

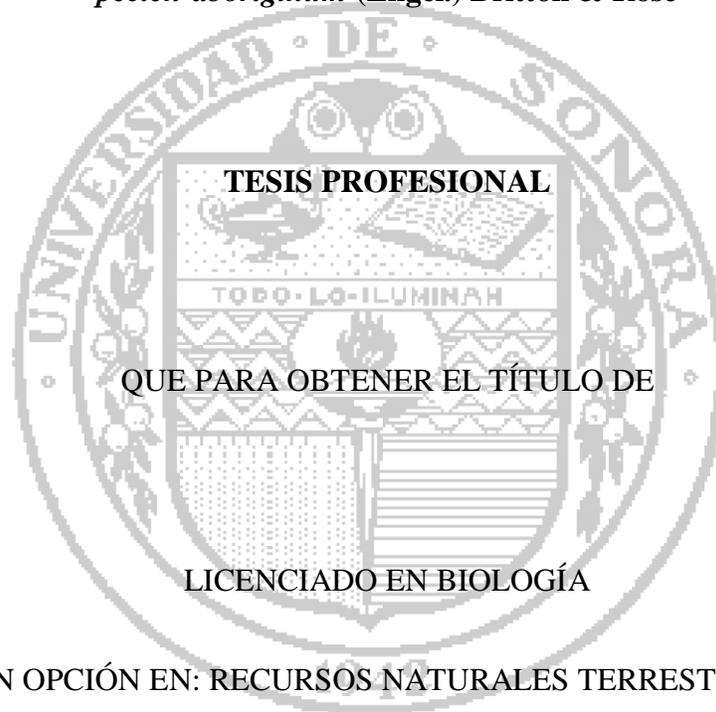
# UNIVERSIDAD DE SONORA

DIVISIÓN DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD

DEPARTAMENTO DE INVESTIGACIONES CIENTÍFICAS Y TECNOLÓGICAS

**ORIENTACIÓN DE LAS FLORES EN *Pachycereus***

***pecten-aboriginum* (Engel.) Britton & Rose**



CON OPCIÓN EN: RECURSOS NATURALES TERRESTRES

PRESENTA:

ILEEM AGUILAR GASTELUM

Hermosillo, Sonora, México

Diciembre de 2012

# Repositorio Institucional UNISON



**"El saber de mis hijos  
hará mi grandeza"**



Excepto si se señala otra cosa, la licencia del ítem se describe como openAccess

## **APROBACIÓN**

Los miembros del Jurado designado para revisar la Tesis Profesional de Ileem Aguilar Gastelum la han encontrado satisfactoria y recomiendan que sea aceptada como requisito parcial para obtener el Título de Licenciado en Biología con Opción en (Recursos Terrestres).

---

Dr. Francisco Molina Freaner  
Director de tesis

---

Dr. Alejandro E. Castellanos Villegas  
Sinodal Secretario

---

M.C. Mirna Valenzuela Islas  
Sinodal

---

M. C. Gilberto Solís Garza  
Suplente

## DEDICATORIA

Dedico mi trabajo a las personas que han estado de manera constante en mi vida, haciendo que a pesar de las buenas y malas, me encuentre al pie del cañón, apoyándome y dándome palabras alentadoras para que logre alcanzar los objetivos y metas que durante mi vida he establecido. Especialmente a mis padres, que son las principales personas que me han impulsado y guiado para forjar un futuro prometedor, luchando por darme siempre lo mejor sin esperar nada a cambio, yo con esto les quiero regresar un poco de lo que ellos han hecho y que se den cuenta que todo ese esfuerzo no ha sido en vano, éste trabajo es solo una pequeña muestra de lo mucho que les agradezco por la educación que me han brindado. Sin ustedes no habría podido lograr que este día fuera posible.

A las personas que están, y a las que ya se fueron, que han compartido su tiempo, su amor, sus conocimientos y sobre todo su compañía.

Gracias a cada una de las personas que participaron en éste trabajo realizado, que invirtieron su tiempo y sus conocimientos para ayudarme a completar mi proyecto de tesis.

A mis abuelos, por darme a estos padres tan maravillosos que me han brindado siempre lo mejor que han podido, por enseñarme el valor de la vida y de las cosas, que me han ayudado a levantarme cuando me he caído y a caminar de la mano conmigo en este largo recorrido que aún no termina y han sido tan pacientes, viéndole siempre el lado positivo a las cosas y dando siempre lo mejor tratado de entenderme.

A mi familia por la confianza y consejos que me han brindado, siempre demostrándome todo su cariño incondicional, que aunque a veces las palabras faltan las acciones hablan. A mis hermosos ahijados.

A mi querido maestro y casi padre Francisco Molina Freaner quien me ha brindado su apoyo incondicional y ha compartido sus conocimientos y experiencia conmigo, así como la dedicación y entrega a nuestro trabajo. Por su tiempo compartido y por impulsar el desarrollo de muchos estudiantes como yo en mi formación profesional.

También a aquellos maestros que con sus enseñanzas han dejado un poco de conocimiento en cada uno de sus estudiantes sembrándonos una motivación para crecer de manera profesional y personal.

A mis amigos Fernanda, Giovanna, Oscar, Gabriel, Gert, Lastra y Chuy... siempre recordare todos los consejos y los momentos inolvidables que vivimos durante la carrera, que muchos de ellos quisiera repetir.

## AGRADECIMIENTOS

Gracias a la Universidad de Sonora y al Instituto de Ecología por ser como mi segunda casa, por sus atenciones, su flexibilidad y disposición para el uso de laboratorio, equipos y demás que sirvieron para poder desarrollar y culminar mi trabajo de investigación. Al Departamento de Investigaciones Científicas y Tecnológicas por el apoyo durante la carrera.

A mi tutor Dr. Francisco Molina F. por sus enseñanzas que siempre tendré presentes, por su paciencia infinita de no dejarme caer y darme la suficiente fuerza de continuar, sus consejos académicos los cuales se vieron reflejados tanto profesionalmente como personalmente y se lo agradezco, sus conocimientos y toda la confianza puesta en mí. Usted ha sido una clave en mi vida profesional. No pude escoger mejor tutor.

A mis compañeros de campo Alina y José Martínez que me apoyaron a cada momento, dedicando junto conmigo a este trabajo, mis salidas de campo fueron muy agradables y ustedes hicieron que aunque las condiciones fueran difíciles las hicieron más ligeras. Gracias a ustedes y a su disposición mi trabajo tuvo éxito.

A la Dra. Clara Tinoco por su apoyo incondicional, por sus consejos y su amabilidad.

A mis sinodales que han tomado parte de su tiempo para revisar mi trabajo, escucharme y corregirme cuando lo necesito, además de ser mis sinodales también fueron mis maestros, a quienes les debo gran parte de mi formación académica y parte de muchas decisiones que me han orientado a tomar con sus conocimientos y sus enseñanzas, han sido como una guía para poder elegir el camino que debo tomar y saber para donde se inclinan mis intereses.

## CONTENIDO

	Página
<b>INDICE DE TABLAS</b>	vii
<b>INDICE DE FIGURAS</b>	viii
<b>RESUMEN</b>	x
<b>I. INTRODUCCIÓN</b>	1
<b>II. ANTECEDENTES</b>	3
II. 1. Biodiversidad	3
II. 2. Intercepción de radiación fotosintéticamente activa por tallos columnares	5
II. 3. Orientación de las flores en cactáceas columnares	6
II. 4. Potencial reproductivo	8
<b>III. JUSTIFICACIÓN</b>	11
<b>IV. HIPÓTESIS</b>	12
<b>V. OBJETIVOS</b>	13
V. 1. Objetivo general	13
V. 2. Objetivos específicos	13
<b>VI. METODOLOGÍA</b>	14
VI. 1. <i>Pachycreus pecten-aboriginum</i>	14
VI. 2. Poblaciones estudiadas	15
VI. 3. Orientación de las flores	18
VI. 4. Caracterización de la radiación fotosintéticamente activa y temperatura de las costillas con diferente orientación	18
VI.5. Análisis de datos	19

<b>VII. RESULTADOS</b>	20
VII. 1. Características de las plantas de cada población	20
VII. 2. Orientación de las flores en <i>Pachycereus pecten-aboriginum</i>	21
VII. 3. Potencial reproductivo de las flores para diferente orientación	23
VII. 4. Intercepción de radiación fotosintéticamente activa y temperatura de las costillas de diferente orientación	25
VII. 4.1. Intercepción de RFA para diferentes orientaciones durante 2 días en <i>Pachycereus pecten-aboriginum</i> .	26
VII. 4.2. Comparación de temperaturas presentadas para costillas con diferentes orientaciones en <i>Pachycereus pecten-aborigen</i> .	28
<b>VIII. DISCUSIÓN</b>	30
<b>IX. CONCLUSIONES</b>	34
<b>X. LITERATURA CITADA</b>	35

## ÍNDICE DE TABLAS

Tabla		Página
Tabla I	Características de las plantas para cada población: Masiaca y Rancho El Diamante	20

## ÍNDICE DE FIGURAS

Figura		Página
1	Radiación interceptada por diferentes costillas de tallos columnares según la latitud y la estación del año.	10
2	Distribución de <i>Pachycereus pecten-aboriginum</i> en Sonora (modificado de Turner et al., 1995).	14
3	Área de estudio: Masiaca y Rancho El Diamante.	16
4	Imagen del Rancho El Diamante	17
5	Flores y botones de <i>Pachycereus pecten-aboriginum</i> .	17
6	Distribución de las estructuras reproductivas de las plantas de <i>Pachycereus pecten-aboriginum</i> de la población del Rancho El Diamante.	22
7	Distribución de las estructuras reproductivas de las plantas de <i>Pachycereus pecten-aboriginum</i> de la población de Masiaca.	22
8	Promedio de número de óvulos en flores con diferente orientación en la población de <i>Pachycereus pecten-aboriginum</i> para Rancho El Diamante	23
9	Relación entre el número de óvulos por ovario y la longitud del ovario en flores de <i>P. pecten-aboriginum</i> .	24

