Licenciatura en Biología, Omar Ramírez Ríos y José Roberto Rodríguez Martínez, por su valioso apoyo en la realización de encuestas; así como a la Sra. Nieves y el Sr. Oronato Fierro de la Comunidad de Buenavista, El Fuerte por su hospitalidad durante el estudio.

## 2.6. LITERATURA CITADA

- Barthlott, W. y D. R. Hunt. 1993. Cactaceae En Kubitzki K, Rohwer JG, Bittrich V (Eds.) *The Families and Genera of Vascular Plants. Flowering Plants. Dicotyledons. Vol. 2.* Springer-Verlag. Heidelberg 161-196 pp.
- Blancas-Vázquez, J. J. 2007. Manejo tradicional y variación morfológica de *Myrtillocactus schenckii* (J.A. PURPUS) Britton & Rose en el Valle de Tehuacán, Puebla. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. 95 pp.
- Bravo-Hollis, H. 1978. *Las cactáceas de México.* 2ª edición. UNAM. México, D.F. Vol. I. 743 pp.
- Bravo-Hollis, H. y H. Sánchez-Mejorada. 1991. *Las cactáceas de México.* UNAM. México, D.F. Vol. III. 643 pp.
- Bravo-Hollis, H. and H. Sánchez-Mejorada. 1978. *Las cactáceas de México.* Volumen III Universidad Nacional Autónoma de México. 3ra. Edición. México, D. F. 643 p.
- Bustamante, E. 2003. Variación espacial y temporal en la reproducción y estructura poblacional de *Stenocereus thurberi*, una cactácea columnar del matorral costero del sur de Sonora. Tesis de maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. México D. F. 95 pp.
- Callen, E. O. 1965. Food habits of some precolombian mexican indians. *Economic Botany* 19: 335-343 pp.
- Campos-Rojas, E., J. M. Pinedo-Espinoza, R. G. Campos-Montiel y A. D. Hernández-Fuentes. 2011. Evaluación de plantas de pitaya (*Stenocereus spp*) de poblaciones naturales de Monte Escobedo, Zacatecas. *Revista Chapingo Serie Horticultura* 17: 173-182
- Casas, A., J. Caballero, A. Valiente-Banuet, J. A. Soriano y P. Dávila. 1999. Morphological variation and the process of domestication of *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) in Central Mexico. *American Journal of Botany* 86 (4):522-533.
- Casas, A., B. Pickersgill, J. Caballero y A. Valiente-Banuet. 1997. Ethnobotany and domestication in xoconochtli, *Stenocereus stellatus* (Cactaceae), in the Tehuacan Valley and La Mixteca Baja, México. *Economic Botany* 51(3):279-292.
- Casas, A. 2002. Uso y manejo de cactáceas columnares mesoamericanas. *Cactaceas y Suculentas Mexicanas* 47:1, 11-18 pp.
- Felger, R. S. y M. B. Moser. 1974. Columnar cacti in seri Indians culture. *The Kiva* 39 (3-4):257-275.
- Fleming, T. H., T. C. Sahley, J. N. Holland, J. D. Nason y J. D. Hamrick. 2001. Sonoran Desert columnar cacti and the evolution of generalized pollination systems. *Ecological Monographs* 71: 511-530.
- García-Suárez, F., L. Carreto-Montoya, R. Cárdenas-Navarro, J. C. Díaz-Pérez y R. López-Gómez. 2007. Pitaya (*Stenocereus stellatus*) fruit growth is associated to wet season in Mexican dry tropic. *International Journal of Experimental Botany* 76: 19-26

- González C. I. 2006. "Desarrollo y aplicación de procesos tecnológicos para la elaboración de conservas a base de pitaya (*Stenocereus spp.*), en la región Mixteca". Universidad Tecnológica de la Mixteca. Tesis de Licenciatura.
- Gibson, A. C. y E. Horak. 1978. Systematics, anatomy and phylogeny of Mexican columnar cacti. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 65 (4): 999-1057.
- Gudiño, W. y E. De la Barrera. 2014. Fenología reproductiva y tolerancia a temperaturas altas en *Stenocereus queretaroensis*. *Polibotanica* 37: 63-78.
- Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI). 1988. Atlas nacional del medio físico. 224 pp.
- Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI). 2010. Sistema de Integración Territorial, ITER. Dirección General de Estadística Sociodemográfica.
- López-Alaniz, G. 1998. El rojo dulce de la espina: La pitahaya en la cultura sinaloense. Dirección de Investigación y Fomento a la Cultura del Gobierno del estado de Sinaloa. México. 43 pp.
- Luna, C. y J. R. Aguirre. 2001. Variación morfológica del fruto y domesticación de *S. pruinosus* y *S. stellatus* en la Mixteca Baja, México. *Revista Fitotecnia Mexicana* 24 (2): 213 – 221.
- Luna-Morales, C. y J. R. Aguirre. 2001. Clasificación tradicional, aprovechamiento y distribución ecológica de la pitaya Mixteca en México. *Interciencia*. VOL. 26 N° 1. 18-24 pp.
- Márquez, G. 1997. Etnobotánica Yoreme (Mayos) en dos Comunidades del Norte de Sinaloa. Universidad Nacional Autónoma de México. Tesis de Maestría. 215 pp.
- Martínez, M. 1987. Catálogo de nombres vulgares y científicos de plantas mexicanas. Fondo de Cultura Económica. México, D.F. 1247 pp.
- Mercado, B. A. y S. B. Granados. 1999. La pitaya: biología, ecología, fisiología, sistemática y etnobotánica. Universidad Autónoma Chapingo. Estado de México. 194 p.
- Orozco, U. C. 2007. El pitayo (*Stenocereus thurberi*) un elemento de Conservación y Sustentabilidad. Centro de estudios superiores del estado de Sonora. Tesis de Licenciatura. 89 pp.
- Parker, K. C. 1987. Seedcrop characteristics and minimum reproductive size of organ pipe cactus (*Stenocereus thurberi*) in southern Arizona. *Madroño* 34(4): 294-303 pp.
- Pavón, N. P. y O. Briones. 2001. Phenological patterns of nine perennials plants in an intertropical semi-arid Mexican scrub. *Journal of Arid Environments* 49:265-277 pp.
- Pimienta-Barrios, E. y P. S Nobel. 1995. Reproductive characteristics of pitayo (*Stenocereus queretaroensis*) and their relationships with soluble sugars and irrigation. *Journal of the American Society Horticultural Science* 120:1082—1086 pp.
- Pío-León J. F., F. Delgado-Vargas, J. L. León de la Luz y A. Ortega-Rubio. 2017. Prioritizing wild edible plants for potential new crops based on deciduous forest traditional knowledge by a rancher community. *Botanical Sciences* 95 (1):47-59 pp.

- Quin, G. P. y M. J. Keough. 2002. *Experimental Design and Data Analysis for Biologists*. Cambridge University Press, New York, 537 pp.
- Rebman, J. P. y N. C. Roberts. 2012. *Baja California Plant Field Guide*. San Diego: San Diego Natural History Museum. 451 pp.
- Reyes, J. y S. Arias. 1995. Cactáceas de México: Conservación y Producción. *Revista Chapingo. Horticultura* 1(3), 85-92 pp.
- Rosales-Bustamante, E. P., C del C. Luna-Morales y A. Cruz-León. 2009. Clasificación y selección tradicional de pitaya (*Stenocereus pruinosus*) (Otto Buxb.) en Tianguistengo, Oaxaca y variación morfológica de cultivares. *Revista Chapingo. Serie Horticultura* 15(1): 75-82 pp.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa. México, D.F. 432 pp.
- Sánchez-Mejorada, H. 1984. Origen, taxonomía y distribución de las pitayas en México. En *Aprovechamiento del pitayo*. ITAO Oaxaca, UAM. México. 6-21pp.
- Santamaría, F. J. 1942. *Diccionario general de americanismos*. Tomo II. ed. Pedro Robledo. México, D.F. 558 pp.
- Semotiuk, A. J., P. Colunga-García Marín, D. Valenzuela Maldonado y E. Ezcurra. 2017. Pillar of strength: Columnar cactus as a key factor in Yoreme heritage and wildland preservation. *Ambio* 47: 86–96.
- Schwentesi, R. R. y M. A. Gómez C. 1999. Perspectivas de la comercialización y exportación de frutas exóticas mexicanas en los mercados internacionales. CIESTAAM. Universidad Autónoma Chapingo. México. 60 pp.
- Turner, R. M., J. E. Bowers, y T. L. Burgess. 1995. *Sonoran Desert plants: an ecological atlas*. Tucson, AZ: University of Arizona Press. 501 pp.
- Valiente-Banuet, A., Ma. Del C. Arizmendi, A. L. Rojas, y L. Domínguez. 1996. Ecological relationships between columnar cacti and nectar - feeding bats in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 12:103-119 pp.
- Valle, S. O., Y. O. Valle, F. Enciso y A. Cornejo. 2014. *Cactáceas de Sinaloa: Un Tesoro Biosistemático y Etobotánico*. Centro Ecológico de Mazatlán A.C. Difocur-Conaculta. 35 pp.
- Villalobos, S., O. Vargas y S. Melo. 2007. Uso, Manejo y Conservación de “yosú”, *Stenocereus griseus* (Cactaceae), en la Alta Guajira Colombiana. *Acta Biológica Colombiana* 12 (1): 99-112.
- Yetman, D. 2006. *Organ pipe cactus*. University of Arizona Press. Tucson. 64 p.
- Yetman, D. 1998. *Scattered Round Stones*. University of Arizona Press. Tucson.
- Yetman, D. y T. R. Van Devender. 2002. *Mayo ethnobotany: land, history, and traditional knowledge in northwest Mexico*. University of California Press. California. 359.

## CAPITULO 3

# FENOLOGÍA REPRODUCTIVA DE *Stenocereus thurberi* (CACTACEAE) EN UNA REGIÓN DE TRANSICIÓN DEL NORTE DE SINALOA, MÉXICO

### RESUMEN

Los patrones fenológicos, moldeados por las interacciones físicas y bióticas en hábitats marginales, pueden revelar características únicas para la permanencia de una población. La fenología de *Stenocereus thurberi*, una cactácea columnar del Desierto Sonorense, ha mostrado variación geográfica asociada con el clima y los polinizadores, pero no se conoce su comportamiento en ambientes más húmedos de su área de distribución. El objetivo de esta investigación es describir la dinámica reproductiva y la estructura de tamaños de tres poblaciones en una transición matorral-bosque caducifolio de 170 km de longitud. Las plantas se caracterizaron por su talla, cobertura y número de tallos; los estados fenológicos se basaron en la escala de Campbell y se registraron quincenalmente en 50 individuos de cada población. Se encontraron diferencias en la arquitectura de las plantas, la distribución de tamaños y la actividad reproductiva. El dosel individual en plantas de la población costera (Plan de Guadalupe, 244 mm) es más ramificado ( $23.3 \pm 3.0$  tallos / planta) y más extendido ( $4.6 \pm 0.7 \text{ m}^2$ ; media  $\pm 1$  error estándar) que en el bosque caducifolio (Las Cruces, 830 mm), cuyas plantas tuvieron mayor desarrollo vertical ( $9.3 \pm 1.3$  tallos / planta,  $1.2 \pm 0.2 \text{ m}^2$ ). Las poblaciones mostraron diferencias en la estructura de tamaños, con plantas más grandes en la costa que en las otras poblaciones. El calendario del periodo reproductivo se demoró 15-30 días y se prolongó por cuatro semanas más en la costa que en las otras poblaciones. La producción de estructuras reproductivas en fechas pico mostró diferencias altamente significativas ( $F = 31.68$ ,  $p < 0.001$ ), con medias de  $69.5 \pm 8.7$  en la costa,  $28.3 \pm 3.2$  en Buenavista y  $16.6 \pm 5.4$  en Las Cruces. La precipitación y la temperatura son determinantes en la producción de estructuras reproductivas y la estructura de tamaños de las poblaciones locales.

Es posible que la baja producción de flores y frutos de pitaya en el bosque caducifolio sea consecuencia de altas tasas de aborto, depredación de estructuras y competencia por luz, mientras la polinización es facilitada por coexistencia con otra especie columnar, *Stenocereus montanus*.

PALABRAS CLAVE: Reproducción, fenología, *Stenocereus thurberi*, llanura costera, pie de montaña.

### ABSTRACT

Phenological patterns, which are molded by physical and biotic interactions, in marginal habitats could reveal peculiar characteristics for the permanence of a population. Phenology of *Stenocereus thurberi*, a columnar cactus from the Sonoran Desert, has shown geographic variation that is associated with the weather and pollinators, however, there is no information regarding its behavior in habitats that are more humid than its core distribution area. The aim of this study was to describe the reproductive dynamics and the size structure of three populations along a scrub-tropical dry forest transition 170 km in length. Plants were characterized by height, coverage and number of stems. Phenological stages were based on the Campbell scale and were registered fortnightly on 50 individuals from each population. We found differences in the individual architecture, plant size distribution and reproductive activity. Canopy structure in plants from the coastal population (Plan de Guadalupe, 244 mm) is more branched ( $23.3 \pm 3.0$  stems/plant) and wider ( $4.6 \pm 0.7$  m<sup>2</sup>) than the population from the deciduous forest (Las Cruces, 830 mm), on which plants showed higher vertical development ( $9.3 \pm 1.3$  stems / plant,  $1.2 \pm 0.2$  m<sup>2</sup>). Populations exhibited differences in the size structure, with bigger plants on the coast than the other populations. Timing of the breeding season was delayed 15-30 days and was extended four more weeks in the coast than in the other populations. Production of reproductive structures in peak dates showed highly significant differences ( $F= 31.68$ ,  $p < 0.001$ ), with a mean of  $69.5 \pm 8.7$  in the coast,  $28.3 \pm 3.2$  in Buenavista and  $16.6 \pm 5.4$  in Las Cruces. Rainfall and temperature are key determinants in the production of

reproductive structures and in the size structure of the local populations. It is likely that the low production of pitaya flowers and fruits in the deciduous forest be a consequence of high abortion rates, predation of structures and light competition, while pollination is improved by facilitation from another columnar cactus, *Stenocereus montanus*.

KEYWORDS: Reproduction, phenology, *Stenocereus thurberi*, coastal plain, piedmont.

### 3.1. INTRODUCCIÓN

Los patrones de floración y fructificación de las plantas están moldeados por la actividad de los polinizadores, los depredadores de flores y frutos, los dispersores de las semillas y los competidores. Sin embargo, en medios secos es más probable que la variación de estos patrones se atribuya a factores físicos, principalmente la temperatura y la disponibilidad de agua (Forrest y Miller-Rushing, 2010; Wang *et al.*, 2016). Estos factores influyen a escala de hábitats y poblaciones y también a nivel de los parches o micrositios donde se distribuyen los individuos de la población. Además, en hábitats marginales o periféricos del área de distribución, las poblaciones tienden a ser más pequeñas, aisladas y más divergentes que las poblaciones centrales; las presiones selectivas del clima, el suelo, y la comunidad suelen ser distintos, por lo que pueden revelar características únicas que no son observables en hábitats favorables (Soule, 1973; Leppig y White, 2006; Kawecki, 2008).

Las poblaciones de *Stenocereus thurberi* (Engelm.) Buxb. (“pitaya dulce”), una cactácea del Desierto Sonorense apreciada por sus frutos y madera (Yetman y Van Devender, 2002), se extienden ampliamente en los matorrales costeros y marginalmente en los bosques tropicales secos de Sinaloa. Esta vegetación se ha visto fuertemente afectada por el cambio de uso de suelo, causado por el crecimiento de las actividades agropecuarias, con una pérdida de recurso forestal de 11,379

ha-año<sup>-1</sup> (Céspedes-Flores y Moreno-Sánchez, 2010). Sin embargo, no hay información sobre las poblaciones locales de pitaya en estas zonas de transición que bordean el Desierto Sonorense, aunque hay estudios sobre sus interacciones con nodrizas (Arriaga *et al.*, 1993; Reyes-Olivas *et al.*, 2002), germinación (Sánchez-Soto *et al.*, 2005; Sánchez-Soto *et al.*, 2010) e incidencia de viviparidad (Cota-Sánchez *et al.*, 2007; Pérez-González *et al.*, 2015).

La limitación de polinizadores, uno de los factores causantes de la variación anual en la producción de frutos, está bien documentada en poblaciones de pitaya del Desierto Sonorense (Fleming *et al.*, 1996; Fleming, 2000; Sahley, 2001, Bustamante *et al.*, 2010). Otra parte de la variación está relacionada con la estructura de tamaños de la población y los regímenes de lluvia y temperatura, que son determinantes en los tiempos de inicio de la floración, la duración del periodo reproductivo y la producción de estructuras reproductivas (Parker, 1987, 1993; Bustamante y Búrquez, 2008). Además, la producción de frutos se ha visto afectada por la disponibilidad de polen heteroespecífico, lo que constituye un fenómeno raro en *S. thuberi*, porque generalmente el polen extraño conduce al aborto de flores (Fleming, 2000, 2006). ¿Qué semejanzas fenológicas comparten las poblaciones de Sinaloa con las del Desierto Sonorense, y cómo estos factores pueden afectar la dinámica de reproducción de la cactácea?, sobre todo ¿cómo difieren los patrones fenológicos en el bosque tropical caducifolio, identificado como el extremo más húmedo de su distribución ecológica?

El objetivo de la presente investigación es comparar la fenología reproductiva de *Stenocereus thurberi* en tres ambientes contrastantes de la transición del matorral al bosque caducifolio del norte de Sinaloa. Nuestros datos están limitados a un ciclo reproductivo y no son suficientes para hacer un análisis numérico de las correlaciones ecológicas, por lo tanto, nos limitaremos a formular algunas hipótesis sobre los patrones observados. Esperamos encontrar amplias diferencias morfológicas en la arquitectura de las plantas y un comportamiento fenológico más asincrónico en la población costera por ser el ambiente con menor oscilación térmica.

El periodo reproductivo podría iniciar primero y tener mayor duración en esta población, en concordancia con los patrones que han observado otros autores (Bustamante y Búrquez, 2008; Figueiredo-Goulart, 2005). En el bosque caducifolio cabría esperar un adelanto en el periodo reproductivo acorde con el patrón de las temperaturas y una mayor restricción en la producción de estructuras reproductivas.

## **3.2. MATERIALES Y MÉTODOS**

### **3.2.1. Especie de estudio**

*Stenocereus thurberi* (Cactaceae) tiene tallos columnares de 3 a 8 m de altura, ramificados desde la base o con un tronco corto. Sus flores, de 6 a 8 cm de largo son nocturnas, hermafroditas, tubulares, polinizadas regularmente por murciélagos; éstas abren al atardecer y cierran a la mañana siguiente, por lo que pueden recibir a otros polinizadores como aves e insectos. El fruto es una baya de 4 a 7.5 cm de largo, con pulpa rojiza y semillas de color negro brillante (Turner *et al.* 1995), alrededor de 2000 semillas por fruto (Parker, 1987); su reproducción es sexual.

La pitaya se distribuye desde el norte de Sinaloa y oeste de Chihuahua hasta el sudoeste de Arizona y la mitad sur de la península de Baja California. En el extremo norte de la distribución (Arizona) los individuos tienen frecuentemente constricciones y fisuras en los tallos causados por heladas, principal factor que limita su distribución septentrional (Parker, 1988; Turner *et al.*, 1995). Por lo mismo, las plantas están restringidas a las pendientes rocosas y bordes de acantilados, donde la radiación nocturna de calor las protege de las heladas (Parker, 1988). En las llanuras costeras del Desierto Sonorense y Sinaloa algunos individuos alcanzan alturas de 12 y hasta 15 m, mientras que las poblaciones septentrionales tienen tallas menores (Turner *et al.*, 1995).

### **3.2.2. Descripción del área de estudio**

El estudio se realizó en tres poblaciones naturales del norte de Sinaloa, localizadas sobre un gradiente climático de 170 km de longitud, desde la costa cercana al puerto

de Topolobampo hasta el piedemonte de la Sierra Madre Occidental (Figura 12). La primera población (PG) se localiza en dunas costeras del Ejido Plan de Guadalupe (25°41'32,77" N y 109°08'54,59" O, 0 msnm), a 12 km del puerto citado, con una precipitación media anual de 244.1 mm, temperatura media anual de 24.4 °C, media máxima de 30.6 °C y media mínima de 20.8 °C. Según la clasificación de suelos FAO-UNESCO (INEGI, 1988), el tipo de suelo es Solonchak y su vegetación dominante es matorral xerófilo (Rzedowski, 1978); entre las especies comunes se encuentran: *Fouquieria macdougallii* Nash, *Jatropha cinerea* (Ortega) Müll.Arg., *Prosopis yaquiana* R.A.Palacios. La segunda población (BV) se localiza en Buenavista, Municipio de El Fuerte (26°04'00,45" N y 108° 46' 53,96" O, 150 msnm), en lomeríos del valle agrícola, 6 km al norte de San Blas. La estación meteorológica "Bocatoma" localizada a 5 km del sitio de estudio registra una media anual de precipitación de 472.3 mm, una temperatura media anual de 23.8 °C, media máxima de 33.1 °C y media mínima de 17.6 °C. El suelo es de tipo Litosol y la vegetación es un matorral espinoso con diversas especies leguminosas: *Parkinsonia praecox* (Ruiz & Pav.) Hawkins, *Caesalpinia palmeri* S. Watson y *Acacia farnesiana* (L.) Willd, entre otras. La tercera población (LC) se encuentra en Las Cruces (26°53'18,60" N y 108°23'12,19" O, 350 msnm), 18 km al norte de la cabecera municipal de Choix. Corresponde al pie de montaña, la parte más alta y húmeda del gradiente. La estación meteorológica más cercana, "Huites", registra una precipitación media anual de 830 mm y temperatura media anual de 27.31 °C, media máxima de 35.1 °C y una media mínima de 16.1 °C. El tipo de suelo característico es el Litosol y la vegetación dominante es el bosque tropical caducifolio, siendo especies comunes *Caesalpinia eriostachys* Benth, *Lysiloma acapulcense* (Kunth) Benth y *Ceiba pentandra* (L.) Gaertn.

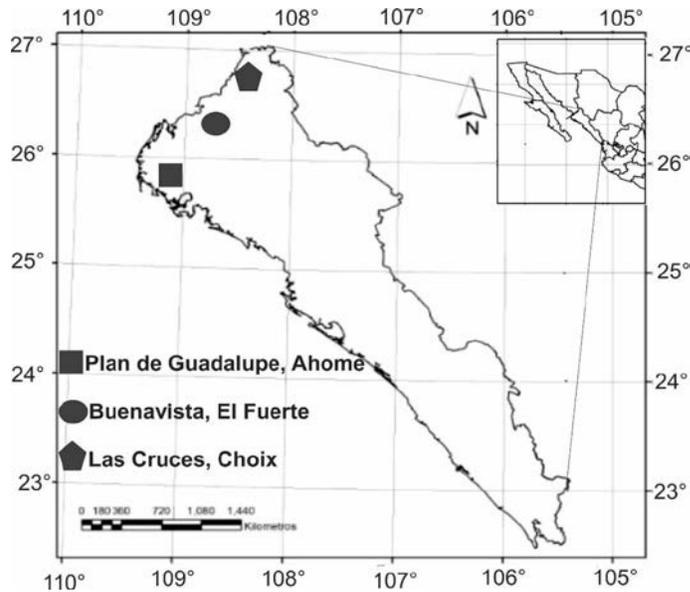


Figura 12. Localización de las tres poblaciones de muestreo

### 3.2.3. Estructura de tamaños y fenología

El estudio se realizó en el periodo reproductivo de abril a octubre del 2014. En cada localidad se seleccionaron al azar 50 individuos reproductivos y aparentemente sanos, los cuales fueron georreferenciados y marcados con etiquetas de aluminio para facilitar su relocalización. Los muestreos fueron quincenalmente, desde el inicio de floración hasta el fin de la fructificación. Se registraron tres estadios de acuerdo con la escala de Campbell (Rondón, 1994): botones, flores y frutos. Los botones se consideraron desde que fueron visibles hasta preantesis; en el estado de flor se incluyeron las que estaban parcial o totalmente abiertas; los frutos se contaron desde su estado incipiente (flores que permanecieron deshidratadas en la planta después de la polinización) hasta la dehiscencia. Para caracterizar la población por tamaños se registró la altura, la cobertura del dosel y el número de tallos. La variable más correlacionada con la producción de estructuras reproductivas se usó para categorizar tamaños. La altura se midió con un clinómetro, desde la base hasta el ápice del tallo más alto; la cobertura del dosel se determinó por los ejes de la elipse formada por la proyección vertical del dosel a la superficie del suelo (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974). En el recuento de los tallos se incluyeron aquellos que tenían más de 0.3 m de longitud, cuando usualmente son reproductivos.

### **3.2.4. Análisis de datos**

Con base en la metodología de Figueiredo-Goulart (2005), las plantas se clasificaron por su estado fenológico, definido por la combinación de frecuencias relativas de sus estructuras reproductivas (Fournier, 1974): 0, ausencia de estructuras; 2, 1-25 %; 3, 26-50 %; 4, 76-100 %. El índice de diversidad de Shannon-Wiener, usual en ecología de comunidades, se adaptó usando los estados fenológicos como “especies” para comparar la sincronía reproductiva de las poblaciones. Esta misma lógica se usó para estimar los índices de semejanza de Morisita-Horn.

La relación de la producción de estructuras reproductivas y el tamaño de las plantas se determinó por correlaciones de Pearson y análisis de varianza. La distribución de tamaños de las poblaciones se comparó mediante pruebas de independencia con la prueba de probabilidad exacta de Fisher (Siegel, 1985). Generalmente los datos fenológicos no cumplen con los requerimientos del ANOVA de medidas repetidas por presentar una estructura desbalanceada y carecer de normalidad. Para remediar el problema se redujo el análisis a siete de las trece fechas registradas en el periodo álgido de reproducción; el número de estructuras reproductivas se transformó con  $\log_{10}(x+1)$  y logró normalidad en los datos con la prueba de Anderson-Darling (Tamhane, 2009). Los efectos intrasujetos se juzgaron con F ajustadas por el épsilon de Greenhouse-Geisser, una opción cuando falta esfericidad en la matriz de covarianzas (Blanca-Mena, 2004). Estos análisis se hicieron con el software SAS (SAS Institute, 2011).

## **3.3. RESULTADOS**

### **3.3.1. Producción de estructuras reproductivas**

Se registraron densidades de 59, 138 y 56 plantas/ha en las poblaciones PG, BV y LC, respectivamente; en el mismo orden, los individuos reproductivos representaron el 79, 92.7 y 70.7 % de la población. Las tres poblaciones tienen bajas tasas de mortalidad de tallos, ligeramente mayores en LC que en PG y BV (3.1 % vs 1.3 % y 0.52 %).

Las tallas de las plantas variaron de 2.10 a 7.90 m, con promedio de  $4.1 \pm 1.1$  m. La población LC, situada a mayor altitud y con mayor precipitación promedio que los otros dos sitios, presentó una media de  $4.5 \pm 1.4$  m. La población costera (PG) tuvo tallas menores y la de valle (BV) valores intermedios (Cuadro 4). La cobertura individual varió de 0.02 a 23.33 m<sup>2</sup> y promedió  $2.5 \pm 3.6$  m<sup>2</sup>; fue mayor en la población PG ( $4.6 \pm 4.9$  m<sup>2</sup>), menor en la LC e intermedia en la BV. El número de tallos por individuo varió de 1 a 105 y promedió  $15.1 \pm 15.4$ ; en la población PG promedió  $23.3 \pm 21.1$  y en la LC menos de diez. Las correlaciones de Pearson indican asociación de la producción de estructuras reproductivas (botones, flores y frutos) con las tres variables morfométricas. Sin embargo, la correlación es mayor con el número de tallos y con la cobertura del dosel en las tres poblaciones. En la población de LC, la correlación con el número de tallos fue  $r = 0.813$  para botones,  $r = 0.693$  para flores y  $r = 0.821$  para frutos, semejantes a los de la cobertura; en la población PG las correlaciones fueron de 0.696, 0.661 y 0.751, respectivamente.

Cuadro 4. Estadísticos descriptivos de variables de “tamaño” de *S. thurberi* (n=50) en poblaciones del norte de Sinaloa.

LOCALIDAD	TAMAÑO	MEDIA $\pm$ e. e.	MINIMA	MAXIMA
	Talla (m)	$3.9 \pm 0.1$	2.14	6.40
Plan	de Cobertura (m <sup>2</sup> )	$4.6 \pm 0.7$	0.07	23.33
Guadalupe	Número de tallos	$23.3 \pm 3.0$	1.00	105.00
	Talla (m)	$4.2 \pm 0.1$	2.30	6.50
Buenavista	Cobertura (m <sup>2</sup> )	$1.8 \pm 0.3$	0.12	11.04
	Número de tallos	$12.8 \pm 1.3$	2.00	56.00
	Talla (m)	$4.6 \pm 0.2$	2.10	7.90
Las Cruces	Cobertura (m <sup>2</sup> )	$1.2 \pm 0.2$	0.02	9.62
	Número de tallos	$9.3 \pm 1.3$	1.00	54.00

Las categorías de tamaño (número de tallos) de las poblaciones se escalaron a la distribución lognormal por conveniencia estadística para evitar ceros en los cuadros de contingencia. Las categorías fueron: (1) 1-5, (2) 6-11, (3) 12-23, (4) 24-48, (5)

49+. Las plantas de las categorías 1 y 2 representaron el 50 % de la población en Las Cruces y 24 % en las otras poblaciones, mientras que las categorías 4 y 5 representaron el 54 % de la población de Plan de Guadalupe y 12-14 % en Buenavista y Las Cruces (Figura 13). Con esta información se infiere que las poblaciones difieren por su estructura de tamaños ( $P < 0.0001$ , Prueba Exacta de Fisher).

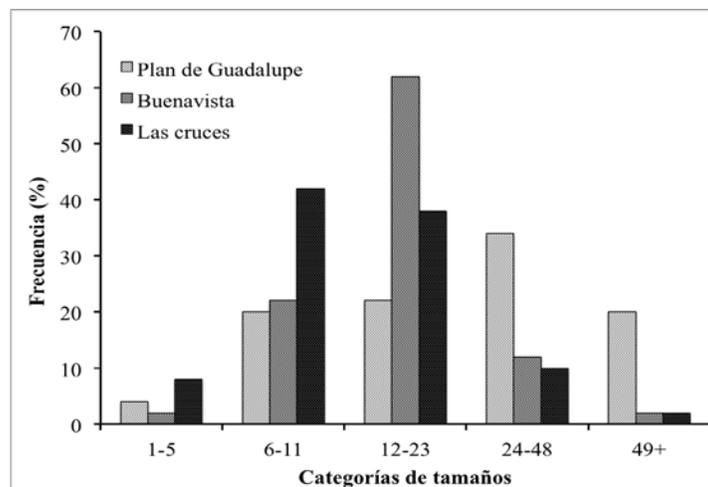


Figura 13. Frecuencia del número de tallos en cinco categorías de tamaños, en tres poblaciones del norte de Sinaloa.

La producción de estructuras reproductivas tiene diferencias altamente significativas entre poblaciones ( $F=12.32$ ,  $P<0.0001$ ) y entre categorías de tamaños ( $F=27.57$ ,  $P<0.0001$ ), pero no hubo interacción entre ambos factores ( $F= 0.8$ ,  $P = 0.602$ ). Los efectos intra-sujetos son altamente significativos para el factor repetido (tiempo) y las interacciones tiempo\*población, tiempo\*categorías y tiempo\*población\*categorías ( $P< 0.0001$ ,  $F$  ajustada) (Cuadro 5). En fechas pico, la producción de estructuras reproductivas fue de  $69.5 \pm 8.7$  en la población PG,  $28.3 \pm 3.2$  en BV y  $16.6 \pm 5.4$  en LC.