Figura		Página
10	Incidencia de radiación fotosintéticamente activa en <i>Pachycereus pecten-aboriginum</i> en un día soleado.	26
11	Incidencia de radiación fotosintéticamente activa en <i>Pachycereus pecten-aboriginum</i> en un día nublado.	26
12	Intercepción promedio de RFA durante los días de estudio expresada en moles por metro cuadrado por día.	27
13	Comparación de temperaturas presentadas para costillas con diferentes orientaciones en <i>Pachycereus pecten-aboriginum</i> en un día soleado.	28
14	Comparación de temperaturas presentadas para costillas con diferentes orientaciones en <i>Pachycereus pecten-aborigen</i> en un día nublado.	29

## RESUMEN

Una de las características principales que distingue a las angiospermas es que algunas de ellas presentan heliotropismo, muchas especies han modificado la orientación en las flores para alcanzar mayor éxito reproductivo y se ha atribuido éste fenómeno a factores bióticos. Este trabajo de investigación tiene como objetivo principal determinar si las flores de *Pachycereus pecten-aboriginum* tienen una orientación determinada y significativa o se distribuyen de manera uniforme alrededor de los tallos. También se explora si existe una correlación entre la interceptación de radiación fotosintéticamente activa (RFA) y la temperatura que experimentan las costillas con la época de producción de flores. El estudio se realizó en dos áreas del estado de Sonora: Masiaca y Rancho El Diamante. Se eligieron plantas al azar de cada población y se hicieron mediciones de la altura de la planta, el número de ramificaciones, el número de costillas y de estructuras reproductivas por tallo, así como la posición (azimut) de las flores en los tallos. Se seleccionó una planta del Rancho El Diamante, a la cual se le colocaron sensores con diferente orientación en el tallo para medir luz (radiación fotosintéticamente activa, RFA) y temperatura. La mayor parte de las estructuras reproductivas se produjeron entre los 90° y 270° de azimut. La prueba de Rayleigh mostró que las estructuras reproductivas de las dos poblaciones tienen una orientación significativamente diferente al azar. La dirección media y la desviación estándar circular fue de  $194.2^\circ \pm 61.8^\circ$  en Masiaca y  $191.5^\circ \pm 69.7^\circ$  en Rancho El Diamante. Las mediciones de luz muestran que la superficie del lado sur recibe mayores niveles de RFA y experimentan mayor temperatura que la superficie del tallo del lado norte. Los datos sobre el número de óvulos por flor de diferente orientación no mostraron evidencia de que las flores orientadas al sur tengan mayor potencial reproductivo. Los datos muestran que *Pachycereus pecten-aboriginum* tiene una marcada tendencia a producir sus flores en las costillas orientadas al sur, donde los tallos interceptan más luz y experimentan mayor temperatura.

## I. INTRODUCCIÓN

Las angiospermas se distinguen del resto de las plantas terrestres por poseer flores. Este linaje de plantas muestra una gran diversidad en el tamaño, forma, longevidad, color y disposición espacial de sus flores (Willmer, 2011). El tamaño varía desde menos de 1 mm para las flores de *Wolffia* hasta un poco más de un metro para el caso de las flores de *Rafflesia* (Bowman 1997). El tiempo que permanecen abiertas (longevidad) varía desde unas horas hasta cerca de un mes (Primack, 1985). Estas estructuras reproductivas pueden producirse de manera solitaria o agrupadas en inflorescencias, pueden tener una orientación fija o tener movimientos diurnos o estacionales (Willmer, 2011). Esta gran diversidad de los atributos florales de las angiospermas es posible que este relacionada con factores bióticos (polinizadores) y abióticos (temperatura, radiación solar) del ambiente donde viven.

Varios estudios han documentado que la orientación de las flores puede ser una respuesta adaptativa a factores bióticos. Por ejemplo, *Commelina communis*, tiene flores que de manera natural se disponen horizontalmente (Ushimaru et al., 2009). La modificación experimental del ángulo de sus flores hace que los polinizadores la visiten menos, disminuya la transferencia de polen entre plantas y por tanto se reduce la producción de semillas. Estos resultados han sido interpretados como evidencia de que en esta especie, las flores horizontales son reconocidas con mayor facilidad por los polinizadores y por tanto se ejerce una selección a favor de esta orientación (Ushimaru et al., 2009). Las flores de varias hierbas que habitan el piso de bosques en laderas con pendientes muy pronunciadas, tienen una orientación preferencial hacia la parte inferior de la ladera (Ushimaru et al., 2006). Al modificar experimentalmente la orientación de las flores de *Erythronium japonicum*, se detectó una menor visita de polinizadores y una reducción en la producción de semillas. Estos autores concluyeron que la atracción a los polinizadores es mayor en flores orientadas hacia la parte baja de la ladera y que la interacción con los polinizadores es la responsable de la orientación de estas flores (Ushimaru et al., 2006).

Otros estudios han mostrado que los factores abióticos juegan un papel importante en la orientación de las flores. Por ejemplo, durante la antesis, las flores de *Anisodus luridus* son

colgantes; es decir se orientan hacia el suelo (Wang et al., 2010). Al modificar el ángulo de estas flores (volverlas erectas), estos autores encontraron que la lluvia lava el estigma y reduce el número de granos de polen depositados en la flor. También encontraron que la germinación del polen en estigmas de flores erectas se reduce debido a la exposición directa a la radiación solar. Estos resultados llevaron a estos autores a concluir que en ambientes donde las flores están sujetas a lluvias frecuentes o niveles elevados de radiación solar, las flores colgantes pueden tener ventajas adaptativas sobre las flores erectas (Wang et al., 2010).

Varias familias de angiospermas como la Ranunculaceae, Asteraceae, Rosaceae, Convolvulaceae y Papaveraceae tienen flores que muestran movimientos diurnos y/o estacionales (Patiño et al., 2002, Zhang et al., 2010). Este fenómeno se conoce como heliotropismo floral y su significado ecológico ha sido estudiado con mayor detenimiento en ambientes fríos como los ecosistemas alpinos (Zhang et al., 2010). En estos ambientes, las flores que tienen movimientos que siguen al sol, alcanzan temperaturas más adecuadas para la germinación del polen y crecimiento del tubo polínico que las flores a las que experimentalmente no se les permite tener estos movimientos (Zhang et al., 2010). Además, las flores con movimientos reciben más visitas de los polinizadores (Kevan, 1975) y tienen mayor éxito reproductivo (Zhang et al., 2010). Estos resultados parecen indicar que el heliotropismo floral es adaptativo en ambientes fríos. En ambientes más cálidos, las flores de varias especies de la familia Convolvulaceae no mostraron evidencia de movimientos diurnos pero sí de movimientos estacionales (Patiño et al., 2002). En estos ambientes las flores de las Convolvulaceas no requieren de orientarse diariamente hacia el sol para alcanzar temperaturas óptimas (Patiño et al., 2002). En estas especies se ha detectado que las corolas juegan un papel importante en la termorregulación y el mantenimiento de la temperatura de la flor (Patiño y Grace, 2002).

En el caso de las flores de algunas cactáceas columnares se ha documentado que las flores muestran una orientación ecuatorial y se ha postulado que la orientación está estrechamente relacionada con la intercepción de radiación fotosintéticamente activa (Tinoco-Ojanguren y Molina-Freaner, 2000). En este trabajo se describe la orientación de las flores de la cactácea *Pachycereus pecten-aboriginum* y se estudia su posible correlación con la intercepción de luz de los tallos.

## **II. ANTECEDENTES**

### **II.1. Biodiversidad**

La conservación de la diversidad biológica es uno de los objetivos más importantes de la biología de la conservación. La definición de la diversidad biológica o biodiversidad que propone el World Wildlife Fund (1989) es: la riqueza de la vida sobre la Tierra, los millones de plantas, animales y microorganismos, los genes que contienen y los intrincados ecosistemas que contribuyen a construir en el medio natural (Primack-Ros, 2002).

La diversidad biológica está determinada por diferentes factores tales como la productividad primaria, la radiación solar, la estacionalidad del clima y la altitud entre otros. Estos factores operan a diferentes escalas espaciales y temporales, produciendo patrones globales y regionales de biodiversidad. Uno de los patrones de biodiversidad mejor conocidos es el gradiente latitudinal, en el que la riqueza de especies disminuye gradualmente desde el ecuador hacia los polos (Espinosa-Ocegueda, 2008).

Uno de los factores asociados a la productividad y diversidad biológica de los ecosistemas es la radiación solar incidente sobre nuestro planeta. La radiación solar tiende a ser mayor en las regiones tropicales que en las regiones polares debido a que a mayor latitud la radiación impacta contra la superficie en un ángulo más pronunciado y se dispersa la luz del sol en un área más amplia. Además la radiación que penetra en la atmósfera con un ángulo más inclinado tiene que atravesar una capa de aire gruesa encontrando más partículas en la atmósfera que la reflejan y provoca que las temperaturas tiendan a oscilar menos en los trópicos y exhibir mayor fluctuación estacional en los polos. La inclinación de la tierra, provoca que diferentes regiones tengan estacionalidades diferentes dando como resultado variación en las temperaturas y las precipitaciones. Estos procesos provocan que las temperaturas sean más cálidas en los trópicos y más frías hacia los polos (Smith y Smith., 2007).

México, cuenta con una biodiversidad muy extensa, lo cual hace de éste un país mega diverso en flora y fauna, expresado como un complejo mosaico de distribución de especies y ecosistemas (Espinosa-Ocegueda, 2008). Esta complejidad biológica está relacionada con la gran heterogeneidad del medio físico mexicano (Espinosa-Ocegueda, 2008), como resultado

de la historia geológica, topográfica y climática que ha permitido el desarrollo de la gran variedad y riqueza de formas de vida que encontramos.