Cuadro 5. Análisis de varianza de medidas repetidas para probar el efecto de poblaciones, tamaño de plantas y tiempo de muestreo en la producción de estructuras reproductivas (botones, flores y frutos) de la pitaya dulce *Stenocereus thurberi* en el norte de Sinaloa.

FUENTE DE VARIACIÓN	G. L.	MS	F	P>F
<b>Entre sujetos</b>				
Población	2	7.164	12.32	<0.0001
Tamaños	4	16.028	27.57	<0.0001
Población *tamaños	8	0.466	0.80	0.6023
Error	135	0.581		
<b>Intra-sujetos</b>				Adj P>F
Tiempo	6	5.075	60.51	<0.0001
Tiempo*Población	12	1.148	13.68	<0.0001
Tiempo*Tamaños	24	0.268	3.20	0.0004
Tiempo*Pob*Tam	48	0.162	1.93	0.0076
Error	810	0.084		

### 3.3.2. Fenología

El periodo reproductivo duró seis meses (abril-septiembre) en las poblaciones BV y LC, y siete meses en la población PG. El registro de botones florales inició en abril en las tres poblaciones, terminó en agosto en la BV y LC, y se extendió hasta septiembre en la PG. El punto más álgido de esta fase se alcanzó en mayo y junio, con mayor producción en la población PG (Figura 14). La apertura de flores tuvo un comportamiento similar al de los botones, con picos máximos en mayo y junio, siendo mayor en la población costera (PG) y menor en la población de piedemonte (LC) (Figura 15). Los puntos álgidos de la producción de frutos se dieron en junio en las poblaciones BV y LC, y en julio en la PG, los meses más calientes del periodo de estiaje (Figura 16). La producción de estructuras reproductivas fue unimodal y asincrónica en las tres poblaciones.

La diversidad (asincronía) fenológica reproductiva de las poblaciones fue de  $1.87 \pm 0.9$  en PG,  $1.73 \pm 1.2$  en BV y  $1.2 \pm 1.0$  en LC. El índice de Morisita-Horn reveló un alto grado de semejanza de las poblaciones, ligeramente mayor entre BV-LC (MH = 0.87) y BV-PG (MH = 0.82) que entre las poblaciones PG-LC (MH = 0.72).

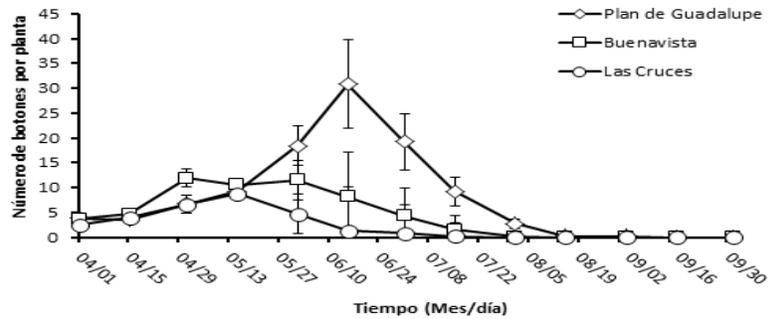


Figura 14. Dinámica de la producción de botones por planta de *S. thurberi*, en tres poblaciones del norte de Sinaloa.

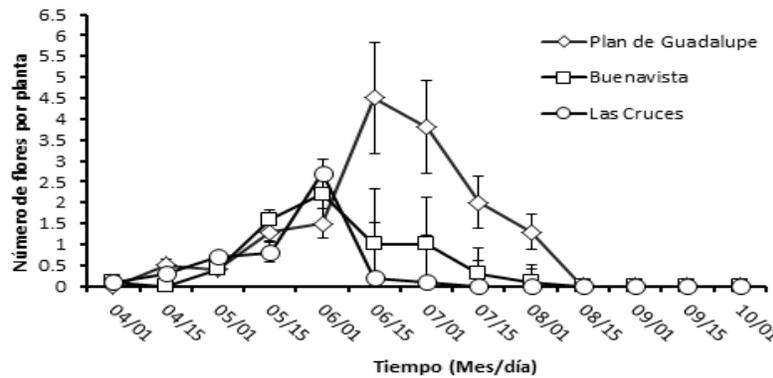


Figura 15. Variación en la producción de flores por planta de *S. thurberi*, en tres poblaciones del norte de Sinaloa.

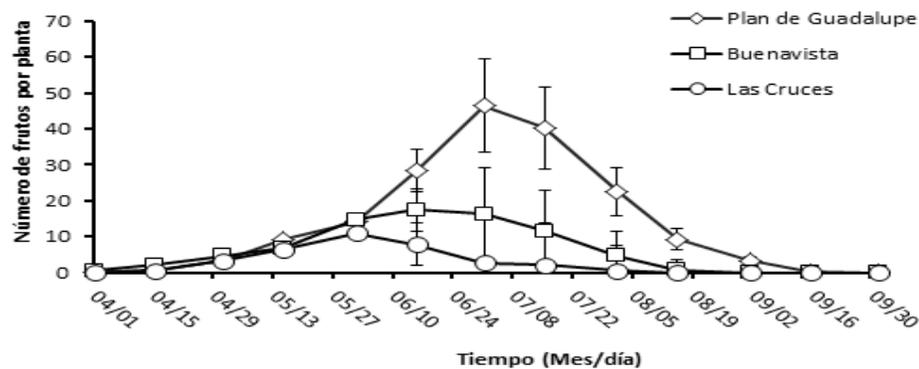


Figura 16. Variación en la producción de frutos por planta de *S. thurberi*, en tres poblaciones del norte de Sinaloa.

### 3.4. DISCUSIÓN

La arquitectura alargada y poco ramificada de *S. thurberi* en Las Cruces es acorde con lo observado en otros cactus columnares que crecen en bosque tropical caducifolio; las plantas son significativamente más altas que en poblaciones de

Arizona, su límite septentrional de distribución, donde el 92% de los individuos tienen tallas menores de 2,5 m de alto (Parker, 1987). En contraste, las plantas de la población costera de Plan de Guadalupe tienen mayor expansión lateral y más tallos, como es usual en poblaciones costeras de Sonora (Bustamante, 2003; Yetman, 2006). Tales diferencias son función de las condiciones climáticas y edáficas, en respuesta a la estatura y densidad de la vegetación asociada (Cody, 1986; Cornejo y Simpson, 1997).

Los elementos de la población contribuyen diferente en la reproducción de acuerdo con su edad o tamaño, este es un conocimiento que se ha incorporado en los estudios demográficos para determinar tasas de cambio, estimar el valor reproductivo de los individuos y proyectar el futuro de la población (Gotelli, 2008). Este enfoque está en auge en las cactáceas, y se ha practicado en *Carnegiea gigantea* (Engelm.) Britton & Rose, *Pachycereus schottii* (Engelm.) D.R. Hunt, *Neobuxbaumia tetetzo* (F.A.C. Weber ex K. Schum.) Backeb., *N. macrocephala* (F.A.C. Weber ex K. Schum.) E.Y. Dawson, *Echinocactus platyacanthus* Link & Otto y *Harrisia portoricensis* Britton y *Harrisia portoricensis* (Steenbergh y Lowe, 1977; Parker, 1989; Godínez-Álvarez *et al.*, 1999; Esparza-Olguín *et al.*, 2002; Díaz-Hernández *et al.*, 2008; Rojas-Sandoval y Meléndez-Ackerman, 2013). En *Carnegiea gigantea*, *Stenocereus griseus* (Haw.) Buxb., *Subpilocereus repandus* (L.) Backeb. y *Pilosocereus lanuginosus* (L.) Byles & G.D. Rowley la fecundidad está asociada con el número de tallos (Steenbergh y Lowe, 1977; Petit, 2001). Esto es debido a que las plantas más grandes tienen mayor área fotosintética y tejido suculento para almacenar agua que las plantas pequeñas, por lo tanto, son capaces de acumular y asignar más recursos a la función reproductiva (Nobel, 2002).

La producción de estructuras reproductivas tiene un valor indicativo de la fecundidad. Las plantas de la población costera (PG) fueron 1.8 veces más grandes por su número de tallos reproductivos que la población de valle (BV) y 2.5 veces mayores que la población de piedemonte (LC); la población PG tuvo mayor proporción (54 %) de plantas con más de 24 tallos, mientras que las poblaciones BV y LC tuvieron 12-

14 % de las plantas con estas dimensiones. Consecuentemente, en las fechas pico, la población costera produjo 2.5 veces más estructuras reproductivas que la población del valle y 4.2 veces más que la población de piedemonte. Al parecer, las tres poblaciones tienen capacidad para crecer debido a que muestran una distribución lognormal de tamaños (sesgada a la derecha), una propiedad común en las poblaciones resultante de la desigualdad biológica entre individuos (Damgaard y Weiner, 2000). Este tipo de distribución regularmente está asociado con poblaciones en crecimiento que tienen tasas de incorporación constantes (Medel-Narváez *et al.*, 2006).

La población de Las Cruces tiene aproximadamente la mitad de los tallos que la población costera y produce un cuarto de las estructuras reproductivas de esa población. Esta desproporción sugiere otros factores implicados además del tamaño. Uno de ellos podría ser la competencia por recursos (luz), ya que hay indicios de plantas más ramificadas en espacios abiertos del bosque caducifolio. Se ha observado que *S. thurberi* crece asociada con arbustos nodriza en bosque caducifolio (Arriaga *et al.*, 1993) o asociada con piedras en matorrales abiertos (Reyes-Olivas *et al.*, 2002), pero no existe evidencia de que pueda independizarse, y es improbable que suceda en este ambiente. Otro factor posible del que se tienen indicios en campo es la depredación y aborto de estructuras por aves e insectos. Algunos autores han documentado competencia por polinizadores en el Desierto Sonorense (Sahley, 2001; Fleming *et al.*, 1996), sin embargo, la baja densidad y aislamiento relativo de la población de Las Cruces podría experimentar interacción facilitativa de otra cactácea columnar, *Stenocereus montanus* (Britton & Rose) Buxb., como posible atrayente de polinizadores.

El periodo reproductivo en la población costera de Sinaloa es un mes más amplio que en el sur de Sonora, una característica que se ha asociado con el incremento de las temperaturas medias máximas de otoño-invierno (Bustamante y Búrquez, 2008). El inicio de floración de las especies de *Stenocereus* se desplaza de sur a norte: *S. queretaroensis* (F.A.C. Weber) Buxb. produce estructuras reproductivas de enero a

julio en el centro de México (Gudiño y De la Barrera, 2014, Rodríguez-Oseguera *et al.*, 2012), unos meses antes que *S. thurberi* en el noroeste del país. Este proceso, regulado por las temperaturas, está acoplado con los tiempos de migración de los murciélagos polinizadores (Fleming *et al.*, 2001).

El comportamiento unimodal de la curva fenológica, con máxima floración en la época seca, es común en cactáceas columnares (Fleming *et al.*, 2001; Pavón y Briones, 2001; Bustamante y Búrquez, 2008). En esta investigación se observó que la producción de estructuras reproductivas en *S. thurberi* es asincrónica, ya que es común encontrar en una misma planta botones, flores y frutos al mismo tiempo. Sin embargo, observamos mayor sincronía en la población de Las Cruces, posiblemente asociada con el aumento de las temperaturas máximas de primavera; esto se corresponde con menor duración del periodo reproductivo, y corrobora lo que ya se ha dicho de las poblaciones del Desierto Sonorense. En este aspecto, la población de Las Cruces es más semejante a la población de Buenavista que a la del Plan de Guadalupe, como corresponde a su posición intermedia en el gradiente climático.

El comportamiento asincrónico de la fenología reproductiva se ha interpretado como un mecanismo para asegurar que sólo una parte de las estructuras reproductivas sean afectadas en caso de presentarse condiciones adversas de factores bióticos (plagas) o físicos (lluvias o sequías), mientras la otra parte llega exitosamente al final del ciclo (Pimienta-Barrios y Nobel, 1995; León y Domínguez, 1991); es decir, es una estrategia que permite afrontar a largo plazo la variabilidad ambiental en los hábitat que ocupa la especie. La participación del régimen de lluvia en la fenología reproductiva de *S. thurberi* podría ser indirecta, al modificar las temperaturas máximas promedio del verano; éstas parecen abonar en la duración del periodo reproductivo, mientras que los efectos directos son poco probables por su adaptación a la sequía (Bustamante y Búrquez, 2008).

Las condiciones climáticas y las interacciones son parte de los factores que moldean el comportamiento fenológico de las poblaciones, sin embargo, existen restricciones

genéticas y filogenéticas por las cuales ciertos patrones son independientes de los factores ecológicos. Debido a tales restricciones, las especies de una misma familia botánica en floras ecológicamente distantes pueden compartir un alto grado de semejanza fenológica (Davies *et al.*, 2013).

En conclusión, se registró una tendencia decreciente de la costa hacia el piedemonte en la duración y sincronía de la reproducción de las poblaciones de *Stenocereus thurberi*. La producción de estructuras reproductivas en la población costera es 2.5 a 4.2 veces mayor que en la población del valle y la del piedemonte, lo cual define un gradiente de estrés paralelo al gradiente de precipitación. Las poblaciones de pitaya localizadas en bosque caducifolio revisten un interés particular para investigar cómo las interacciones biológicas de la especie pueden conjugarse con las limitaciones físicas del ambiente para reproducirse y extenderse en hábitats marginales.

### **3.5. AGRADECIMIENTOS**

El primer autor agradece al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (convenio 302391) el apoyo para realizar estudios de Doctorado en el Colegio de Ciencias Agropecuarias de la Universidad Autónoma de Sinaloa. Se agradece también la gentileza de los estudiantes de la Lic. en Biología Vianey Acosta Peraza, Edith Angulo Carrillo, Omar Ramírez Ríos y José Roberto Rodríguez Martínez, por su valioso apoyo en el trabajo de campo, y las valiosas observaciones de dos revisores anónimos que contribuyeron a mejorar la calidad del artículo.

### **3.6. LITERATURA CITADA**

Arriaga, L., Y. Maya, S. Diaz, y J. Cancino. 1993. Association between cacti and nurse perennials in a heterogeneous tropical dry forest in Northwestern Mexico. *Journal of Vegetation Science* 4: 349–356.