La forma del territorio y los sistemas montañosos que están presentes, la acción de los vientos alisos y la oscilación estacional del cinturón tropical de alta presión contribuyen a un patrón climático tan diverso que, al aplicar cualquier sistema de clasificación, todos los climas quedan representados en el país (Espinosa-Ocegueda, 2008). Estas tendencias climáticas y la variedad del medio físico ha permitido el desarrollo de diversas especies.

México cuenta con una gran diversidad de ecosistemas y especies; sin embargo, se desconoce el número exacto de especies, ya que el registro de especies aumenta cada vez debido a nuevos descubrimientos y hallazgos por los científicos. Se estima que el número total de especies en todo el mundo es de aproximadamente 1, 750, 000 (Molina-Freaner, 2010), dentro de las cuales se incluyen flora y fauna. México ocupa el cuarto lugar global en riqueza biológica, ya que sustenta entre el 10 y 12% de biodiversidad del planeta (Molina-Freaner, 2010) con un número total de 64, 878 especies conocidas (Ramírez et al., 1999). De este número, se han descrito 23, 424 especies de plantas, 361 especies de anfibios, 804 de reptiles y 535 de mamíferos (Molina-Freaner, 2010). Un porcentaje grande de las especies que encontramos en nuestro país son endémicas, es decir, se distribuyen solo en México.

Sonora cuenta con aproximadamente 3, 652 taxones de plantas de las cuales 3, 230 son nativas (Van Devender et al., 2010). Las familias más importantes son las Asteraceae, Poaceae y Fabaceae; sin embargo, otras familias como las Cactaceae también sobresalen en el estado reflejando el ambiente árido del Desierto Sonorense y del Desierto Chihuahuense (Van Devender et al., 2010).

La familia de las Cactáceas tienen aproximadamente 100-110 géneros y probablemente más de 1, 800 especies (Anderson, 2001). México contiene al menos 51 géneros y 850 especies (Arias, 1993). Se pueden clasificar en columnares, globosas, toneliformes, arbustivas, trepadoras y tipo cholla o nopal. Las tribus Cacteae y Pachycereeae incluyen las especies columnares que están distribuidas en Norteamérica. La tribu Pachycereeae tiene un amplio rango de distribución, algunas de las especies se localizan en México con pocas especies en Guatemala y en el suroeste de Estados Unidos. Esta tribu incluye 58 especies en 13 géneros (Van Devender, 2002).

Dentro de esta tribu encontramos géneros representativos como *Backebergia*, *Bergerocactus*, *Carnegiea*, *Escontria*, *Metrocereus*, *Neobuxbaumia* (9 especies), *Pachycereus* (7 especies) y *Stenocereus* (22 especies) (Van Devender, 2002).

Para nuestro estado se han registrado 98 especies de cactus (Paredes-Aguilar et al., 2000), de las cuales 9 especies son columnares: *Carnegiea gigantea*, *Lophocereus schottii*, *Pachycereus pecten-aboriginum*, *Pachycereus pringlei*, *Pilosocereus alensis*, *Stenocereus alamosensis*, *S. gummosus*, *S. montanus*, y *S. thurberi* (Van Devender, 2002).

## **II.2. Intercepción de radiación fotosintéticamente activa por tallos columnares**

Los tallos de especies de cactáceas columnares son de crecimiento vertical y la incidencia de radiación fotosintéticamente activa (RFA) en este tipo de superficies no se encuentra distribuida de manera uniforme entre las diferentes costillas del tallo. En este tipo de tallos verticales, la radiación que incide en las costillas es menor comparativamente que la que incide en superficies horizontales (Nobel, 1988). Por otra parte, en las regiones subtropicales del hemisferio norte y sur, en este tipo de tallos columnares, las costillas reciben mayor radiación fotosintéticamente activa en el lado ecuatorial que en el lado orientado hacia los polos (Nobel, 1988).

La radiación interceptada por las diferentes costillas de los tallos columnares varía con la latitud y la estación del año (Nobel, 1988). Durante el solsticio de verano las superficies orientadas hacia el norte y este-oeste reciben más de  $20 \text{ mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$  para latitudes entre  $0-20^\circ$ , mientras que las superficies orientadas hacia el sur reciben menos  $20 \text{ mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$  (Figura 1). En cambio a más de  $30^\circ$  de latitud las superficies orientadas hacia el sur y este-oeste reciben más de  $20 \text{ mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ , mientras que las orientadas hacia el norte reciben menos de  $20 \text{ mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$  (Figura 1). Durante el equinoccio, para todas las latitudes la orientación norte recibe menos de los  $10 \text{ mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ , mientras que las costillas orientadas hacia el sur reciben menos de  $20 \text{ mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$  en latitudes de  $0-20^\circ$  y en latitudes mayor a los  $30^\circ$  reciben más de  $30 \text{ mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$  (Figura 1). Para el solsticio de invierno, las superficies orientadas hacia el norte reciben menos de  $10 \text{ mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$  para todas las latitudes. En cambio las superficies orientadas hacia el sur reciben más de  $30 \text{ mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$  entre los  $0-30^\circ$

de latitud. Esta asimetría en la intercepción de RFA esta asociada a la producción de flores de algunas especies (Nobel, 1988).

En *Pachycereus pringlei* se ha detectado que las flores se producen principalmente en el lado ecuatorial, lo cual está asociado a las costillas que reciben mayor radiación fotosintéticamente activa (Tinoco-Ojanguren y Molina-Freaner, 2000). Sin embargo, existen muy pocos estudios que documenten la orientación de las flores de cactáceas columnares y su asociación con la intercepción de luz. En éste trabajo exploramos la orientación de las flores en una especie que no ha sido estudiada previamente: *P. pecten-aboriginum*.

### II.3. Orientación de las flores en cactáceas columnares

Las flores de las cactáceas columnares pueden producirse en el ápice del tallo como en el caso de *Carnegiea gigantea* (Johnson, 1924), a lo largo de las costillas en una posición lateral como en *Pachycereus pringlei*. (Tinoco-Ojanguren y Molina-Freaner., 2000) o en estructuras especializadas como el pseudocefalio (Valverde et al., 2007). El pseudocefalio es una estructura donde se producen las flores como en el caso de *Cephalocereus columna-trajani*, cactácea columnar del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, México. El pseudocefalio de *C. columna-trajani* se orienta principalmente hacia el norte (Zavala-Hurtado et al., 1998).

Diversos estudios han demostrado que la orientación del pseudocefalio de esta especie minimiza el calentamiento durante los períodos de estrés relacionado a luz y temperatura, protegiendo las estructuras reproductivas de sobrecalentamiento y exceso de evotranspiración durante la floración en la temporada seca (Zavala- Hurtado et al., 1998, Valverde et al., 2007).

La orientación de las flores de las cactáceas columnares de Norte y Sud América, ha sido poco estudiadas. Solo existe como antecedente dos estudios en el Desierto Sonorense y uno en el Valle de Tehuacán en México, así como un estudio en Sudamérica. Para el caso del Desierto Sonorense, se ha estudiado a *Carnegiea gigantea* y *Pachycereus pringlei*, donde se ha tomado en cuenta a factores abióticos (radiación fotosintéticamente activa, temperatura) como los posibles determinantes de la orientación de sus flores. Para el caso de *Carnegiea gigantea*, el estudio de Johnson (1924) mostró que ésta especie presenta flores apicales con orientación hacia el lado este, que intercepta más luz y experimenta temperaturas más cálidas.

En el caso de las cactáceas columnares sudamericanas, los escasos estudios que se han hecho han mostrado que estas presentan patrones similares de orientación en las flores, solo que en este caso la orientación ecuatorial es hacia el lado norte, como *Trichocereus chilensis* y *Eulychnia castanea* (Rundel, 1974). Para estas especies de Sudamérica, el promedio de la orientación de las flores fue de 15° y 45° NW, respectivamente.

Para el caso de *Pachycereus pringlei*, el estudio de Tinoco-Ojanguren y Molina-Freaner (2000) muestra que las flores se producen principalmente en las costillas orientadas hacia el sur, con un promedio de orientación de 190°. Estos autores documentaron que la RFA y la temperatura de las costillas mostraron valores más altos en las costillas del sur y encontraron una correlación entre la RFA, la temperatura y la orientación de las flores.

Una de las hipótesis planteadas para explicar la orientación ecuatorial de las flores en cactus columnares propone que la mayor intercepción de la radiación fotosintéticamente activa provoca una mayor ganancia de CO<sub>2</sub> y una temperatura del tallo más propicia para la inducción de las areolas a producir flores, como el mecanismo que determina la orientación de las flores (Tinoco-Ojanguren y Molina-Freaner, 2000).

Para el caso de los cactus del hemisferio norte, probablemente las costillas que se encuentren orientadas hacia los polos estén limitadas por baja intercepción de RFA y la ganancia de carbono sería mínima. En contraste, las costillas orientadas hacia el sur, este y oeste, interceptan mayores niveles de RFA y alcanzan tasas más altas de ganancia de carbono (Tinoco-Ojanguren y Molina-Freaner, 2000). Así, al estar expuestas a mayores niveles de RFA, mayor temperatura y mayor ganancia de carbono, las areolas de las costillas orientadas hacia el ecuador se inducen a producir flores. Probablemente las costillas que se encuentren orientadas hacia los polos estén limitadas por baja intercepción de la radiación y la ganancia de carbono.