- Blanca Mena, M. 2004. Alternativas de análisis estadístico en los diseños de medidas repetidas. *Psicothema* 16: 509-518.
- Bustamante, E. 2003. Variación espacial y temporal en la reproducción y estructura poblacional de *Stenocereus thurberi*, una cactácea columnar del matorral costero del sur de Sonora. Tesis de maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. México D. F. 95 pp.
- Bustamante, E. y A. Búrquez. 2008. Effects of plant size and weather on the flowering phenology of the organ pipe cactus (*Stenocereus thurberi*). *Annals of Botany* 102: 1019-1030.
- Bustamante, E., A. Casas y A. Búrquez. 2010. Geographic variation in reproductive success of *Stenocereus thurberi* (CACATACEAE): effects of pollination timing and pollinator guild. *American Journal of Botany* 97(12): 2020-2030.
- Céspedes- Flores, S. E. y E. Moreno-Sánchez. 2010. Estimación del valor de la pérdida de recurso forestal y su relación con la reforestación en las entidades federativas de México. *Investigación Ambiental* 2 (2): 5-13.
- Cody, M. L. 1986. Distribution and morphology of columnar cacti in tropical deciduous woodland, Jalisco, México. *Vegetatio* 66: 137-145.
- 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.
- Cota-Sánchez, J. H., A. Reyes-Olivas y B. Sánchez-Soto. 2007. Vivipary in coastal cacti: a potential reproductive strategy in halophytic environments. *American Journal of Botany* 94: 1577-1581.
- Damgaard, C. y J. Weiner. 2000. Describing inequality in plant size or fecundity. *Ecology* 81(4): 1139–1142.
- Davies, T. J., E. M. Wolkovich, N. J. B. Kraft, N. Salamin, J. M. Allen, T. R. Ault, J. L. Betancourt, K. Bolmgren, E. E. Cleland, B. I. Cook, T. M. Crimmins, S. J. Mazer, G. J. McCabe, S. Pau, J. Regetz, M. D. Schwartz, y S. E. Travers. 2013. Phylogenetic conservatism in plant phenology (S Bonser, Ed.). *Journal of Ecology* 101(6): 1520–1530.
- Díaz Hernández, H., M. C. Navarro Carbajal y C. A. Rodríguez Mendoza. 2008. Aspectos de la morfometría y fenología reproductiva de *Echinocactus platyacanthus* en la Barranca Huexotitlanapa en Tecali de Herrera, Puebla. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 53(4): 100-107.
- Esparza Olguin, L., T. Valverde y E. Vilchis-Anaya. 2002. Demographic analysis of a rare columnar (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, México. *Biological Conservation* 103: 349-359.
- Figueiredo-Goulart, M. 2005. Phenological Variation Within and Among Populations of *Plathymeria reticulata* in Brazilian Cerrado, the Atlantic Forest and Transitional Sites. *Annals of Botany* 96(3): 445–455.
- Fleming, T. H., M. D. Tuttle y M. A. Horner. 1996. Pollination biology and the relative importance of nocturnal and diurnal pollinators in three species of Sonoran Desert columnar cacti. *Southwestern Naturalist* 41: 257-269.
- Fleming, T. H. 2000. Pollination of cacti in the Sonoran desert. *American Scientist* 88: 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: 511–530.
- Fleming, T. H. 2006. Reproductive consequence of early flowering in organ pipe cactus, *Stenocereus thurberi*. *International journal of Sciences* 167: 473-481.
- Forrest, J. y A. J. Miller-Rushing. 2010. Toward a synthetic understanding of the role of phenology in ecology and evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365 (1555): 3101–3112.
- Fournier, L. A. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Turrialba* 24(4): 23–24.
- Godinez-Alvarez, H., A. Valiente-Banuet y L. Valiente Banuet. 1999. Biotic interactions and the population dynamics of the long lived cactus *Neobuxbaumia tetetzo* in the Tehuacan Valley, México. *Canadian Journal of Botany* 77: 203-208.
- Gotelli, N. J. 2008. *A Primer of Ecology*. Sinauer Associates Inc. Massachusetts, E U. A., 291 p.
- Gudiño, W. y E. De la Barrera. 2014. Fenología reproductiva y tolerancia a temperaturas altas en *Stenocereus queretaroensis*. *Polibotanica*. 37: 63-78.
- Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI). 1988. Atlas nacional del medio físico.
- Kawecki, T. J. 2008. Adaptation to marginal habitats. *Annual review of ecology, Evolution, and Systematics* 39(1): 321–342.
- León, J. L. y R. Domínguez. 1991. Evaluación de la reproducción por semilla de la pitaya agria (*Stenocereus gummosus*) en Baja California Sur, México. *Acta Botánica Mexicana* 14:75-87.
- Leppig, G. y J. W. White. 2006. Conservation of peripheral plant populations in California. *Madroño* 53(3): 264–274.
- Medel-Narvaez, A., J. L. León de la Luz, F. Freaner-Martinez y F. Molina-Freaner. 2006. Patterns of abundance and population structure of *Pachycereus pringlei* (Cactaceae), a columnar cactus of the Sonoran Desert. *Plant Ecology* 187(1): 1–14.
- Mueller-Dombois, D. y H. Ellenberg. 1974. *Aims and methods of vegetation ecology*. New York: John Wiley and Sons. 547 pp.
- Nobel, P. S. 2002. *Cacti: biology and uses*. University of California Press, Berkeley, 290 p.
- Parker, K. C. 1987. Seedcrop Characteristics and minimum reproductive size of organ pipe cactus (*Stenocereus thurberi*) in southern Arizona. *Madroño* 34(4):294-303.
- Parker, K. C. 1988. Growth rates of *Stenocereus thurberi* and *Lophocereus schottii* in southern Arizona. *Botanical Gazette*, 149: 335-346.
- Parker, K. C. 1989. Height structure and reproductive characteristics of senita, *Lophocereus schotii* (Cactaceae) in Southern Arizona. *The Southwestern Naturalist* 34: 392-40.
- Parker, K. C. 1993. Climatic effects on regeneration trends for two columnar cacti in the Northern Sonoran Desert. *Annals of the Association of American Geographers* 83: 452–474.

- Pavón, N. P y O. Briones. 2001. Phenological patterns of nine perennial plants in an intertropical semi-arid Mexican scrub. *Journal of Arid Environments*, 49: 265–277.
- Pérez-González, S. B., Á Reyes-olivas, E. García-Moya, A. Romero-manzanares, J. R. García-Nava, G. A. Lugo-García y B. Sánchez-Soto. 2015. Almacenamiento de semillas y germinación de *Stenocereus thurberi*, una cactácea con viviparidad facultativa, *Botanical Sciences* 93 (2): 1-10.
- Petit, S. 2001. The reproductive phenology of three sympatric species of columnar cacti in Curacao. *Journal of Arid Environments* 49: 521-531.
- Pimienta-Barrios, E. y P. S. Nobel. 1995. Reproductive characteristics of pitayo (*Stenocereus queretaroensis*) and their relationships with soluble sugars and irrigation. *Journal of American Society of Horticultural Science* 120:1082-1086.
- Reyes-Olivas, A., E. García-Moya y L. López-Mata. 2002. Cacti-shrub interactions in the coastal desert of northern Sinaloa, Mexico, *Journal of Arid Environments* 52: 483–497.
- Rodríguez-Oseguera, A. G., A. Casas, Herrerías-Diego y E. Pérez-Negrón. 2012. Effect of habitat disturbance on pollination biology of the columnar cactus *Stenocereus quevedonis* at landscape-level in central Mexico. *Plant Biology* 15(3):573-582.
- Rojas-Sandoval, J. y E. Meléndez-Ackerman. 2013. Population dynamics of a threatened cactus species: general assessment and effects of matrix dimensionality. *Population Ecology* 55:479–491.
- Rondon, J. 1994. Sinopsis de las principales metodologías aplicadas a los estudios fenológicos de los árboles tropicales. *Revista Forestal Latinoamericana* 14: 5-32.
- Ruiz, A., M. Santos y J. Cavelier. 2000. Estudio fenológico de Cactáceas en el enclave seco de la Tatacoa, Colombia. *Biotropica* 32(3): 397-407.
- Rzedowski, J. 1978. *La Vegetación de México*. Limusa, México
- Sahley, C. T. 2001. Vertebrate pollination, fruit production, and pollen dispersal of *Stenocereus thurberi* (CACTACEAE), *The Southwestern Naturalist* 46(3):261-271.
- Sánchez Soto, B., E. García Moya y T. Terrazas. 2005. Efecto de la hidratación discontinua sobre la germinación de tres cactáceas del desierto costero de Topolobampo, Ahome, Sinaloa, *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 50: 4-14.
- Sánchez-Soto, B., A. Reyes-Olivas, E. García- Moya y T. Terrazas. 2010. Germinación de tres cactáceas que habitan la región costera del Noroeste de México, *Interciencia* 35: 299-305.
- SAS Institute. (2011). *SAS/STAT 9.3 User's Guide*. Cary, NC, USA, 8621 p.
- Siegel, S. 1985. *Estadística no paramétrica*. México. Trillas.
- Soule, M. 1973. The epistasis cycle: a theory of marginal populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*: 165–187.
- Steenbergh, W. F. y C. H. Lowe. 1997. *Ecology of the saguaro II: reproduction, germination, establishment, growth and survival of the young plant*. National park Service Scientific Monograph Series No. 8. Government printing office. Washington, D.C. 242 pp.

- Tamhane, A. C. 2009. Statistical analysis of designed experiments, theory and applications. John Wiley & Sons. Hoboken, New Jersey, 679 p.
- Turner, R. M., J. E. Bowers y T. L. Burgess. 1995. Sonoran Desert plants: an ecological atlas. Tucson, AZ: University of Arizona Press. 501 pp.
- Wang, C., Y. Tang, y J. Chen. 2016. Plant phenological synchrony increases under rapid within-spring warming. Scientific Reports 6: 25460.
- Yetman, D. 2006. Organ pipe cactus. University of Arizona Press. Tucson. 64 p.
- Yetman, D. y T. R. Van Devender. 2002. Mayo ethnobotany: land, history, and traditional knowledge in northwest Mexico. University of California Press. California. 359 p.

#### **CAPITULO 4**

### **SISTEMA REPRODUCTIVO Y VISITANTES FLORALES DE LA PITAYA DULCE (*Stenocereus thurberi*) EN EL NORTE DE SINALOA**

## RESUMEN

La pitaya dulce, *Stenocereus thurberi* (Engelm.) Buxb. es una especie característica del Desierto Sonorense con distribución marginal en el norte de Sinaloa. Sus poblaciones han sido objeto de numerosos estudios biológicos dentro de los límites del gran Desierto, pero falta investigación en las zonas de transición que bordean a este ecosistema. En esta investigación se aborda la biología reproductiva de la cactácea en tres poblaciones de la transición del matorral costero al bosque caducifolio en el norte de Sinaloa, su límite meridional. Los objetivos del presente estudio fueron identificar los visitantes florales y posibles polinizadores, determinar la efectividad de la polinización y caracterizar el sistema reproductivo. Los visitantes nocturnos se capturaron con redes de niebla y se identificaron con guías especializadas; los diurnos se determinaron por observación directa en campo. Se aplicaron cinco tratamientos de polinización: 1) exclusión de polinizadores diurnos; 2) exclusión de polinizadores nocturnos; 3) polinización cruzada manual; 4) autopolinización y 5) polinización libre (control). Las variables de respuesta fueron la proporción de frutos producidos respecto al número de flores disponibles (*fruit set*). Se registraron 14 especies visitantes, siendo el murciélago *Leptonycteris yerbabuena* el polinizador nocturno más frecuente en los tres sitios de estudio; *Apis mellifera* y *Amazilia violiceps* fueron los principales polinizadores diurnos. Los resultados indican que el éxito reproductivo es mayor bajo exclusión de polinizadores nocturnos con un amarre de frutos del 47.4%, mientras que los diurnos tienen una efectividad de 33.3%. Se confirma que *S. thurberi* en el norte de Sinaloa presenta polinización generalista y el sistema reproductivo exógamo. La relación planta-polinizador es determinante para asegurar la reproducción y permanencia de las poblaciones silvestres de pitaya dulce.

**Palabras clave:** Cacto columnar, *Leptonycteris yerbabuena*, autoincompatible, polinización generalista.

## ABSTRACT

The organ pipe cactus *Stenocereus thurberi* (Engelm.) Buxb is a species characteristic from the Sonoran desert with a marginal distribution north to Sinaloa. Their populations have been the subject of numerous biological studies in the limits of the great desert, but it lacks research within the transition zones enclosing this ecosystem. In this study, the reproductive biology of the cactus within three populations is addressed in the transition between the coastal scrubland and the tropical deciduous forest north of Sinaloa. The objectives of this study were to 1) Identify the floral visitors, and therefore possible pollinators, 2) Determine the effectiveness of the pollination and 3) Characterize the reproductive system. The nocturnal visitors were captured with a mist net and identified with specialized guides, the diurnal were determined with direct observation. Five pollination treatments were applied 1) Exclusion of diurnal pollinators; 2) Exclusion of nocturnal pollinators; 3) Manual cross-pollination; 4) Self-pollination; 5) Free pollination (control). The response variables were the proportion of produced fruits against the total flowers available (fruit set). 14 species of floral visitors were registered, being the bat *Leptonycteris yerbabuena* the most common nocturnal pollinator among the three study sites; *Apis mellifera* and *Amazilia violiceps* were the main diurnal pollinators. The results indicate that reproductive success is higher under the exclusion of nocturnal pollinators, with a fructify rate of 47.4 %, while the diurnal showing an effectiveness of 33.3 %. It is confirmed that *S. thurberi* in northern Sinaloa presents a generalized pollination and reproductive exogamy. The plant-pollinator relation is essential to ensure the reproduction and permanence of the wild populations of sweet pitaya.

Keywords: Columnar cactus, *Leptonycteris yerbabuena*, self-incompatibility, generalized pollination

#### 4.1. INTRODUCCIÓN

Las especies de la subfamilia Cactoideae (familia Cactaceae) tienen combinaciones reproductivas eficientes para dejar descendencia (Camacho-Vázquez *et al.*, 2016), tanto sexual (fecundación) como asexual (propagación vegetativa), incluyendo

apomixis en algunas (Godínez-Álvarez *et al.*, 2008). La reproducción sexual se realiza con el proceso de polinización o depósito de los granos de polen en el estigma del pistilo que al entrar en contacto con la humedad del estigma, el grano de polen se imbibie 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, luego se forma el embrión, que crece y madura dando lugar a la semilla (Proctor *et al.*, 1996). La asexual consiste en la generación de nuevo individuos a partir de ramas que desarrollan raíces y logran autonomía del progenitor para crecer y desarrollarse generando un nuevo individuo; esta vía no se ha documentado en poblaciones naturales de *Stenocereu thurberi*. La apomixis conocida también como agamosperma, es la habilidad que tienen algunas plantas para producir semillas asexualmente, es decir, el embrión se desarrolla sin la contribución del gameto masculino, dando como resultado la producción de semillas con genes exclusivos, por lo tanto, la planta que se desarrolla es idéntica a la planta madre (Vielle Calzada *et al.*, 1996). En *S. thurberi* se ha documentado agamosperma inducida por polen heteroespecífico, pero las semillas son inviables (Fleming, 2006).

La reproducción sexual puede ser por alogamia (polinización cruzada entre individuos genéticamente diferentes) o autogamia (fusión de gametos femeninos y masculinos producidos por el mismo individuo), ya que los gametos se dispersan y se unen para llevar a cabo la fecundación (Richards, 1997). Las flores de la mayoría de las cactáceas, son auto-incompatibles, y requieren intercambio de polen de una planta a otra para fecundarse y producir semillas viables (León de la Luz y Valiente-Banuet, 1994). Sin embargo, existen algunas especies que son auto-compatibles como sucede con *Polaskia chichipe* (Otero-Arnaiz *et al.*, 2003) y la especie trioica cardón sahueso *Pachycereus pringlei* (S. Watson) Britton & Rose (Fleming *et al.*, 1994).

La fenología reproductiva y el éxito reproductivo pueden ser muy variables en función al clima, el tipo de visitantes florales y sus patrones de abundancia (Kelly y Sork, 2002). Para cactáceas columnares se ha descrito que la fenología reproductiva está asociada a condiciones climáticas como ausencia o presencia de lluvias (Esparza-

Olgín y Valverde, 2003) y gran parte de las especies presentan una fenología floral unimodal con un pico máximo en la época de secas (Fleming *et al.*, 2001).

La biología floral se ha estudiado en varias cactáceas y suculentas de zonas desérticas, abordado los factores que intervienen en las etapas más importantes y críticas para la perpetuación de la especie: la polinización, la fructificación, la dispersión de frutos y semillas, establecimiento y nodricismo, conocido como relación donde algunas plantas leñosas y rocas proveen 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 (Fleming *et al.*, 1994; León de la Luz y Valiente-Banuet, 1994; León de la Luz y Domínguez Cadena, 1991; Franco y Nobel, 1989).

Las cactáceas columnares, a pesar de tener flores con marcados síndromes de polinización (Faegri y van der Pijl, 1971), pueden recibir una gran cantidad de visitantes florales (Nassar *et al.*, 1997; Sahley, 1996), situación que ha incrementado el interés en estudiar las interacciones planta-polinizador y como su composición puede variar geográficamente, afectando el flujo genético entre las poblaciones (Bustamante *et al.*, 2010; Fleming *et al.*, 1996; Molina-Frener *et al.*, 1994). Las flores más comunes en cactáceas columnares son las quiropterófilas o flores de murciélagos, típicamente robustas, de gran tamaño, con forma de embudo angosto, de color blanco o crema; los polinizadores son atraídos por su olor y por la producción de grandes cantidades de polen y néctar, sobre todo durante el crepúsculo y la noche como recompensa por los servicios de polinización (Faegri y van der Pijl, 1971). El néctar es una sustancia rica en carbohidratos producido por glándulas secretoras de las flores (Proctor *et al.*, 1996). Los géneros *Carnegiea*, *Pachycereus*, *Pilosocereus*, *Stenocereus* y *Subpilocereus* poseen flores con rasgos morfológicos y funcionales asociados claramente a la polinización por murciélagos, siendo éstos sus principales polinizadores (Fleming *et al.* 2001, 1996; Valiente-Banuet *et al.* 1996; Nassar *et al.*, 1997; Petit, 1995). Sin embargo, existen reportes de flores de algunas cactáceas columnares del Desierto Sonorense como *Carnegiea*

*gigantea* (Engelm.) Britton & Rose y *Stenocereus thurberi*, cuyas flores permanecen abiertas durante el día y también reciben polen de abejas, mariposas, colibríes y otras aves (Bustamante *et al.*, 2010; Fleming *et al.*, 1996, 2001).

Algunos estudios proponen que las cactáceas columnares con sistemas de reproducción quiropterófilos en México muestran una diferenciación geográfica latitudinal. Valiente-Banuet *et al.* (1996, 1997a) mencionan que, en los desiertos tropicales del centro de México, los cactus columnares dependen casi exclusivamente para su reproducción de la relación que existe con los murciélagos que se alimentan de néctar. Mientras que, en la zona subtropical como el Desierto Sonorense, los cactus columnares muestran sistemas de polinización generalizados que involucran tanto polinizadores nocturnos como murciélagos y polillas, además de diurnos como aves y abejas (Fleming *et al.*, 2001). Sin embargo, Bustamante *et al.* (2010) lo demuestran solo para las poblaciones sureñas de *Stenocereus thurberi* y no para las poblaciones centrales y en su límite norte de distribución, mostrando así, un patrón contrario al mencionado anteriormente.

Partiendo de lo anterior, el objetivo principal de la presente investigación es conocer si las poblaciones fuera del Desierto Sonorense de *S. thurberi* presentan un sistema generalista en un gradiente altitudinal, evaluar si existe limitación de polen e identificar que gremio de polinizadores representan mayor éxito, ya que estos son clasificados como legítimos e ilegítimos en función al grado en que contribuyen a la producción de semillas viables (Amela y Hoc, 2001), donde se ha demostrado que existen interacciones simbióticas entre dichos agentes y las plantas (Morgan, 2000), además, que existe una variación espacial y temporal de los gremios polinizadores (Herrera, 1988).

## **4.2. MATERIALES Y MÉTODOS**

### **4.2.1 Especie de Estudio**

*Stenocereus thurberi* (Engelm.) Buxb es un cactus columnar de hasta 7 m de altura, sin troco definido o corto, de hasta de 30 cm de largo. Tiene numerosos tallos secundarios que rara vez se vuelven a ramificar, robustos en la base y casi todos de la misma longitud, 07-3.5 m de largo y 10-25 cm de diámetro de color verde claro (Figura 17). Sus flores son laterales, nocturnas de 5.6-8.6 cm de largo (Arreola y Terrazas, 2003). El fruto es una baya de 4 a 7.5 cm de largo, con pulpa rojiza principalmente y semillas de color negro brillante (Turner *et al.*, 1995), alrededor de 2000 semillas por fruto (Parker, 1987); su reproducción es sexual. Su distribución esta reportada desde el norte de Sinaloa y oeste de chihuahua hasta el sudoeste de Arizona y la mitad sur de la península de Baja California (Turner *at al.*, 1995). En Sonora, se ha reportado que los tallos secos se usan para la construcción de cercos, paredes, techos y muebles (Yetman, 1998) y de julio a septiembre sus frutos son consumidos y colectados para su venta (Semotiuk *et al.*, 2017; Yetman y Van Devender, 2002).



Figura 17. Aspecto de la morfología de la pitaya dulce (*Stenocereus thurberi*), en la población Plan de Guadalupe, Sinaloa, México.

#### **4.2.2. Área de estudio**

Se seleccionaron y etiquetaron individuos de tres poblaciones del norte de Sinaloa (Figura 18), en los cuales se realizaron experimentos de polinización por dos años

consecutivos (2014 y 2015). La población Plan de Guadalupe (PG), localizada en la costa a 12 km del puerto de Topolobampo ( $25^{\circ}41'32,77''$  N y  $109^{\circ}08'54,59''$  O, 0 msnm), tiene una precipitación media anual de 244.1 mm, temperatura media anual de  $24.4^{\circ}\text{C}$ , media máxima de  $30.6^{\circ}\text{C}$  y media mínima de  $20.8^{\circ}\text{C}$ . La población Buenavista (BV) se localiza en lomeríos del valle agrícola a 6 km de San Blas, municipio El Fuerte ( $26^{\circ} 04' 00,45''$  N y  $108^{\circ} 46' 53,96''$  O, 150 msnm); tiene una precipitación media anual de 472.3 mm, con temperatura media anual de  $23.8^{\circ}\text{C}$ , máxima promedio de  $33.1^{\circ}\text{C}$  y mínima promedio de  $17.6^{\circ}\text{C}$ . La población Las Cruces (LC) está localizada a pie de montaña a 18 km de la cabecera municipal de Choix ( $26^{\circ} 53' 18,60''$  N y  $108^{\circ} 23' 12,19''$  O, 350 msnm). Esta zona tiene una precipitación media anual de 830 mm, temperatura media anual de  $27.31^{\circ}\text{C}$ , y extremas promedio de  $35.1^{\circ}\text{C}$  y  $16.1^{\circ}\text{C}$ . La vegetación corresponde al matorral xerófilo de tipo crasicaule en la costa, espinoso en Buenavista y bosque tropical caducifolio en Las Cruces (Rzedowski, 1978).

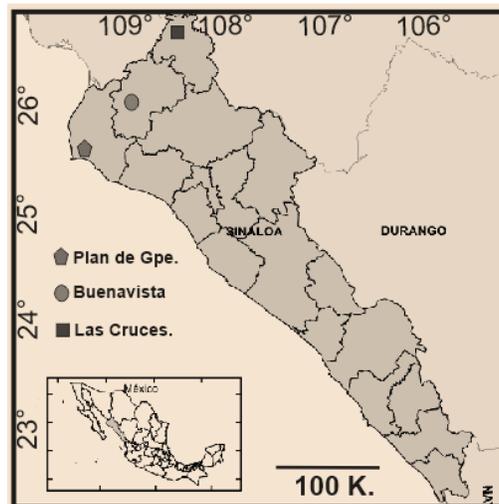


Figura 18. Localización geográfica de los sitios de estudio.

#### 4.2.3. Observación de visitantes florales

Se realizaron observaciones dirigidas hacia dos grupos de visitantes, nocturnos (murciélagos) y diurnos (aves e insectos), en las mismas fechas de los experimentos de polinización, correspondientes al inicio, el pico máximo y final de la floración.

Los visitantes nocturnos potenciales (murciélagos) fueron capturados con redes de niebla de 12 x 2.5 m con 38 mm de luz, seis por población durante tres días continuos en el pico de floración, desde el crepúsculo hasta pasada la media noche, ya que después de las 24:00 h no existía actividad (periodo de observación 20:00-01:00 h) . Estas se colocaron en forma de L para optimizar el esfuerzo de captura (Kunz *et al.*, 1996) y se revisaron cada 30 minutos hasta sumar 15 horas de esfuerzo por red. Los puntos de muestreo se ubicaron entre la vegetación, en parches naturales poblados con plantas con flores y frutos. La identificación de los ejemplares capturados se realizó con las claves de campo de Medellín *et al.* (2008). La observación de polen recolectado del cuerpo de los individuos atrapados se identificó en laboratorio por medio de microscopio compuesto. Para determinar la presencia de insectos nocturnos como polillas, se realizaron observaciones directas cada 30 minutos durante cinco minutos a plantas con varias flores en antesis.

Para los visitantes diurnos, insectos y aves, se hicieron observaciones directas cada 15 días, durante el pico de floración, donde se escogió un sitio con abundancia de plantas y presencia de flores, en donde cada hora por 20 minutos se observaron y registraron los visitantes florales y de frutos. Esta actividad dio inicio a las 06:00 h, ya que es la hora en la que se empieza a observar algunos insectos y aves, y terminó a las 11:00 h, cuando las flores empiezan a cerrar. Esto durante tres días consecutivos y sólo se consideraron como polinizadores efectivos aquellos individuos que tocaran el estigma de la flor. Para la identificación se emplearon guías ilustradas de aves de Peterson y Chalif (1989) y de polillas Powell y Opler (2009)

#### **4.2.4 Sistema Reproductivo y Experimentos de Exclusión de Polinizadores**

Con el propósito de corroborar el sistema reproductivo de la especie y determinar si existe limitación de polen, así como, evaluar la importancia de los polinizadores diurnos y nocturnos para el éxito reproductivo de la especie, se realizaron varios tratamientos de polinización en cada una de las tres poblaciones marcadas; estos tratamientos se repitieron en tres fechas (inicio, pico y termino de la floración) por dos años consecutivos (15 de mayo, 15 de junio y 15 de julio de 2014 y 2015), en un total de 684 flores de 173 plantas (ver cuadro 6). Los tratamientos fueron: (1) exclusión de polinizadores nocturnos, el cual consistió en cubrir los flores con malla de tela de organza para impedir la visita de polinizadores nocturnos, misma que fue retirada al amanecer para dar acceso a los polinizadores diurnos; (2) exclusión de polinizadores diurnos, que consistió en dar libre acceso a polinizadores durante toda la noche y cubrir las flores antes del amanecer para impedir la visita de polinizadores diurnos; (3) polinización libre (control), en el cual se marcaron flores sin cubrirlas, dejándolas expuestas a polinizadores diurnos y nocturnos; (4) polinización manual cruzada, consistente en polinización artificial con polen de otras flores de individuos no marcados de la misma población silvestre, separados de 10 a 15 metros de la planta a polinizar, proceso que se realizó durante la madrugada donde está documentado que existe mayor receptividad de polen; (5) autopolinización sin manipulación, evaluada en flores que permanecieron cubiertas durante todo el periodo de antesis para impedir la entrada de polen de otras flores. El tratamiento de polinización cruzada además de evaluar el sistema reproductivo de la especie, también fue utilizado para documentar espacial y temporalmente si la producción de frutos esta potencialmente limitada por la disponibilidad de polen.

A la semana siguiente de haber realizado los tratamientos se realizó una visita para documentar la proporción de frutos producidos en cada tratamiento (*fruit set*). Se analizaron con un modelo logit de regresión multinomial (Hosmer *et al.*, 2013), utilizando como variables predictoras los tratamientos de polinización, las poblaciones, años y fechas. Los parámetros se consideraron diferentes de cero con la Chi-cuadrada de Wald al 5 %. Las diferencias entre tratamientos de polinización se evaluaron con contrastes de medias de los odds. El análisis estadístico se realizó

con los procedimientos HPGENSELECT y GENMOD del programa SAS (SAS Institute, 2016).

### 4.3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

#### 4.3.1. Visitantes florales

En cactáceas columnares existe una relación estrecha con polinizadores, siendo probable que exista una limitación en el movimiento y cantidad del polen por la variabilidad en la presencia de polinizadores específicos (Sahley, 2001). En el presente estudio se observaron 14 especies diurnas y nocturnas (Cuadro 6). Donde destaca *Leptonycteris yerbabuenae* (Martínez and Villa-R., 1940; Figura 19) como la especie nocturna presente en los tres sitios de estudio y durante los dos años de monitoreo, siendo la población de Las Cruces donde fue más frecuente. Con base en las frecuencias de los gremios de visitantes, los murciélagos, insectos y aves presentaron variación tanto espacial como temporal. La población de Las Cruces presentó mayor diversidad de especies en comparación a la población costera de Plan de Guadalupe, siendo los insectos los que presentaron mayores frecuencias en los tres sitios durante los dos años de estudio (Figura 20).

Solo a cuatro individuos capturados en Las Cruces se les observó polen en su cabeza y hocico, sin embargo, no fue posible identificar a que especie de cactácea correspondía en laboratorio. Estos resultados coinciden con los estudios realizados en el Desierto Sonorense, donde reportan a este murciélago como el visitante y polinizador nocturno de *S. thurberi* (Fleming, 2001; Bustamante *et al.*, 2010).

En Las Cruces, se registraron a los murciélagos *Anoura geoffroyi* (Gray, 1838) y *Choeronycteris mexicana* (Tschudi, 1844), este último reportado con hábitos alimenticios similares a *L. yerbabuenae* (néctar y frutos) (Riechers-Pérez y Vidal-López, 2009). Por lo tanto, se atribuye que en ese sitio existen cuevas naturales que pueden albergar estas especies, además de presentar vegetación de bosque tropical caducifolio, lo que hace que existan otras especies de cactáceas productoras de néctar como *Stenocereus montanus* (Britton & Rose) Buxb., *Pachycereus pecten-*

*aboriginum* (Engelm.) Britton & Rose y *Pilosocereus purpusii* (Britton & Rose) Byles & G.D. Rowley, haciendo este lugar más atractivo desde el punto de vista de la abundancia de recurso.

En las tres poblaciones la mayor presencia de murciélagos fue en junio y parte de julio, coincidiendo con el pico máximo de floración de *S. thurberi* (ver Capítulo 3). Así mismo, la mayor actividad se registró entre las 22:00 y 24:00 horas. Durante la noche se recolectaron larvas de coleópteros dentro de las flores, las cuales posiblemente se alimentaban de néctar y estambres, situación que fue reportada por Bustamante *et al.* (2010) en el Desierto de Sonora.

Es importante mencionar que Bustamante *et al.* (2010), reporta entre los visitantes nocturnos algunas especies de polillas como *Hyles lineata* (Fabricius, 1775), sin embargo, en nuestro estudio no se observó esta especie directamente sobre las flores, pero si se observó en el campamento cerca de la población bajo estudio, lo que hace suponer que al estar presente en algún momento pueden visitar las flores. Los principales *visitantes diurnos* que se observaron antes y después del amanecer (alrededor de la 06: 00 h) fueron la abeja europea *Apis mellifera* (Linnaeus, 1758) y el colibrí *Amazilia violiceps* (Gould, 1859), que presentaron una actividad hasta las 11:00 h en los sitios de estudio. Este aspecto coincide con lo descrito por Fleming *et al.* (1996), quienes los reconocen como principales visitantes diurnos de *S. thurberi* en el desierto costero de Sonora. Sin embargo, en las poblaciones costeras del sur de Sonora se reportan otras especies de colibríes como las más abundantes, *Calypte costae* y *Cynanthus latirostris* (Bustamante *et al.*, 2010), de las cuales solo *C. latirostris* fue observada en el sitio costero de Plan de Guadalupe (Cuadro 6).

En el transcurso del día se pudo observar a varias especies de aves percheras sobre algunas flores y consumiendo frutos, como son la paloma ala blanca *Zenaida asiatica* (Linnaeus, 1758) y el carpintero desértico *Melanerpes. uropygialis* (S. F. Baird, 1854), el cual puede actuar además de como polinizador como dispersor de semillas principalmente, mientras que *Z. asiática* ha sido reportada como una especie

depredadora de semillas de frutos de otro cactus columnar, *Carnegiea gigantea* (Wolf y Martínez del Río, 2000).