Nobel (1988) ha descrito los patrones de fijación nocturna de CO<sub>2</sub> en especies con metabolismo fotosintético tipo CAM. En las cactáceas y agaváceas que han sido estudiadas, el punto de compensación de luz se alcanza a los 5 mol m<sup>-2</sup> día<sup>-1</sup> y el punto de saturación se alcanza a los 20-30 mol m<sup>-2</sup> día<sup>-1</sup> (Nobel, 1988). De acuerdo a los patrones de intercepción de RFA que se ha documentado para columnares del hemisferio norte, las costillas del sur reciben valores cercanos al punto de saturación, mientras que las costillas del norte reciben valores

cercanos al punto de compensación (Tinoco-Ojanguren y Molina-Freaner, 2000). Por esta razón, se estima las costillas del sur disponen de más recursos para florecer mientras que las costillas del norte no disponen de recursos suficientes para florecer.

Estos estudios previos muestran que algunas cactáceas columnares muestran orientación ecuatorial de sus flores. Este patrón de orientación esta correlacionado con la intercepción de RFA. Sin embargo, no se sabe que tan general es este patrón de orientación entre las columnares debido a que muy pocas especies han sido estudiadas. Otra de las especies del estado de Sonora que produce flores en una posición lateral a lo largo de las costillas es *Pachycereus pecten-aboriginum*. Esta especie esta cercanamente relacionada con *P. pringlei*, la especie previamente estudiada (Tinoco-Ojanguren y Molina-Freaner 2000) y que muestra orientación de sus flores hacia el sur. Sin embargo, se desconoce si *P. pecten-aboriginum* muestra un patrón similar al de *P. pringlei*. En este trabajo se pretende describir la orientación de las flores en una especie que no ha sido estudiada previamente y explorar si sus flores tienen orientación ecuatorial.

#### **II.4 Potencial reproductivo**

Se desconoce que consecuencias reproductivas tiene que los cactus columnares produzcan flores con diferente orientación. Es decir, si el éxito reproductivo de las flores varía con la orientación. Este problema solo ha sido estudiado en *Pachycereus weberi*, una cactácea columnar del Valle de Tehuacán- Cuicatlán (Figuroa-Castro y Velarde 2011). Estos autores postulan que dado que los tallos de las columnares interceptan diferentes niveles de RFA en las costillas con diferente orientación, uno esperaría que la disponibilidad de recursos y la fecundidad de las flores fuera mayor en las costillas orientadas hacia el sur (Figuroa-Castro y Velarde, 2011).

En el caso de *Pachycereus weberi*, las estructuras reproductivas se encuentran distribuidas en todas direcciones del tallo; sin embargo, la mayor parte de ellas se producen en el lado sur y sureste (Figuroa-Castro y Velarde 2011) postularon que las estructuras reproductivas del sur son más exitosas que las del norte. Ellos midieron la producción de óvulos, el número y peso de las semillas para estimar si el éxito reproductivo varía según la

orientación de las flores de *Pachycereus weberi*. Los resultados muestran que las flores orientadas hacia el sureste producen mayor número de óvulos ( $1376.5 \pm 87.96$ ) que las flores dirigidas hacia el noreste ( $1016.77 \pm 73.68$ ). De igual manera, el número de semillas por fruto fue mayor en el sureste ( $895.92 \pm 48.55$ ) y en el noreste ( $712.82 \pm 52.03$ ). Finalmente, estos autores encontraron que las semillas provenientes de flores del sureste fueron más pesadas (Figuroa-Castro y Velarde, 2011).

Los resultados de este estudio con *Pachycereus weberi* muestra que la incidencia de RFA afecta el éxito reproductivo de las flores. En esta especie, las flores dirigidas hacia el sureste producen mayor número de óvulos, y los frutos provenientes de ellas producen más semillas y de mayor peso que los frutos provenientes de flores del noreste. Sin embargo, se desconoce que tan general es este fenómeno y si otras especies de cactus columnares presentan un patrón similar.

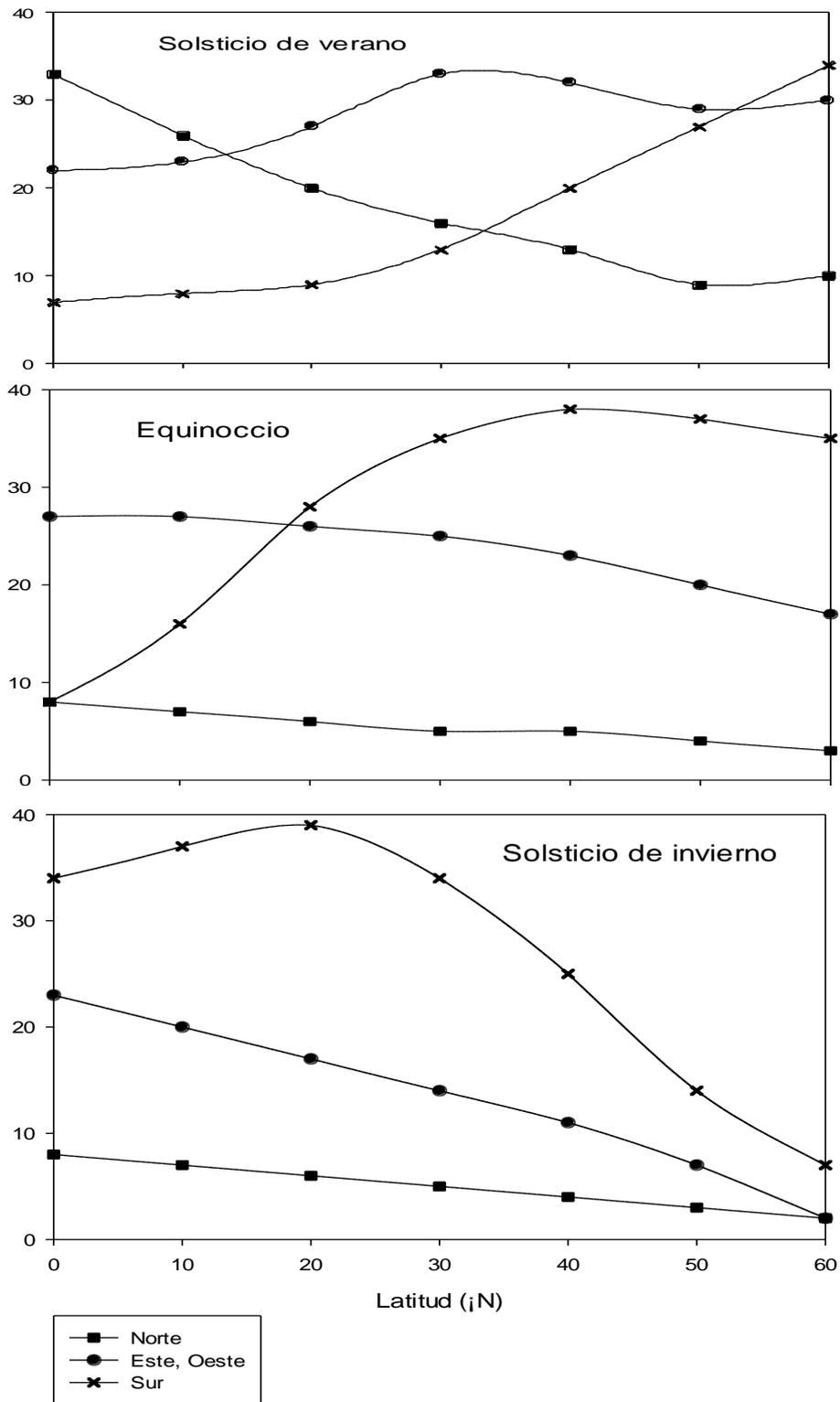


Figura 1. Radiación interceptada por diferentes costillas de tallos columnares según la latitud y la estación del año (Nobel, 1988)

### **III.JUSTIFICACIÓN**

Nuestro conocimiento sobre las condiciones que favorecen la formación de flores y frutos en los tallos de cactáceas columnares y los posibles mecanismos involucrados en la orientación de las flores es muy limitado. Debido a que existen muy pocos estudios realizados sobre la orientación de flores en cactáceas y los factores asociados a este fenómeno, este trabajo pretende describir la orientación de las flores de una especie columnar y pretende identificar las condiciones o factores asociados a este singular fenómeno.

#### **IV. HIPÓTESIS**

La mayor intercepción de radiación fotosintéticamente activa y mayor temperatura que experimentan las costillas, parece estar relacionada con la mayor ganancia de carbono, por lo que es de esperarse que estén correlacionadas con la orientación de las flores de *Pachycereus pecten-aboriginum*.

## **V. OBJETIVOS**

### **V.1. Objetivo General**

Describir la orientación de las flores de *Pachycereus pecten-aboriginum*

### **V.2. Objetivos Específicos**

Estimar los tamaños de plantas y ramas de *Pachycereus pecten-aboriginum* de dos poblaciones del estado de Sonora.

Estimar el número de costillas por tallo así como el número de botones, flores o frutos presentes en los tallos de *P. pecten-aboriginum*.

Evaluar si las flores se producen principalmente en las costillas orientadas hacia el sur o si las flores se producen en todas las orientaciones de los tallos.

Estimar la radiación fotosintéticamente activa y la temperatura que experimentan las costillas expuestas a diferentes orientaciones durante la fase de floración.

Evaluar la relación existente entre el microclima de los tallos y la producción de estructuras reproductivas.

## V. METODOLOGÍA

### VI.1. *Pachycereus pecten-aboriginum*

En nuestro país el género *Pachycereus* comprende 12 especies arbóreas o arbustivas, que habitan en lugares secos y semi-húmedos del noroeste, centro y sur del territorio mexicano (Arias y Terrazas, 2001).

*Pachycereus pecten-aboriginum* es una especie de cactácea columnar endémica de México que se distribuye desde Oaxaca hasta Sonora a lo largo de la costa del Pacífico, en diferentes condiciones climatológicas como precipitación, temperaturas y altitud (Arias y Terrazas, 2001).

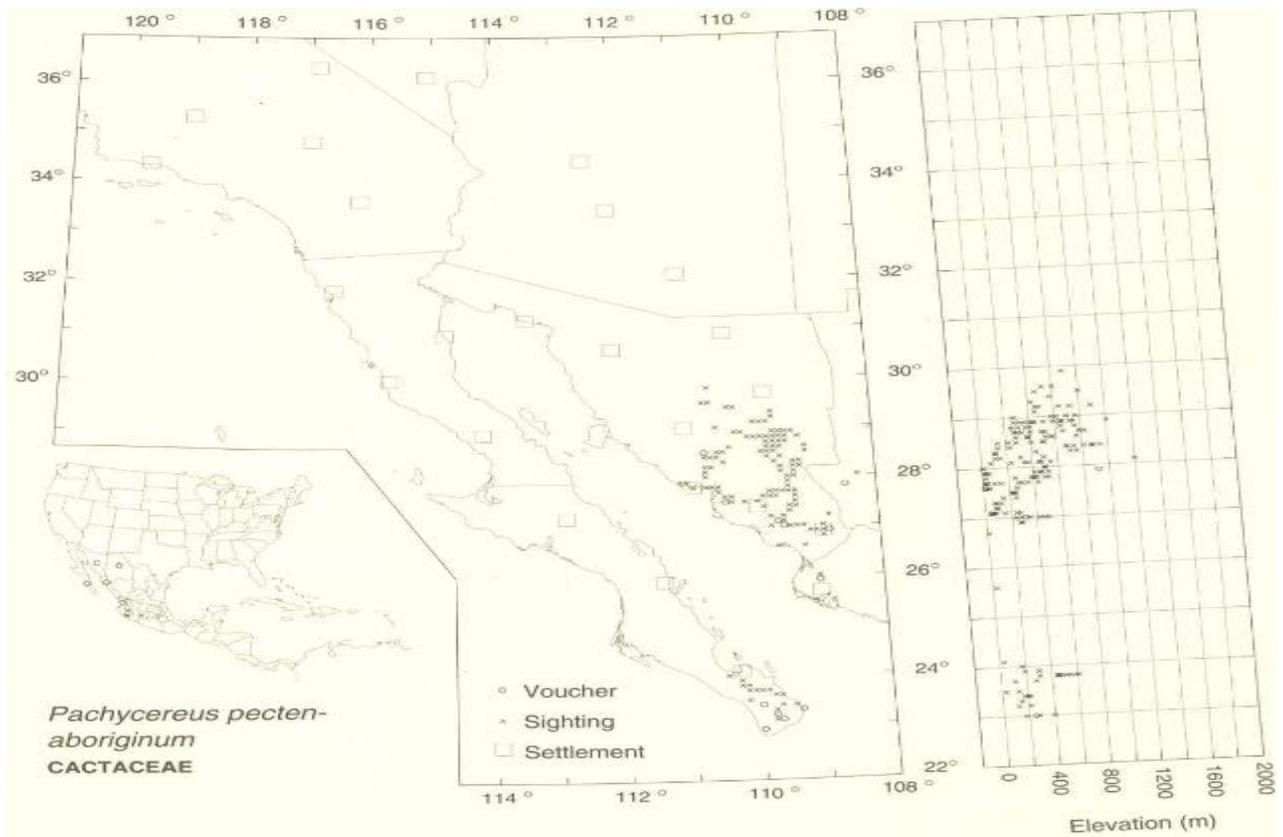


Figura 2. Distribución de *Pachycereus pecten-aboriginum* en Sonora (tomado de Turner et al., 1995).

Es un cactus candelabroforme endémico de México (Rivera et al., 2009) que alcanza una altura de 5-15 m, con un tronco que crece de manera recta y con muchas ramas delgadas a los costados. Produce tallos entre 18-22 cm de diámetro (Rivera et al., 2009), con 10-12 costillas. Las flores son blancas, de 8-10 cm de largo que abren en la noche y se cierran alrededor del mediodía (Rivera et al., 2009). Los frutos se encuentran cubiertos por espinas largas y amarillas. Sus semillas tienen una coloración negra. Las flores aparecen entre enero y marzo y los frutos entre junio y julio (Rivera et al., 2009). Las semillas germinan durante las lluvias de verano. Las flores son polinizadas por murciélagos como *Leptonycteris curasoae*, colibrís como *Hylocharis leucotis*, *Calypte costae*, *Cynantus latirostris* y pájaros carpinteros tales como *Melanerpes uropygialis* y *Colaptes auratus* y algunas aves y abejas como *Carpodacus mexicanus*, *Zonotrichia atricapilla* y *Apis mellífera* (Turner et al., 1995, Molina-Freaner et al., 2004).

Gentry (1942) reportó que los indígenas de la cuenca del Río Mayo hacían jarabe y mermelada con la pulpa de la fruta y de las semillas obtenían aceites (Turner et al., 1995).

## VI.2. Poblaciones estudiadas

El estudio se realizó en dos poblaciones del estado de Sonora: en el rancho El Diamante y en Masiaca (Figura 3). La primera población de *Pachycereus pecten-aboriginum* está localizada en un rancho al sureste de la ciudad de Hermosillo en el estado de Sonora; Rancho El Diamante (28°41. 739 N; 110° 15. 829 O). El rancho se encuentra ubicado en el km 84 de la carretera 16 (Hermosillo-Yécora) cerca del pueblo de San José de Pimas, Sonora. La vegetación de este sitio corresponde al matorral espinoso y presenta una altitud de 370 msnm (Molina-Freaner et al., 2003). Los registros climáticos indican que en el rancho El Diamante las temperaturas medias oscilan de 15°C en Enero hasta 31°C en Julio, la precipitación anual promedio es de 431mm, donde el 80% de estas lluvias son de Junio-Septiembre (Morales-Romero y Molina-Freaner, 2008).

La otra población se encuentra ubicada cerca del Pueblo de Masiaca al sur del estado (26°44. 720 N; 109°12. 052 O). Masiaca presenta una altitud de 93 msnm y una vegetación tipo matorral espinoso. No hay registros climatológicos para este sitio. Sin embargo Navojoa

está cerca de este lugar; y las temperaturas oscilan entre los 18 °C en Enero hasta los 32 °C en Julio (García, 1973), con una precipitación anual de 386 mm por año. Ambos sitios de muestreo tienen según la clasificación de Köppen un clima que corresponde al tipo BWh; es decir seco desértico y caluroso.