Las mismas aves son visitantes diurnos de *Pachycereus pringlei* en El Comitán, Baja California (Medel, 2003). También se han registrado pájaros carpinteros como principales visitantes diurnos de *Pachycereus pecten-aboriginum* en poblaciones silvestres de Sonora (Molina-Freaner *et al.*, 2004), y en poblaciones del *S. thurberi* en el sur de Sonora, México (Bustamante *et al.*, 2010).

Cuadro 6. Visitantes florales diurnos y nocturnos presentes en los sitios de estudio durante 2014 y 2015.

ESPECIE	SITIO	HABITO	ABUNDANCIA
<i>Leptonycteris yerbabuena</i>	PG, BV, LC	N	C
<i>Anoura geoffroyi</i>	LC	N	P/C
<i>Choeronycteris mexicana</i>	LC	N	P/C
<i>Apis mellifera</i>	PG, BV, LC	D	C
<i>Coleoptera</i>	PG, BV, LC	D, N	P/C
<i>Amazilia violiceps</i>	BV, LC	D	C
<i>Cynantus latirostris</i>	PG	D	P/C
<i>Melanerpes uropygialis</i>	PG, BV, LC	D	C
<i>Zenaida asiatica</i>	PG, BV, LC	D	C
<i>Quiscalus mexicanus</i>	PG, BV	D	P/C
<i>Curvux corax</i>	BV, LC	D	P/C
<i>Icterus cucullatus</i>	LC	D	P/C
<i>Cardinalis cardinalis</i>	PG, BV, LC	D	P/C
<i>Columbina talpacoti</i>	PG, BV	D	C

Sitio: (PG- Plan de Guadalupe, BV-Buenavista, LC-Las Cruces); Habito: (N- Nocturno, D- Diurno); Abundancia: (C- Común, P/C- Poco común).

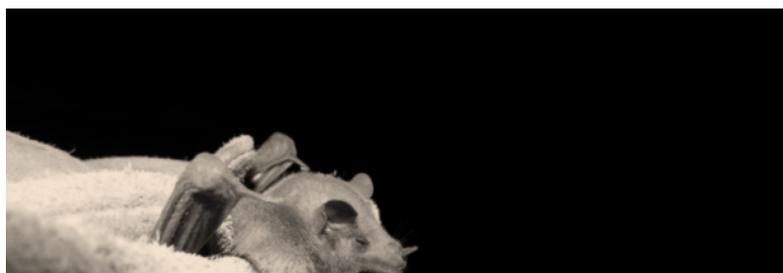


Figura 19. *Leptonycteris yerbabuena*, en la población de Buenavista, El Fuerte, Sinaloa, México.

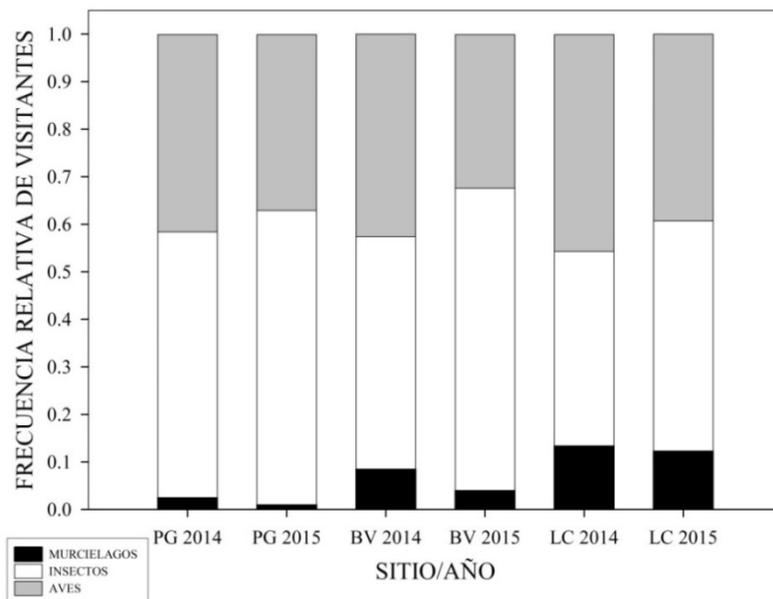


Figura 20. Frecuencias de los gremios de polinizadores presentes en los sitios de estudio durante 2014 y 2015.

En general *S. thurberi* en el norte de Sinaloa presenta una amplia diversidad de visitantes florales diurnos y nocturnos. A pesar que sus flores presentan características para ser polinizadas por murciélagos, estas también son visitadas por

especies diurnas, lo que las hace ser generalistas, igual a lo reportado para la especie en poblaciones del sur de Sonora. *Leptonycteris yerbabuena* fue el visitante nocturno más común presente en los tres sitios de estudio y *Apis mellifera* el visitante diurno más común, aunque es posible que este último no sea muy eficiente polinizando dado que no se mueve mucho entre individuos, contrario a lo que sucede con otras especies diurnas como los colibríes que tienen mucho más movimiento entre individuos y flores.

#### **4.3.2. Sistema Reproductivo y Eficiencia de Visitantes**

Los estudios realizados en cactáceas columnares indican que los murciélagos y colibríes están fuertemente asociados con la polinización (Nassar, 1991; Petit, 1995; Fleming *et al.*, 1996; Sahley, 1996; Valiente-Banuet *et al.*, 1997b). Se ha sugerido que existe una dicotomía geográfica en México en los sistemas de polinización de cactus columnares quiropterófilos: en áreas intra-tropicales son polinizados casi exclusivamente por murciélagos, mientras que en áreas extratropicales son polinizados por murciélagos, aves y abejas, principalmente en especies de la tribu Pachycereeae (Munguía-Rosas *et al.*, 2009).

Con base a los resultados del análisis de regresión logística, no se detectó efectos significativos de las variables de fechas, años y poblaciones en la fracción de frutos formados producto de los tratamientos de polinización, por lo que fueron eliminadas del modelo. La variable tratamientos fue suficiente para ajustar un modelo significativo ( $\chi^2=11.6$ , GL=32;  $\chi^2/GL=0.364$ ). Los resultados de esta investigación muestran que ninguna de las 136 flores del tratamiento de autopolinización produjo frutos. Después de este, el amarre más bajo de frutos (*fruit set*) fue con exclusión de polinizadores diurnos (33.3%), seguido por la exclusión de nocturnos (47.4%), la polinización cruzada manual (55.8%) y la polinización libre o control (61%) (Cuadro 7). Los contrastes de medias indican que la polinización diurna difiere de todos los tratamientos ( $P \leq 0.02$ ). La polinización nocturna difiere del control ( $\chi^2=5.14$ ,  $P=0.0234$ ), pero no de la cruce manual ( $\chi^2=1.98$ ,  $P=0.1592$ ), y esta última no mostró diferencia con respecto a la polinización libre ( $\chi^2=0.8$ ,  $P=0.3697$ ) (Cuadro 8). Aunque

no existe interacción significativa con poblaciones, la superioridad de los polinizadores nocturnos versus diurnos, tiene una tendencia decreciente hacia el bosque caducifolio: en Plan de Guadalupe los porcentajes fueron de 51.1 vs 33.3% (P=0.067), en Buenavista 48.1 vs 32.1 (P=0.07), y en Las Cruces 41.7 vs 35.7% (P=0.41) (Prueba Exacta de Fisher, Figura 21).

Cuadro 7. Éxito en la producción general de frutos (*fruit set*) de los tratamientos de exclusión de polinizadores

<b>Sitio</b>	<b>Tratamiento de polinización</b>	<b>Fruit set % (N)</b>
Plan de Guadalupe	Exclusión diurnos	33 (45)
	Exclusión nocturnos	51.14 (45)
	Polinización abierta (control)	61.7 (47)
	Polinización cruzada manual	49 (49)
	Autopolinización	0 (50)
Buenavista	Exclusión diurnos	32.1 (53)
	Exclusión nocturnos	48.1 (52)
	Polinización abierta (control)	56.9 (58)
	Polinización cruzada manual	62.7 (54)
	Autopolinización	0 (54)
Las Cruces	Exclusión diurnos	35.7 (28)
	Exclusión nocturnos	41.7 (36)
	Polinización abierta (control)	66.7 (36)
	Polinización cruzada manual	53.9 (39)
	Autopolinización	0 (32)
Promedio	Exclusión diurnos	33.3 (126)
	Exclusión nocturnos	47.4 (133)
	Polinización abierta (control)	61 (141)
	Polinización cruzada manual	55.8 (147)
	Autopolinización	0 (136)

*Nota:* N= número de flores muestreadas

Cuadro 8. Contrastes de medias en el porcentaje de frutos producidos (*Fruit set*) de *Stenocereus thurberi*. El modelo estadístico es una regresión de logits, con tratamientos de polinización como única variable predictora significativa.

Contrastes	Grados de libertad	Chi-cuadrada	<i>P</i>
Diurnos vs Nocturnos	1	5.31	0.0212
Diurnos vs Cruzada	1	13.95	0.0002
Diurnos vs Control	1	20.69	<0.0001
Nocturnos vs Cruzada	1	1.98	0.1592
Nocturnos vs Control	1	5.14	0.0234
Cruzada vs Control	1	0.80	0.3697

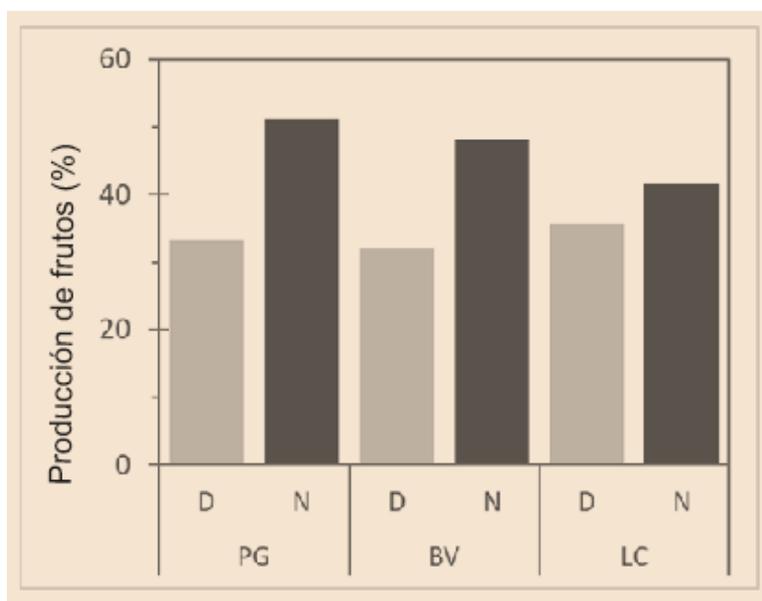


Figura 21. Producción de frutos en las poblaciones (PG-Plan de Guadalupe, BV-Buenavista y LC-Las Cruces) en respuesta a tratamientos de exclusión de polinizadores diurnos (D) y nocturnos (N).

En cactáceas columnares del Valle de Tehuacán, experimentos de exclusión de polinizadores indican que los visitantes nocturnos son los polinizadores efectivos (Valiente-Banuet *et al.*, 1996), al igual a lo reportado para *Stenocereus queretaroensis* (F.A.C.Weber ex Mathes.) Buxb. en los bosques secos de Jalisco donde el 87% de la producción de frutos corresponde a ese tipo de polinización (Ibarra-Cerdeña *et al.*, 2005). Sin embargo, en Norteamérica las flores de algunas cactáceas columnares como *Carnegiea gigantea* y *Stenocereus thurberi* atraen abejas, colibríes y otras aves (Fleming, 2002, Fleming *et al.*, 2001, 1996). En *Stenocereus queretaroensis* también se ha demostrado que los polinizadores diurnos pueden producir hasta un 40% de frutos (Ibarra-Cerdeña *et al.*, 2005), aunque con una producción mucho más baja de semillas en comparación con los polinizadores nocturnos (murciélagos principalmente) y en *Weberbauerocereus weberbaueri* (K. Schum.) Backeb. Hasta 35% (Sahley 1996), esto último coincidiendo con nuestros resultados para *S. thurberi*, ya que un porcentaje relativamente alto en la producción de frutos también es atribuible a los polinizadores diurnos, una prueba de ello es el horario extendido de anthesis de las flores. Existen otros registros en el Desierto Sonorense de *Pachycereus pecten-aboriginum* (Engelm. ex S.Watson) Britton & Rose, donde los tratamientos de exclusión indican que los visitantes nocturnos son los que tienen mayor eficacia en la polinización y producción de frutos (Molina-Freaner, 2004).

Se demostró que *S. thurberi* es auto-incompatible, dependiendo de la polinización cruzada para la producción de frutos y semillas. Esta característica impide parcial o totalmente la formación de semillas por medio de autofecundación (Nettancourt, 1997), y es muy común en cactáceas columnares (Pimienta-Barrios y del Castillo, 2002; Nassar *et al.*, 1997; Valiente-Banuet *et al.*, 1996). La hipótesis sobre la limitación o competencia por polinizadores está fundamentada en la incompatibilidad con el polen de la propia flor y la variabilidad en la presencia de polinizadores (Sahley, 2001).

Los resultados obtenidos en este estudio coinciden con la producción nula de frutos de *S. thurberi* mediante autopolinización en el Desierto Sonorense (Fleming *et al.*,

1996, 2001), y otras especies de *Stenocereus* (Casas *et al.*, 1999; Clark-Tapia-Molina Freaner 2003; Ibarra-Cerdeña *et al.*, 2005). Los resultados obtenidos con los tratamientos de polinización cruzada manual (58%) y el control (61%), no presentaron diferencias significativas en el amarre de frutos, por lo tanto, no existe evidencia de limitación de polen, por lo tanto, la producción de frutos está limitado por recursos. En el Desierto Sonorense, Bustamante (2003) registró que la polinización cruzada de *S. thurberi* es cuatro o cinco veces mayor que la polinización natural y la limitación de polen es por la ausencia de polinizadores. Sin embargo, coinciden en estudios realizados posteriormente donde no se encontraron diferencias entre los tratamientos de polinización cruzada y la natural en poblaciones del norte y centro de Sonora, lo que sugiere que no hay limitación de polen. Solo se observaron diferencias significativas en la población del sur, que indica diferencias temporales en la abundancia de polinizadores o el tiempo de llegada (Bustamante *et al.*, 2010). Con base a ello, en Sinaloa podríamos asumir que quizá se encuentre una población local del murciélago polinizador, atraído por la floración temprana de *S. martinezii* y *S. montanus* y no varía su tiempo de llegada como si ocurre en Sonora.

#### 4.4. CONCLUSIÓN

*Stenocereus thurberi* es una especie con características florales propias del síndrome quiropterófilo, sin embargo, esta investigación confirma que los horarios de antesis se han desplazado hacia un tipo de polinización generalista. Las flores pueden permanecer abiertas aun en horas de la mañana, lo que le ha permitido que otras especies de hábitos diurnos puedan realizar la polinización como ya se ha señalado en las poblaciones del sur de Sonora.

Los experimentos de exclusión realizados indican que los polinizadores nocturnos tienen ligeramente mayor éxito en la polinización en comparación a los diurnos. Además, no se registró diferencia entre tratamientos de polinización abierta natural y cruzada manual, por lo tanto, no se registra limitación de polen. Al igual que otros estudios realizados de cactáceas columnares en la región central del país, así como

en el Desierto Sonorense, se demostró que en las poblaciones silvestres del norte de Sinaloa, *S. thurberi* también es autoincompatible, lo que hace de suma importancia la relación que existe entre la planta y sus polinizadores para garantizar la subsistencia de la especie en el futuro. Se confirma que el principal polinizador nocturno en los tres sitios de estudio es el murciélago *Leptonycteris yerbabuenae*; dentro de los visitantes diurnos es el grupo de las aves el que más visitan las flores y frutos, sin embargo, la abeja europea (*Apis mellifera*) es la especie más común y que tiene mayor frecuencia de visitas con las flores. La población de Las Cruces en le pie de montaña (bosque tropical caducifolio) presento mayor diversidad de visitantes nocturnos al registrar tres especies de murciélagos.