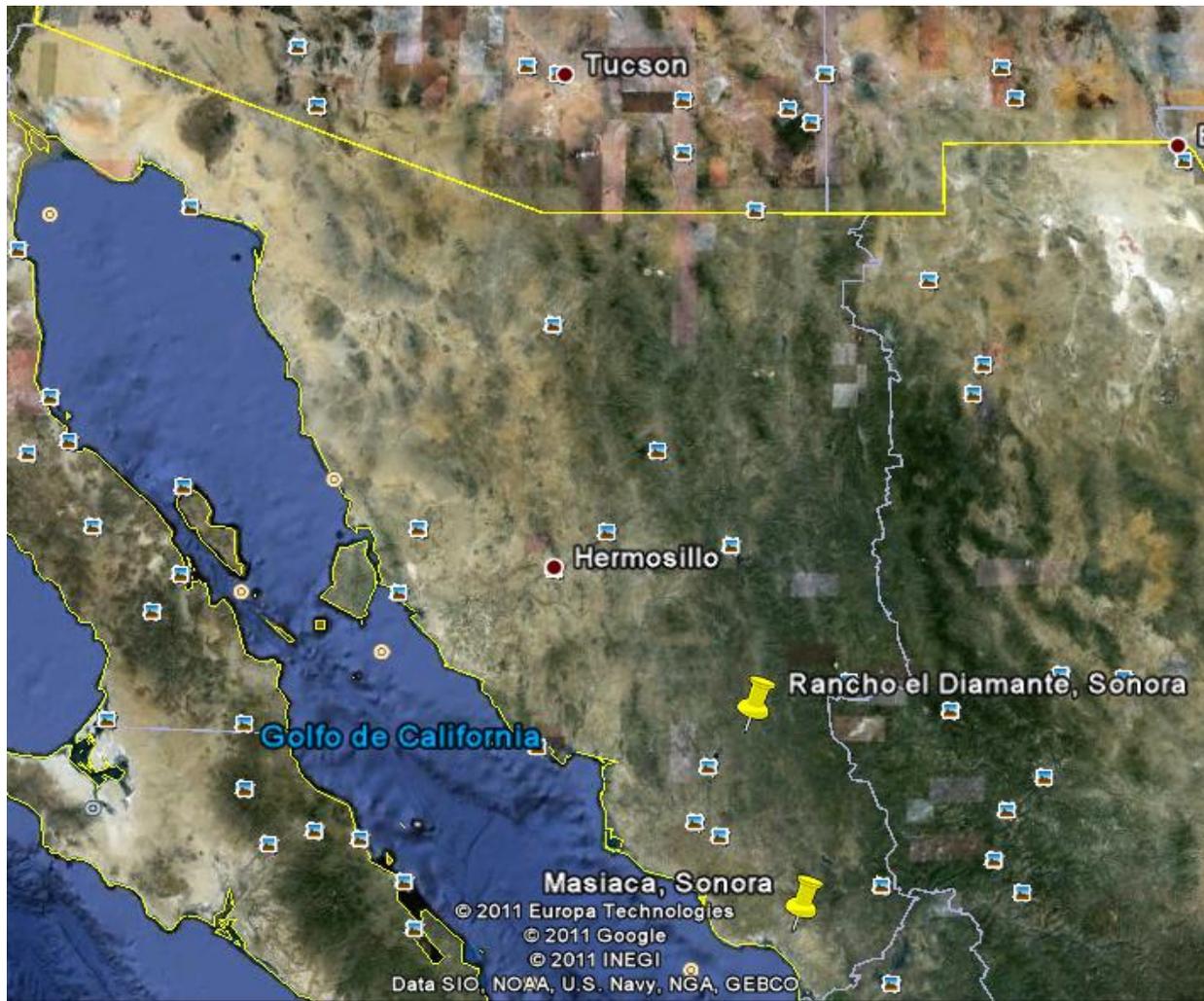


Figura 3. Área de estudio: Masiaca y Rancho El Diamante



Figura 4. Imagen del rancho el Diamante



Figura 5. Flores y botones de *Pachycerus pecten-aboriginum*

### **VI.3. Orientación de las flores**

Todas las medidas sobre la orientación de las flores se hicieron en plantas adultas de cada población. Las plantas se eligieron a lo largo de la distribución de cada población. La altura de la planta fue medida como la longitud del eje principal o la altura de la rama más alta. La longitud del eje principal de cada planta fue medida con una varilla de medición telescópica con un dispositivo que descansa en el ápice del tallo. Cuando el eje principal no era el tallo más alto, se midió la rama más alta como altura de la planta. La longitud de las ramas fue medida como la distancia entre el ápice y el punto de inserción de la rama al eje principal. En cada rama medida se contó el número de costillas a lo largo del tallo, así como el azimut de las costillas usando una brújula Branton. Para cada costilla se contaron el número de botones florales, flores o frutos en desarrollo presentes durante el periodo reproductivo (floración y formación de frutos) (Tinoco-Ojanguren y Molina-Freaner., 2000).

### **VI.4. Caracterización de la radiación fotosintéticamente activa y temperatura de las costillas con diferente orientación**

Se seleccionó una planta en el Rancho El Diamante para mediciones de radiación fotosintéticamente activa (RFA) y temperatura de varias costillas durante la fase de floración. La planta elegida tenía una altura de 2.60 m, y diámetro basal de 10.3 cm, que estaba produciendo botones florales y flores y se ubicaba alejada de otros árboles para evitar el sombreado a sus tallos. Las mediciones se realizaron del 22 al 26 del mes de Diciembre de 2010.

Las mediciones de RFA interceptada por los tallos y la temperatura del tallo con botones, flores y frutos, se hizo en costillas con diferente orientación. Las mediciones se realizaron durante 5 días donde se presentaron días soleados y nublados. La RFA se midió usando sensores de luz conocidos como fotodiodos que se calibraron usando un sensor cuántico de luz LICOR 190SB (Tinoco-Ojanguren y Molina-Freaner, 2000).

Los sensores de luz se colocaron en la cresta de diferentes costillas y 50 cm abajo del ápice del tallo en la zona donde se producen las flores. Las costillas seleccionadas

corresponden a las orientaciones norte, oeste, sur y este. La temperatura de los tallos y del aire fue medida con sensores de cobre-constatan. Los sensores de temperatura se insertaron en la epidermis (1-2 mm) por debajo de la cutícula del tallo en un lugar cercano a los sensores de luz. Los datos se tomaron cada 5 segundos y se obtuvo un promedio cada 5 minutos, los cuales se almacenaron en un registrador de datos tipo micrologger (Tinoco-Ojanguren y Molina-Freaner, 2000).

Se colectaron 25 flores de diferente orientación de la población de Rancho El Diamante. Estas flores se usaron para hacer un conteo del número de óvulos por ovario y del diámetro del ovario en el laboratorio. Estos datos nos permitieron analizar el potencial reproductivo según la orientación de la flor.

### **VI.5. Análisis de datos**

Para el análisis del tamaño de las plantas, los tallos y el número de costillas se calculó el promedio, la desviación estándar y el rango de variación de cada población. Para la descripción de los datos de RFA y temperatura de los tallos, se graficaron los datos para las costillas de diferente orientación, mostrando el contraste entre un día soleado y un día con nubosidad. Los datos de RFA de todos los días registrados se integraron para calcular el promedio de intercepción diaria de RFA asociada a cada orientación.

Para el análisis de la orientación de las estructuras reproductivas se usó el paquete estadístico ORIANA para calcular el promedio y la desviación estándar del azimut de las estructuras reproductivas. Para evaluar si las flores están orientadas, se usó la prueba de Rayleigh, la cual prueba si las flores tienen una orientación uniforme o si muestran una orientación significativa (Zar, 1999).

## VI. RESULTADOS

### VII.1. Características de las plantas de cada población

La tabla 1 muestra una descripción general de las plantas en las dos localidades estudiadas, con el objeto de comparar ambas poblaciones. Las plantas de Masiaca tuvieron en promedio una altura de  $5.35 \pm 0.59$  m (rango: 4.55m a 6.55m) y una media de ramificaciones de  $26 \pm 14.36$  (rango: 7 a 61). El número de estructuras reproductivas por planta fue en promedio de  $6.88 \pm 6.26$  (rango: 2 a 19) y los tallos tuvieron en promedio  $10.51 \pm 0.67$  (rango: 9 a 11) costillas. Para Rancho El Diamante, las plantas tuvieron en promedio una altura de  $6.41 \pm 1.17$  m (rango: 4.81m a 8.42m) y una media de ramificaciones de  $28.78 \pm 17.78$  (rango: 9 a 62). En esta población, el promedio de estructuras reproductivas por planta fue de  $8.21 \pm 6.48$  (rango: 1 a 26) y los tallos tuvieron un promedio de  $10.82 \pm .82$  (rango: 9 a 12) costillas.

Tabla1. Características de las plantas de cada población

	Masiaca	Desviación estándar	Rancho El Diamante	Desviación estándar
Número de plantas medidas	17		14	
Número de ramas/planta	26	14.36	28.78	17.78
Promedio de estructuras reproductivas/planta	6.88	6.26	8.21	6.48
Número de costillas/tallo	10.51	0.67	10.82	0.82
Número de costillas con estructuras reproductivas/tallo	5.01	3.78	8.21	6.48
Altura de la planta (m)	5.35	0.59	6.41	1.17
Longitud de rama con estructuras reproductivas (m)	4.52	0.73	5.2	0.89
Altura de la inserción de las ramas en el tallo (m)	2.11	0.62	2.03	0.95
Media	191.51°	69.72°	194.10°	62.10°

## VII.2. Orientación de las flores en *Pachycereus pecten-aboriginum*

En la población del Rancho El Diamante, la distribución de las estructuras reproductivas muestra que la mayor parte de ellas se orientan entre los 90° y 270° de azimut (Figura 6). Los resultados del análisis de estadística descriptiva circular muestran un promedio de 191.5° y una desviación estándar de 69.7°, lo cual sugiere que las flores se orientan principalmente hacia el sur. La prueba de Rayleigh, la cual evalúa si la distribución es uniforme o si hay orientación, tuvo un valor de 170.543 ( $p < 0.0001$ ,  $n = 750$ ), lo que indica que para esta población las flores tienen una orientación significativa hacia el sur.

Para el caso de la población de Masiaca, la distribución de las estructuras reproductivas también mostró un patrón similar: la mayor parte de las flores se producen entre los 90 y 270° de azimut (Figura 7). De igual forma, el promedio y la desviación estándar de esta población ( $194.6^\circ \pm 61.8^\circ$ ), indica que las flores se orientan principalmente hacia el sur. La prueba de Rayleigh tuvo un valor de 59.293 ( $p < 0.0001$ ,  $n = 191$ ), indicando que para esta población, también las flores muestran una orientación significativa hacia el sur.

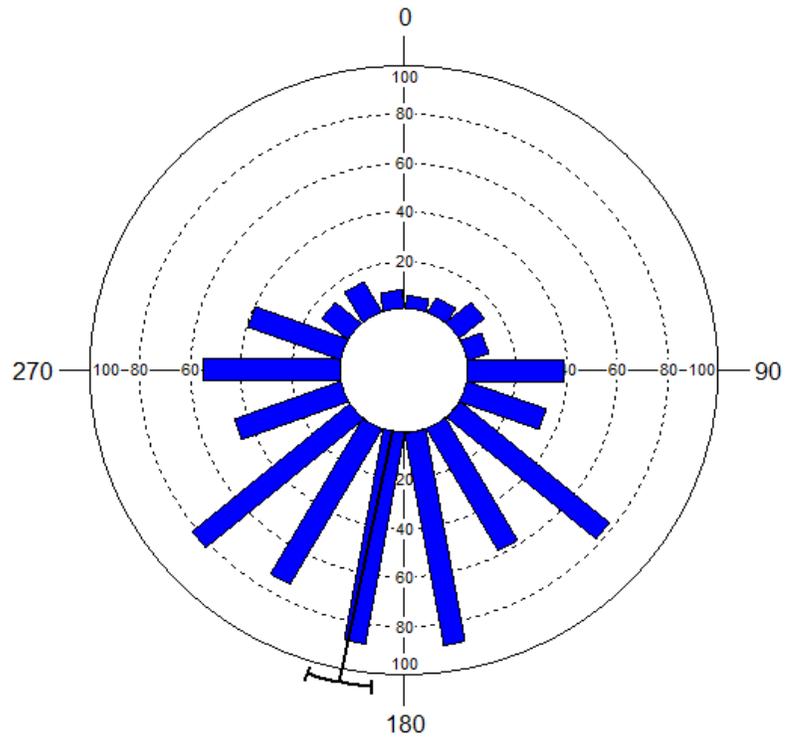


Figura 6. Distribución de las estructuras reproductivas de las plantas de *Pachycereus pecten-aboriginum* de la población del Rancho El Diamante.

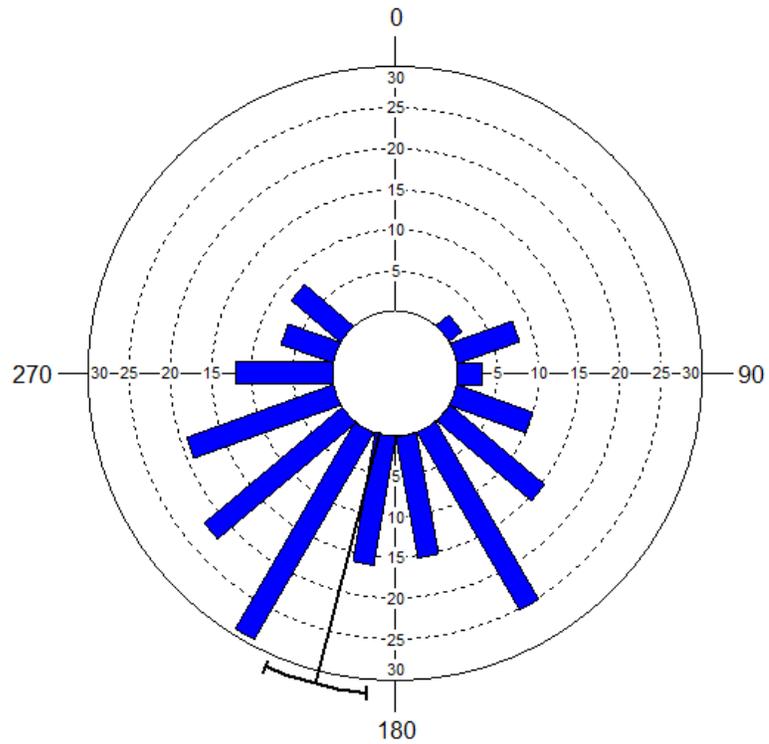


Figura 7. Distribución de las estructuras reproductivas de las plantas de *Pachycereus pecten-aboriginum* de la población de Masiaca.

### VII.3. Potencial reproductivo de las flores para diferente orientación

Las flores provenientes de costillas de diferente orientación no mostraron grandes diferencias en su potencial reproductivo (Figura 8). Las flores analizadas se agruparon en 3 categorías: flores producidas entre los 70° y 132° (grupo 1), flores entre los 133° y 195° (grupo 2), y flores entre los 196° y 258° (grupo 3). El número de óvulos por ovario fluctuó de 429 a 909 para las costillas de diferente orientación. El análisis estadístico ( $F= 1.65$ ,  $p> 0.05$ ) mostró que no hubo diferencias significativas entre los grupos de orientación y por tanto, no existe evidencia de que las flores tengan diferente potencial de producir semillas dependiendo de su orientación. Es decir, las flores orientadas al este, sur u oeste tienen el mismo potencial de producir semillas.

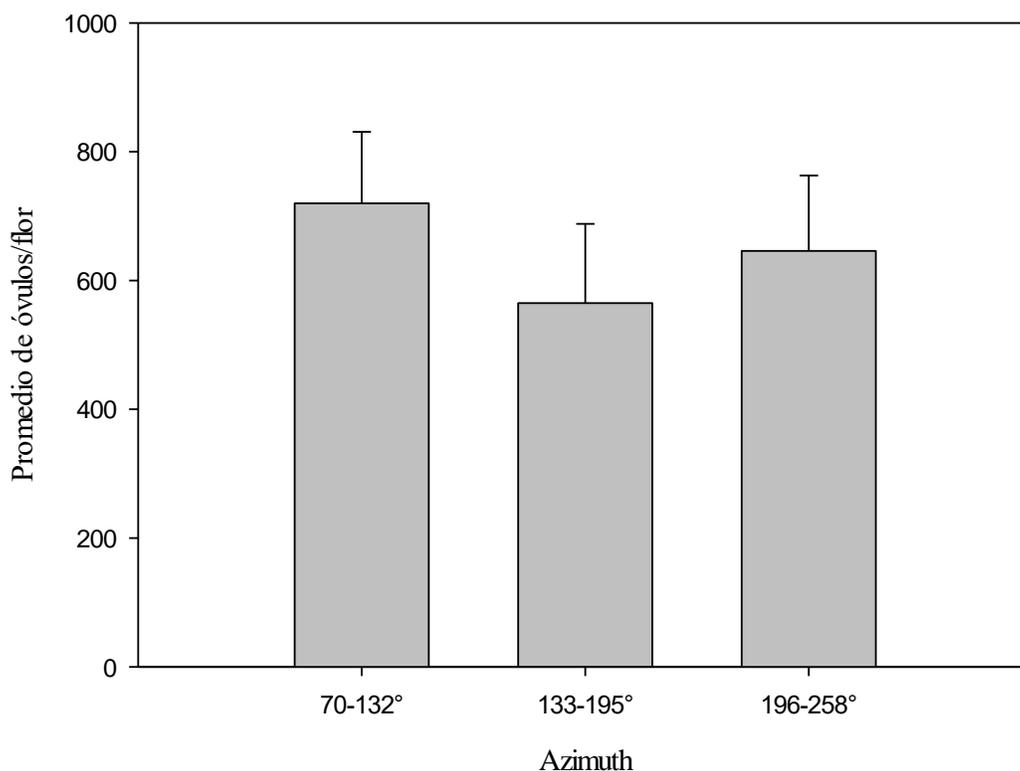


Figura 8. Promedio del número de óvulos por ovario en flores de diferente orientación en la población de *Pachycereus pecten-aboriginum* del Rancho El Diamante.

Por otra parte, también se analizó la relación existente entre el tamaño del ovario, medido como el diámetro vertical y horizontal y el número de óvulos producidos. La figura 8 muestra que existe una relación lineal entre el número de óvulos por ovario y el diámetro vertical del ovario. El análisis estadístico ( $F=5.65$ ,  $p < 0.05$ ) muestra que la relación es significativa e implica que la producción de óvulos de las flores esta correlacionada con el tamaño del ovario.

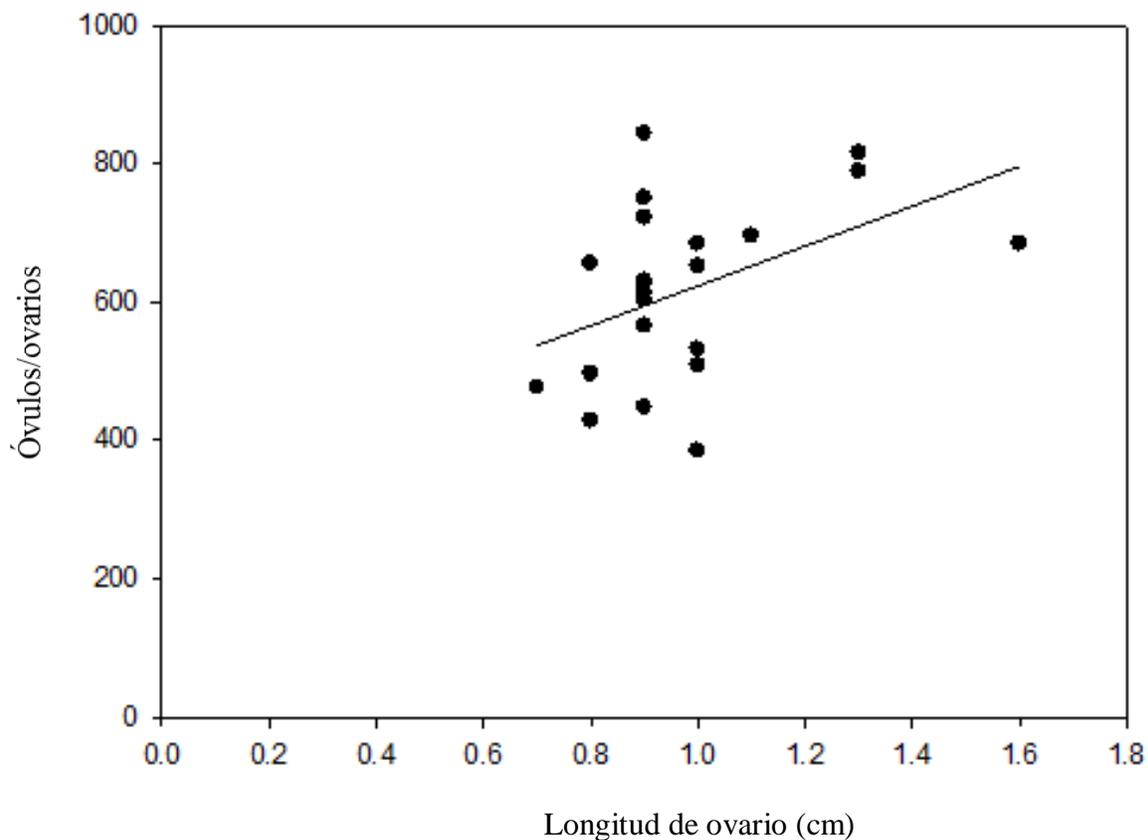


Figura 9. Relación entre el número de óvulos por ovario y la longitud del ovario en flores de *P. pecten-aboriginum*.

#### **VII.4. Intercepción de radiación fotosintéticamente activa y temperatura de las costillas de diferente orientación**

Los sensores de luz y temperatura registraron el microclima de la superficie de las costillas de diferente orientación por un período de 5 días durante el período de floración, del 22 al 26 de Diciembre de 2010. En las siguientes gráficas se muestra el curso de la intercepción de RFA por las costillas durante un día soleado y durante un día con nubes para ejemplificar la variación registrada. La figura 10 muestra el curso del día soleado y la figura 11 el día parcialmente nublado. Durante el día soleado, la cara sur y el ápice interceptaron mayores niveles de radiación que las otras costillas (Figura 10). La cara este interceptó RFA principalmente durante la mañana y la cara oeste durante la tarde, mientras que la cara norte interceptó los niveles más bajos de radiación (Figura 10). La cara sur alcanzó un máximo de cerca de  $1500 \mu\text{m}^2 \text{s}^{-1}$ , mientras que la cara norte interceptó un máximo de menos de  $250 \mu\text{m}^2 \text{s}^{-1}$  (Figura 10). Durante el día parcialmente nublado, la intercepción de las diferentes caras del tallo tuvieron un patrón de intercepción similar aunque con mayor heterogeneidad provocada por la nubosidad (Figura 11).