Considerando que aproximadamente el 28% de las angiosperma se encuentra en los subtrópicos y que, de estas, alrededor del 80% son polinizadas por animales (Ollerton *et al.*, 2011) este estudio, nos demuestra la importancia de los polinizadores en la subsistencia y la dinámica de las poblaciones silvestres de *S. thurberi* e indirectamente en otras especies presentes en estos ambientes que se ven beneficiadas por la atracción de las flores de esta cactácea.

#### **4.5. LITERATURA CITADA**

- Amela-García, M. T. y P. S. Hoc. 2001. Pollination of *Passiflora*: do different pollinators serve species belonging to different subgenera?. *Acta Hortícola*. (ISHS) 561:71-74.
- Arreola-Nava, H. y T. Terrazas. 2003. Especies de *Stenocereus* con aréolas morenas: clave y descripciones. *Acta Botánica Mexicana* 64: 1-18.
- Bustamante, E., A. Casas y A. Búrquez. 2010. Geographic variation in reproductive success of *Stenocereus thurberi* (Cactaceae): effects of pollination timing and pollinator guild. *American Journal of Botany* 97(12): 2020-2030.
- Bustamante, E. 2003. Variación espacial y temporal en la reproducción y estructura poblacional de *Stenocereus thurberi*, una cactácea columnar del matorral costero del sur de Sonora. Tesis de maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. México D. F. 95 pp.
- Camacho-Vázquez, A., S. Ríos-Camacho y S. Vázquez-Santana. 2016. Biología reproductiva de la subfamilia Cactoidea (Cactaceae). *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 61(4):100-127.
- Casas, A., A. Valiente-Banuet, A. Rojas-Martínez y P. Dávila. 1999. Reproductive biology and the process of domestication of the columnar cactus *Stenocereus stellatus* in Central Mexico. *American Journal of Botany* 86: 534-542.
- Clark-Tapia, R y F. Molina-Freaner. 2003. The genetic structure of a columnar cactus with a disjunct distribution: *Stenocereus gummosus* in the Sonoran desert. *Heredity* 90:443–450.
- Esparza-Olguín, L. y T. Valverde. 2003. Estudio comparativo de la fenología de tres especies de *Neobuxbaumia* que difieren en su nivel de rareza. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 48 (3):68-83.
- Faegri, K. y L. van der Pijl. 1971. The principles of pollination ecology. Pergamon Press. Oxford.
- Fleming, T. H. 2006. Reproductive Consequences of Early Flowering in Organ Pipe Cactus, *Stenocereus thurberi*. *International Journal of Plant Sciences* 167(3): 473-481.
- Fleming, T. H. 2002. Pollination biology of four species of Sonoran Desert columnar cacti. Pp. 207-224 en Fleming, T. H. y A. Valiente- Banuet (eds). *Columnar cacti and their mutualistic: evolution, ecology and conservation*. University of Arizona Press. Tucson, Arizona.
- 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*. 71:511-530.
- Fleming, T. H., M. D. Tuttle y M. A. Horner. 1996. Pollination biology and the relative importance of nocturnal and diurnal pollinators in three species of Sonoran Desert columnar cacti. *The Southwestern Naturalist* 41:257-269.
- Fleming, T. H., S. Maurice, S. L. Buchman y M. D. Tuttle. 1994. Reproductive biology and relative male and female fitness in a trioecious cactus *Pachycereus pringlei* (Cactaceae). *American Journal of Botany* 81 (7): 858-867.
- Franco, A. C. y P. S. Nobel. 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology*. 77 (3): 870-886.
- Godínez-Álvarez, H., M. Jiménez, M. Mendoza, F. Pérez, P. Roldan, L. Ríos-Casanova y R. Lira. 2008. Densidad, estructura poblacional, reproducción y

- supervivencia de cuatro especies de plantas útiles en el Valle de Tehuacán, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 79:393-403.
- Herrera, C. M. 1988. Variation in mutualisms: the spatiotemporal mosaic of a pollinator assemblage. *Biological Journal of the Linnean Society* 35: 95-125.
- Hosmer D. W., S. Lemeshow, R. X. Sturdivant. 2013. *Applied logistic regression*.
- Ibarra-Cerdeña, C. N., L. I. Iñiguez-Davalos y V. Sánchez-Cordero. (2005) Pollination ecology of *Stenocereus queretaroensis* (Cactaceae), a chiropterophilous columnar cactus, in a tropical dry forest of Mexico. *American Journal of Botany* 92: 503–509.
- Kelly, D. and V. L. Sork. 2002. Mast seeding in perennial plants: why, how, where?. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33:427–47.
- Kunz, T. H., D. W. Thomas, G. C. Richards, C. R. Tidemann, E. D. Pierson y P. A. Racey. 1996. From measuring and monitoring Biological diversity Standard methods for mammals edited by Wilson, Russell Cole, Nichols Rudran and Fooster. Smithsonian press. 409 pp.
- León de la Luz, J. L. y A. Valiente-Banuet. 1994. Las Cactáceas revisitadas: Un recurso natural diverso y predominantemente Mexicano. *Ciencia y Desarrollo*. 20 (117): 58-65.
- León, J. L. y R. Domínguez. 1991. Evaluación de la reproducción por semilla de la pitaya agria (*Stenocereus gummosus*) en Baja California Sur, México. *Acta Botánica Mexicana* 14:75-87.
- Medel, A. 2003. Biología floral y estructura poblacional del cardón [*Pachycereus pringlei* (S. Wats.) Britton and Rose (Cactaceae)] en El Comitán, Baja California Sur. Tesis de Maestría. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C. 90 pp.
- Medellín, R. A., H. T. W. Arita y O. Sánchez. 2008. Identificación de los murciélagos: Clave de campo. Segunda edición. 83 pp.
- Morgan, M. T. 2000. Evolution of interaction between plants and their pollinators. *Plant Science Biology*. 15:249–259.
- Munguía-Rosas, M. A., V. J. Sosa y M. E. Jácome-Flores. 2009. Pollination system of the *Pilosocereus leucocephalus* columnar cactus (tribe Cereeae) in eastern Mexico. *Plant Biology* 12: 578–586.
- Nassar, J. M., N. Ramirez. y O. Linares. 1997. Comparative pollination biology of Venezuelan columnar cacti and the role of nectar-feeding bats in their sexual reproduction. *American Journal of Botany* 84:918-927.
- Nassar, J. 1991. Biología reproductiva de cuatro cactáceas quiropterofilas Venezolanas (Cereae: *Stenocereus griseus*, *Pilosocereus moritzianus*, *Subpilocereus repandus* y *S. horrispinus*) y estrategias de visita de los murciélagos asociados a estas. Unpublished B.S. thesis, Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela.
- Nettancourt, D. 1997. Incompatibility in angiosperms. *Sexual plants Reproduction* 10:185-199.
- Ollerton, J., R. Winfree y S. Tarrant. 2011. How many flowering plants are pollinated by animals?. *Oikos* 120: 321–326.
- Otero-Arnaiz, A., A. Casas, C. Bartolo, E. Pérez-Negrón y A. Valiente-Banuet. 2003. Evolution of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) under domestication in the

- Tehuacán Valley, Central Mexico: Reproductive biology. *American Journal of Botany*, 90(4): 593-602
- Parker, K. C. 1987. Seedcrop Characteristics and minimum reproductive size of organ pipe cactus (*Stenocereus thurberi*) in southern Arizona. *Madroño* 34(4): 294-303.
- Peterson, R. T. y E. L. Chalif. 1989. Aves de México: guía de campo. Identificación de todas las especies encontradas en México, Guatemala, Belice y El Salvador. Editorial Diana. México, DF.
- Petit, S. 1995. The pollinators of two species of columnar cacti on Curaçao, Netherlands Antilles. *Biotropica* 27:538-541.
- Pimienta-Barrios, E., y R. F. del Castillo. 2002. Reproductive biology. In: Nobel P.S. (Ed.), *Cacti and uses*. University of California Press, Los Angeles, USA: 163–183 pp.
- Powell, J. A. y Opler P. A. 2009. *Moths of western North America*. University of California Press Berkeley and Los Angeles, California. 517 pp.
- Proctor, M., P. Yeo y A. Lack. 1996. *The Natural History of Pollination*. Timber Press. Portland, Oregon. 479 pp.
- Richards, A. J. 1997. *Plant breeding systems*. Chapman & Hall, Cambridge.
- Riechers-Pérez, A. y R. Vidal-López. 2009. Registros de *Choeronycteris mexicana* (Chiroptera: Phyllostomidae) en Chiapas. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 80: 879- 882.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa. México, D.F. 432 pp.
- SAS. 2016. SAS Institute Inc. SAS/STAT® 14.2 User's Guide. Cary NC., USA. 10150 pp.
- Sahley, C. T. 1996. Bat and hummingbird pollination of an autotetraploid columnar cactus, *Weberbauerocereus weberbaueri* (Cactaceae). *American Journal of Botany* 83(10):1329-1336.
- Sahley, C. 2001. Vertebrate pollination, fruit production, and pollen dispersal of *Stenocereus thurberi* (Cactaceae). *The Southwestern Naturalist* 46 (3): 261-271.
- Semotiuk, A. J., P. Colunga-García Marín, D. Valenzuela Maldonado y E. Ezcurra. 2017. Pillar of strength: Columnar cactus as a key factor in Yoreme heritage and wildland preservation. *Ambio* 47: 86–96.
- Turner, R. M., J. E. Bowers y T. L. Burgess. 1995. *Sonoran Desert plants: an ecological atlas*. Tucson, AZ: University of Arizona Press. 501 pp.
- Valiente-Banuet, A., Ma. De C. Arizmendi, A. Rojas- Martínez y I. Domínguez-Canseco. 1996. Ecological relationships between columnar cacti and nectar-feeding bats in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 12: 103-119.
- Valiente-Banuet, A., A. Rojas-Martínez, A. Casas, Ma. del C. Arizmendi, y P. Dávila. 1997a. Pollination biology of two winter-blooming giant columnar cacti in the Tehuacan Valley, central Mexico. *Journal of Arid Environments* 37: 331–341.
- Valiente-Banuet, A., M. del C. Arizmendi, A. Martínez-Rojas y P. Dávila, 1997b. Pollination of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalaensis* y *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, central México. *American Journal of Botany* 84:452- 455.

- Vielle-Calzada, J. P., C. F. Crane y D. M. Stelly. 1996. Apomixis. The asexual revolution. *Science*. 274: 1322-1323.
- Wolf, B. O y C. Martínez del Río. 2000. Use of saguaro fruit by white-winged doves: isotopic evidence of a tight ecological association. *Oecologia*. 124(4):536-543
- Yetman, D. 1998. *Scattered Round Stones*. University of Arizona Press. Tucson. 351 pp.
- Yetman, D. and T. R. Van Devender. 2002. *Mayo ethnobotany: land, history, and traditional knowledge in northwest Mexico*. University of California Press. California. 359 pp.

## **CAPÍTULO 5**

### **DISCUSION GENERAL**

En esta investigación se dan a conocer aspectos de la fenología y biología reproductiva de la pitaya dulce (*Stenocereus thurberi*), además de generar conocimientos sobre el uso, aprovechamiento y aspectos morfométricos relevantes, que se desconocían en latitudes marginales al sur del área de distribución natural de la especie; la mayoría de los estudios que se han realizado en esos aspectos de la especie se circunscriben al Desierto Sonorense.

Se ha documentado que en Mesoamérica existe una interacción entre los grupos humanos y las plantas de cerca de 12 000 años (Smith, 1967), y los pueblos indígenas de México utilizan entre 5 000 y 7 000 especies de plantas (Casas *et al.*, 1994), de estas, alrededor de 420 son cactáceas, de las cuales, 118 según estudios etnobotánicos son utilizadas por los pueblos indígenas de la región y 45 de estas especies son columnares (Bravo-Hollis, 1978; Bravo Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991), las cuales representan directamente insumos para satisfacer las diferentes necesidades del hogar en cuanto a alimentos, medicina, materiales para la construcción, combustible y forraje (Alcorn, 1984; Casas *et al.*, 1994; Casas *et al.*, 2001). Además, algunas especies contribuyen en los ingresos familiares a través de la comercialización de productos vegetales (Reyes-García *et al.*, 2004). En la presente investigación se describen ocho usos que son: alimento, combustible (leña), medicinal, material para construcción, cercos, soporte, forraje, muebles. Esto coincide total o parcialmente con la mayoría de los estudios etnobotánicos realizados en otras cactáceas columnares (Felger y Moser, 1974; Yetman, 1998; Yetman y Van Devender, 2002; Orozco, 2007; Casas *et al.*, 1997; Luna-Morales y Aguirre, 2001; Villalobos *et al.*, 2007).

En comunidades del norte de Sinaloa los frutos de *S. thurberi* son consumidos frescos y sus tallos secundarios secos son utilizados en la construcción de tejabanos y cercos al igual que en los pueblos yoremes-mayos del sur de Sonora (Yetman, 1998; Yetman y Van Devender, 2002) en pueblos yoremes-mayos del sur de Sonora. Los frutos recolectados son destinados mayormente para el autoconsumo y una

pequeña proporción para la venta, sin realizar la elaboración de productos a base de fruto fresco; contrario a lo que sucede en comunidades de Sonora, que aparte del auto-consumo, una proporción de los frutos frescos colectada para el comercio es destinada para la elaboración de productos como rollos secos, coyotas, y otros productos (Semotiuk *et al.*, 2017; Orozco, 2007). En el centro del país, las investigaciones sobre uso de cactáceas reportan que el consumo de frutos frescos es lo principal, sin embargo, algunos son utilizados para preparar aguas frescas, mermeladas y helados. En el caso particular de *S. stellatus* se ha documentado la elaboración de frutos “pasados” dejándolos secar al sol (Casas *et al.*, 1997) y las semillas de *Polaskia chichipe* se utilizan para preparar mole (Carmona, 2001). La selección del fruto de *S. thurberi* en el norte de Sinaloa, depende que este maduro, mientras que en otros lugares de la República Mexicana la recolección se realiza de manera selectiva, es decir, prefieren los que tienen pulpa jugosa, son de mayor tamaño, dulzura o acidez, o alguna otra característica particular dependiendo del destino del producto (para mermeladas se prefieren agrios); en ocasiones se prefieren de cascara delgada para consumo directo o de cascara gruesa si se destinan al comercio, ya que esta característica los hacen resistentes a la pudrición y da mayor tiempo de anaquel (Casas *et al.*, 1997).

El aprovechamiento de los frutos, está ligado a la fenología de las especies, en el caso específico de las cactáceas columnares, la fenología reproductiva suele responder a las condiciones climáticas como presencia o ausencia de lluvias, una propiedad muy común en especies de climas estacionales (Pimienta-Barrios y Nobel, 1995). Gran parte de las especies de cactáceas columnares presentan una fenología floral unimodal con un pico máximo en la época de secas (Fleming *et al.*, 2001; Pavón y Briones, 2001; Petit, 2001). Esto acontece en *Stenocereus thurberi*, la cual muestra diferenciación en los tiempos y duración entre las poblaciones. La población costera, con clima relativamente más seco y fresco, presenta mayor duración del periodo reproductivo en comparación con las poblaciones de ambiente más húmedo y cálido, donde el periodo es más corto y probablemente uno de los motivos por los cuales se aprovechan los frutos de la especie en esos lugares, ya que la maduración

se da en un tiempo corto, ocasionando menor esfuerzo en la colecta. Respecto a la duración de la fenología reproductiva en el Desierto Sonorense, el comportamiento solo de la población costera presentó semejanza a lo descrito para poblaciones costeras del sur de Sonora por Bustamante y Búrquez (2008). Donde la misma especie presentó un periodo reproductivo más largo en esos sitios en comparación a los otros.

Se encontró que la producción de frutos en Plan de Guadalupe, fue mayor 2.5 y 4.2 veces en comparación a Buenavista y Las Cruces, respectivamente. Sin embargo, menor a lo reportado por Bustamante y Búrquez (2008) en poblaciones del sur de Sonora, con 120 frutos en promedio por planta en una estación. Los experimentos de exclusión, indican que la producción de frutos fue más constante en aquellos que fueron expuestos a la polinización nocturna (murciélagos) y con mayor fluctuación en los expuestos a polinizadores diurnos en los tres sitios de estudio, lo que difiere de lo reportado por Sahley (2001), para la misma especie en poblaciones costeras de Bahía de Kino, Sonora, donde la proporción de frutos producidos por la polinización por colibríes fue constante, mientras que la proporción de frutos producidos por la polinización por murciélagos varío. Para otras especies de cactáceas columnares como *Echinopsis terscheckii*, una especie endémica del norte de Argentina, también se reporta un sistema de reproducción generalista, donde polillas, abejas y aves son los principales visitantes florales diurnos, no obstante la producción de frutos es más baja con los polinizadores diurnos que con los nocturnos, siendo las polillas los polinizadores con mayor efectividad (Ortega-Baes *et al.*, 2010).

Los miembros de la familia Cactaceae son polinizados por animales, incluyendo insectos, aves y murciélagos, confirmando que varias especies tienen sistemas de polinización especializados, basados en relaciones fuertes entre rasgos florales y visitantes florales (Gibson y Nobel, 1986). Sin embargo, su efectividad puede variar tanto espacialmente como temporalmente. Por lo tanto, incluso cuando las características florales pueden indicar especialización, la mayoría de los sistemas de polinización son generalistas (Waser *et al.*, 1996; Ollerton *et al.*, 2009). La interacción que existe entre la planta y polinizador es recíproca, ya que existe un efecto del

polinizador sobre la planta y de ésta hacia el polinizador. Las características florales tales como el color, tamaño y forma, así como las recompensas ofrecidas por parte de la planta (polen, aceites, fragancias, resinas y néctar), están íntimamente relacionados con la atracción del polinizador, favoreciendo que la planta reciba o done polen cuando es visitada (Grajales-Conesa *et al.*, 2011). Estas interacciones están relacionadas con los llamados “síndromes de polinización” propuestos por van der Pijl (Faegri y van der Pijl, 1971), en los cuales grupos distintos de plantas convergen en un cierto tipo de flor y de recompensa adecuados a sólo un cierto tipo de polinizador.

La mayoría de los estudios realizados sobre la biología de la polinización de cactus columnares han demostrado que los murciélagos que se alimentan de néctar son los polinizadores más efectivos de varias especies (Nassar *et al.*, 1997; Fleming *et al.* 2001, 2009; Munguía-Rosas *et al.* 2009). El 70% de las especies se reportan que tienen polinización típica de murciélagos (Valiente-Banuet *et al.*, 1996). Las especies que presentan flores nocturnas son polinizadas no solo por murciélagos que se alimentan de néctar, sino también por esfíngidos (Fleming, 2001). Estos datos también son comparables a los descritos para *W. weberbaueri*, un cactus columnar de Perú que también está polinizado por murciélagos y colibríes (Sahley, 1996). Para *S. thurberi*, el visitante nocturno de mayor abundancia fue *Leptonycteris yerbabuena*, igual que lo reportado en el Desierto Sonorense por (Fleming *et al.*, 2001; Bustamante y Búrquez, 2010). Por otra parte, entre los visitantes diurnos que se le puede atribuir la reproducción de *S. thurberi* en nuestra investigación están las abejas y colibríes principalmente, faltando demostrar en futuras investigaciones quien tiene mayor efectividad. Algunos estudios han demostrado que las abejas pueden polinizar las flores de manera efectiva pero con una efectividad baja (Fleming, 1996). Esta diversidad de visitantes florales, diurnos y nocturnos, y su efectividad comparable convierte el sistema de polinización de *S. thurberi* en generalista en las poblaciones de Sinaloa.

La mayoría de las cactáceas columnares estudiadas han demostrado ser xenógamas con mecanismos de auto-incompatibilidad. Por lo tanto, en algunos casos podría existir una limitación en el movimiento y cantidad del polen debido a la variabilidad en la presencia de polinizadores específicos (Sahley, 2001). Las flores de las cactáceas, aun cuando son perfectas, generalmente 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). En este trabajo *S. thurberi* mostro que no presenta limitación de polen, sino de recursos en todos los sitios de estudio, además de corroborar en estas latitudes ser autoincompatible, como otras especies de cactáceas columnares, que al parecer es lo común (Bustamante y Búrquez, 2005).

## CAPÍTULO 6

### CONCLUSIONES

La pitaya dulce es una de las especies de plantas más representativas del norte de Sinaloa, que representa una estrecha relación con la mayoría de las personas de las comunidades rurales. En el capítulo 2 de la presente tesis se abordan temas relacionados a los usos y el aprovechamiento de la especie, teniendo como hipótesis principal que las comunidades del norte de Sinaloa se comportarían de manera similar a las comunidades del sur de Sonora en el uso de *S. thurberi*. Se pudo observar que la especie es utilizada en las comunidades, como combustible y materiales de construcción. Así mismo, el aprovechamiento de frutos frescos, son para autoconsumo, a diferencia de lo que se pensaba antes de iniciar el estudio, ya que existe la percepción que estos son recolectados para la venta. Solo una pequeña porción de las personas que se dedican a la recolección de frutos designan una cantidad para ese fin. La actividad comercial está más arraigada en comunidades que se encuentran ubicadas a la orilla de algún camino o carretera donde las personas ofrecen sus frutos a los automovilistas.

Se logró identificar que existe un gran potencial económico, si se iniciara una capacitación dirigida a los recolectores para que transformaran esos frutos en algún producto procesado como mermeladas, rollos deshidratados, dulces, pan con interior de pitaya, por mencionar algunos, y poder venderlos en otros lugares y en tiempos posteriores a la temporada reproductiva, como si ocurre con la pitaya sahuira (*Stenocereus montanus*) en el municipio vecino de Choix, donde aparte del autoconsumo y venta de frutos, recientemente se están procesando para la elaboración de nieve en la ciudad de Los Mochis.

En el capítulo 3 se abordan aspectos sobre la fenología reproductiva y estructura de tamaños de las plantas logrando observar que existe una diferencia marcada en la estructura de tamaños en el gradiente altitudinal (costa-valle-pie de montaña).

Además, se registró que existe una tendencia decreciente de la costa hacia el piedemonte en la duración y sincronía de la floración de las poblaciones. La población costera produce mayor número de estructuras reproductivas que las otras dos poblaciones, esto adjudicado al mayor número de tallos por individuo, por lo que la estructura de tamaños de la población puede jugar un rol importante en los patrones de floración y fructificación que se observan en las poblaciones. Así mismo, la variación en las condiciones ambientales en cada uno de los sitios, pueden también estar afectando los patrones observados, por lo que es necesario explorar estas otras variables para comprender mejor lo observado.

En el capítulo 4 se discuten aspectos sobre el sistema reproductivo, así como los principales visitantes de *S. thurberi*. Al igual que la mayoría de las especies de cactáceas columnares se comprobó que *S. thurberi* presenta un tipo de reproducción auto-incompatible, por lo que requiere el intercambio del polen de una planta a otra para permitir la fecundación y la formación de semillas viables. Por lo tanto, el éxito reproductivo depende fuertemente de sus polinizadores. Los experimentos de polinización demostraron que no existen diferencias entre tratamientos, y que, *S. thurberi* en el norte de Sinaloa presenta polinizadores nocturnos y diurnos, lo que la hace generalista, sin encontrar diferencias entre poblaciones. El principal visitante nocturno en las tres poblaciones fue el murciélago *Leptonycteris yerbabuena*, mientras que los visitantes diurnos más frecuentes fueron la abeja europea *Apis mellifera* y el colibrí *Amazilia violiceps*. Es importante recalcar, que a diferencia de otros estudios con cactáceas columnares del noroeste de México, se registró una especie de murciélago nectarívoro (*Choeronycteris mexicana*) que no había sido reportada como posible polinizador de *S. thurberi* en particular, o para otras especies en la región, aun cuando su distribución se sobrelapa con la de la mayoría de estas especies de cactáceas. Probablemente, aunque su distribución es muy amplia, esto se deba a que sus poblaciones son poco abundantes y no es común observarla, a diferencia de *L. yerbabuena*. *Choeronycteris mexicana* esta enlistada en la Norma Oficial Mexicana como amenazada y la IUCN la clasifica como casi amenazada (SEMARNAT, 2010; UICN, 2018).

## CAPÍTULO 7

### LITERATURA CITADA

- Alcorn, J.B. 1984. Huastec Mayan ethnobotany. University of Texas Press. Austin, Texas, E.U.
- Bravo-Hollis, H. 1978. *Las cactáceas de México*. Vol. I. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.
- Bravo-Hollis, H., y H. Sánchez-Mejorada. 1991. *Las cactáceas de México*. Vols. II Y III. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.
- Bustamante, E. y A. Búrquez. 2005. Fenología y Biología Reproductiva de las Cactáceas columnares. *Cactáceas y suculentas Mexicanas* 50 (3): 68-88.
- Bustamante, E y A. Búrquez. 2008. Effects of plant size and weather on the flowering phenology of the organ pipe cactus (*Stenocereus thurberi*). *Annals of Botany* 102(6):1019-1030.
- Bustamante E. A. Casas y A. Búrquez. 2010. Geographic variation in reproductive success of *Stenocereus thurberi* (CACATACEAE): effects of pollination timing and pollinator guild. *American Journal of Botany* 97(12): 2020-2030
- Carmona, A. R. 2001. Variación morfológica en poblaciones silvestres, manejadas y cultivadas de *Poleskia chichipe* en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Tesis de Maestría. Maestría en Ciencias Biomédicas. Universidad de Colima.
- Casas, A., A. Valiente-Banuet, J.L. Viveros, J. Caballero, L. Cortés, P. Dávila, R. Lirae y I. Rodríguez. 2001. Plant resources of the Tehuacán – Cuicatlán Valley, Mexico. *Economic Botany* 55(1): 129-166.
- Casas, A. B., Pickersgill, J. Caballero and A. Valiente-Banuet. 1997. Ethnobotany and domestication in xoconochtlí, *Stenocereus stellatus* (Cactaceae), in the Tehuacan Valley and La Mixteca Baja, México. *Economic Botany* 51(3):279-292.
- Casas, A., J. L. Viveros y J. Caballero. 1994. *Etnobotánica mixteca: sociedad, cultura y recursos naturales en la montaña de Guerrero*. INI/CONACULTA. México.
- Faegri, K. y L. van der Pijl. 1971. The principles of pollination ecology. Pergamosn Press. Oxford.
- Felger, R. S. y M. B. Moser. 1976. Seri indian food plants: desert subsistence without agricultura. *Ecology of Food and Nutrition* 5 (1): 13-27.
- Fleming T. H., C. Geiselman y W. J. Kress. 2009. The evolution of bat pollination: a phylogenetic perspective. *Annals of Botany* 104, 1017–1043.
- 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* 71:511-530.
- Fleming, T. H., M. D. Tuttle y M. A. Horner. 1996. Pollination biology and the relative importance of nocturnal and diurnal pollinators in three species of Sonoran Desert columnar cacti. *The Southwestern Naturalist* 41:257-269.
- Gibson, A. C. y P. S. Nobel. 1986. The cactus primer. Harvard University Press, Cambridge, M A, USA.

- Grajales–Conesa, J., V. Meléndez–Ramírez y L. Cruz–López. 2011. Aromas florales y su interacción con los insectos polinizadores. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82: 1356-1367.
- León de la Luz, J. L. y A. Valiente-Banuet. 1994. Las Cactáceas revisitadas: Un recurso natural diverso y predominantemente mexicano. *Ciencia y Desarrollo* 20 (117): 58-65.
- Luna-Morales, C. y J. R. Aguirre. 2001. Clasificación tradicional, aprovechamiento y distribución ecológica de la pitaya Mixteca en México. *Interciencia* 26 (1): 18-24.
- Munguía-Rosas, M. A., V. J. Sosa, M. M, y J. A. De-Nova. 2009. Specialization clines in the pollination System of agaves (Agavaceae) and columnar cacti (Cactaceae): A phylogenetically controlled meta-analysis. *American Journal of Botany* 96: 1887-1895.
- Nassar, J. M., N. Ramírez y O. Linares. 1997. Comparative pollination biology of venezuelan columnar cacti and the role of nectar-feeding bats in their sexual reproduction. *American Journal of Botany* 84:918-927.
- Ollerton, J., R. Alarcón, N. R. Waser, M. V. Price, S. Watts, L. Cranmer, A. Hingston, C. I. Peter y J. Rotenberry. 2009. A global test of the pollination syndrome hypothesis. *Annals of Botany* 103: 1471–1480.
- Ortega-Baes, P., M. Saravia, S. Súhring, H. Godínez-Alvarez y M. Zamar. 2010. Reproductive biology of *Echinopsis terscheckii* (Cactaceae): the role of nocturnal and diurnal pollinators. *Plant ecology* 13: 33-40.
- Orozco, U. C. 2007. El pitayo (*Stenocereus thurberi*) un elemento de Conservación y Sustentabilidad. Centro de estudios superiores del estado de Sonora. Tesis de Licenciatura. 89 pp.
- Pavón, N. P. y O. Briones. 2001. Phenological patterns of nine peremial plants in an intertropical semi-arid Mexican scrub. *Journal of Arid Environments*. 49:265-277.
- Petit, S. 2001. The reproductive phenology of three sympatric species of columnar cacti on Curaçao. *Journal of Arid Environments* 49:521-531.
- Pimienta-Barrios, E. y P. S. Nobel. 1995. Reproductive characteristics of pitayo (*Stenocereus queretaroensis*) and their relationships with soluble sugars and irrigation. *Journal of the American Society of Horticultural Science* 120:1082-1086.
- Reyes-García, V., V. Valdez, E. Byron, R. Godoy, L. Apaza, E. Pérez y T. Huanca. 2004. El conocimiento etnobotánico de los tsimane'. *Scientific American* 18: 46-54.
- Sahley, C. 2001. Vertebrate pollination, fruit production, and pollen dispersal of *Stenocereus thurberi* (Cactaceae). *The Southwestern Naturalist* 46(3): 261-271.
- Sahley, C. T. 1996. Bat and hummingbird pollination of an autotetraploid columnar cactus, *Weberbauerocereus weberbaueri* (Cactaceae). *American Journal of Botany*. 83(10):1329-1336.
- Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección Ambiental-Especies Nativas de

- México de Flora y Fauna Silvestres-Categorías de Riesgo y Especificaciones para su Inclusión, Exclusión o Cambio-Lista de Especies en Riesgo.
- Semotiuk, A. J., P. Colunga-García Marín, D. Valenzuela Maldonado y E. Ezcurra. 2017. Pillar of strength: Columnar cactus as a key factor in Yoreme heritage and wildland preservation. *Ambio* 47: 86–96.
- Smith, C. E. 1967. *Plant remains*. Pp. 220-225. En: Byers, D.S. (Ed.). The prehistory of the Tehuacán valley. Volumen 1. Environment and subsistence. University of Texas Press. Austin, E.U.
- Villalobos, S., O. Vargas y S. Melo. 2007. Uso, Manejo y Conservación de “yosú”, *Stenocereus griseus* (Cactaceae), en la Alta Guajira Colombiana. *Acta biológica Colombiana* 12 (1): 99-112.
- Waser, N. M., L. Chittka and M. V. Price. 1996. Generalization in pollination Systems, and why it matters. *Ecology* 77: 1043-1060.
- Yetman, D. 1998. *Scattered Round Stones*. University of Arizona Press. Tucson.
- Yetman, D., y T. R. Van Devender. 2002. *Mayo ethnobotany: land, history, and traditional knowledge in northwest Mexico*. University of California Press. California. 359 pp.

#### SITIOS DE INTERNET

<http://www.iucnredlist.org>