En la figura 12 se muestra el promedio de intercepción de RFA durante los días de estudio expresada en moles por metro cuadrado por día. Los datos muestran que la cara sur es la que intercepta mayor RFA ( $\approx 30$  moles), seguida del ápice ( $\approx 30$  moles). Luego le siguen las caras este y oeste con intercepción entre 10 y 8 moles; finalmente la cara norte recibe cerca de 5 mol por metro cuadrado por día. Estos datos muestran que la cara orientada hacia el sur y el ápice son las que tienen una mayor incidencia de RFA en comparación con las otras caras

**VII.4.1. Intercepción de RFA para diferentes orientaciones durante 2 días en *Pachycereus pecten-aboriginum*.**

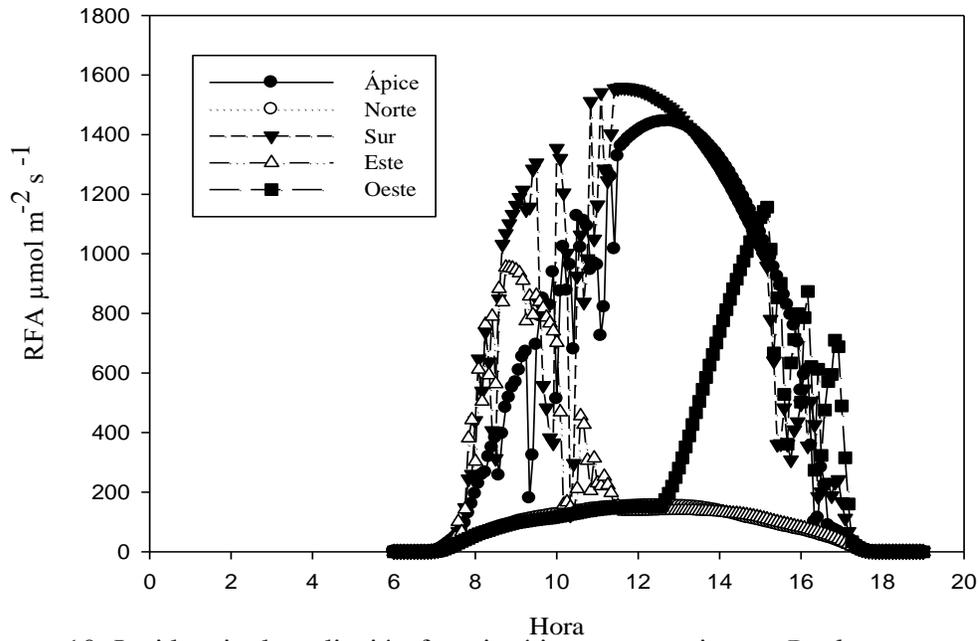


Figura 10. Incidencia de radiación fotosintéticamente activa en *Pachycereus pecten-aboriginum* en un día soleado (Día juliano 358).

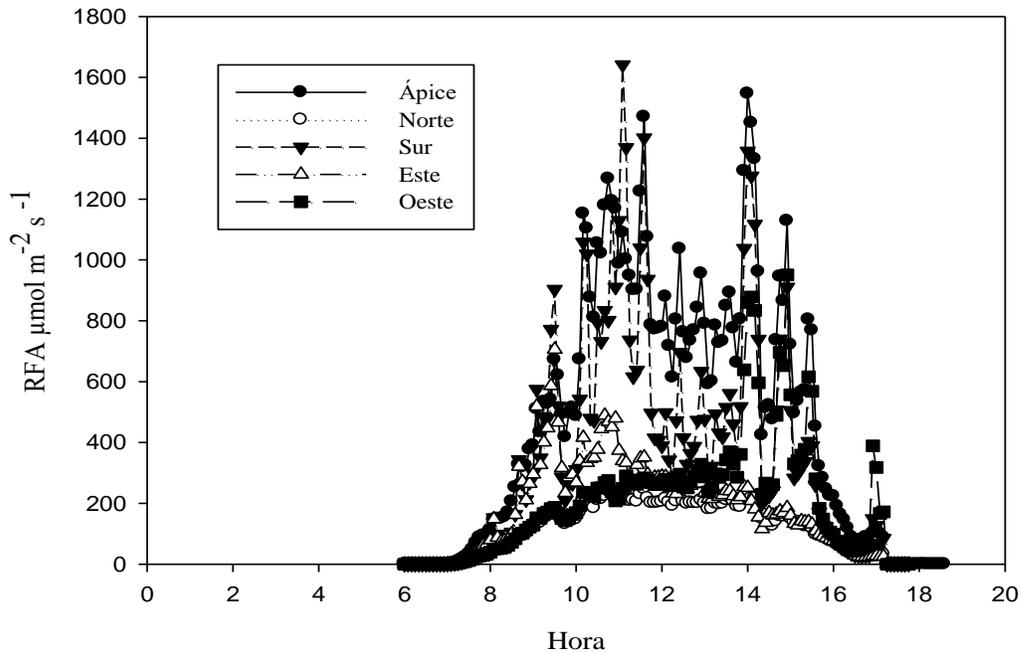


Figura 11. Incidencia de radiación fotosintéticamente activa en *Pachycereus pecten-aboriginum* en un día nublado (Día juliano 361).

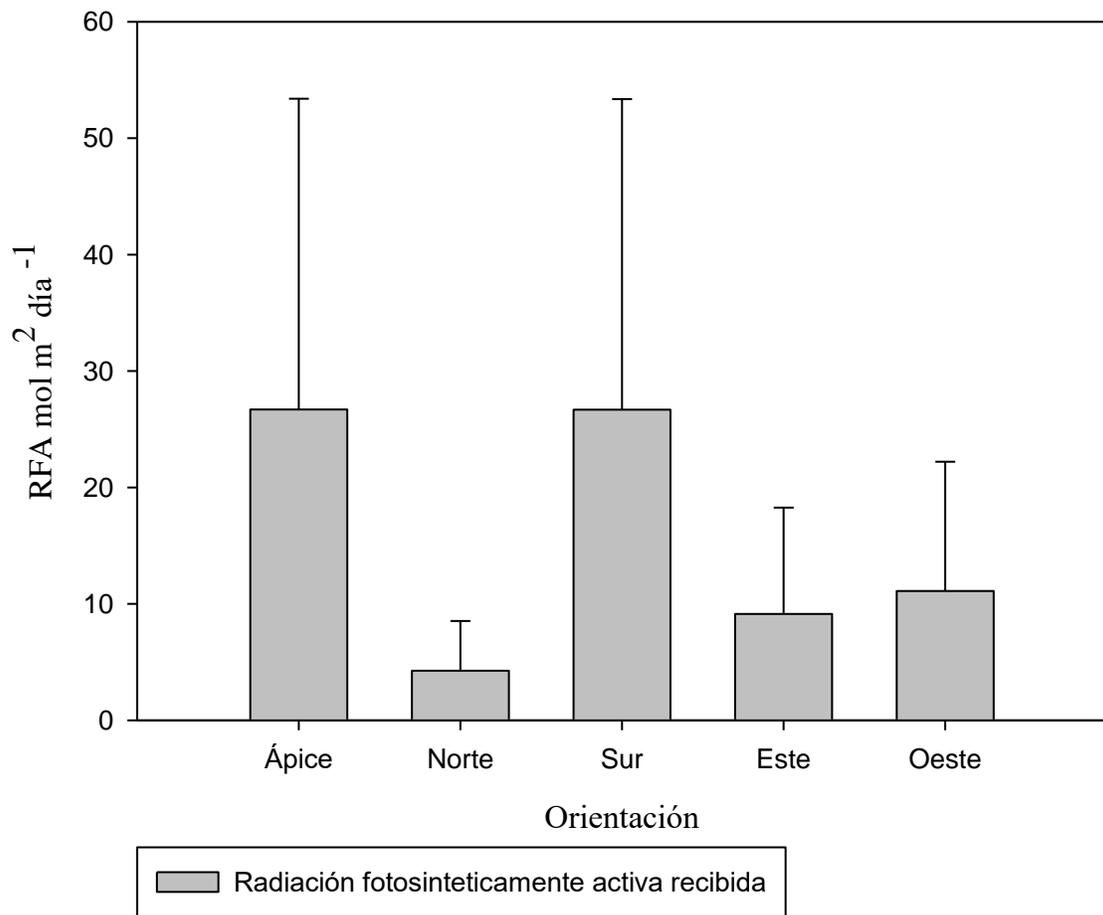


Figura 12. Intercepción promedio de RFA durante los días de estudio expresada en moles por metro cuadrado por día.

#### VII.4.2. Comparación de temperaturas presentadas para costillas con diferentes orientaciones en *Pachycereus pecten-aborigen*. (N, S, E y O).

Los cursos diurnos de la temperatura del aire a la sombra y la que experimentan la superficie de las costillas de diferente orientación se muestran en las figuras 13 y 14. La primera corresponde al día soleado y la segunda al día parcialmente nublado. Durante el día soleado, las temperaturas más altas (40-45 °C) la experimentan las caras sur y oeste, con temperaturas similares a la del aire a la sombra (Figura 13). En cambio las caras norte y este experimentan menor temperatura, aproximadamente 5-10 °C más baja que las otras caras (Figuras 13).

En la Figura 14 se muestran las temperaturas durante el día parcialmente nublado y muestra que las costillas experimentan un patrón de temperaturas similar al día soleado aunque las diferencias entre costillas de diferente orientación no es tan pronunciado.

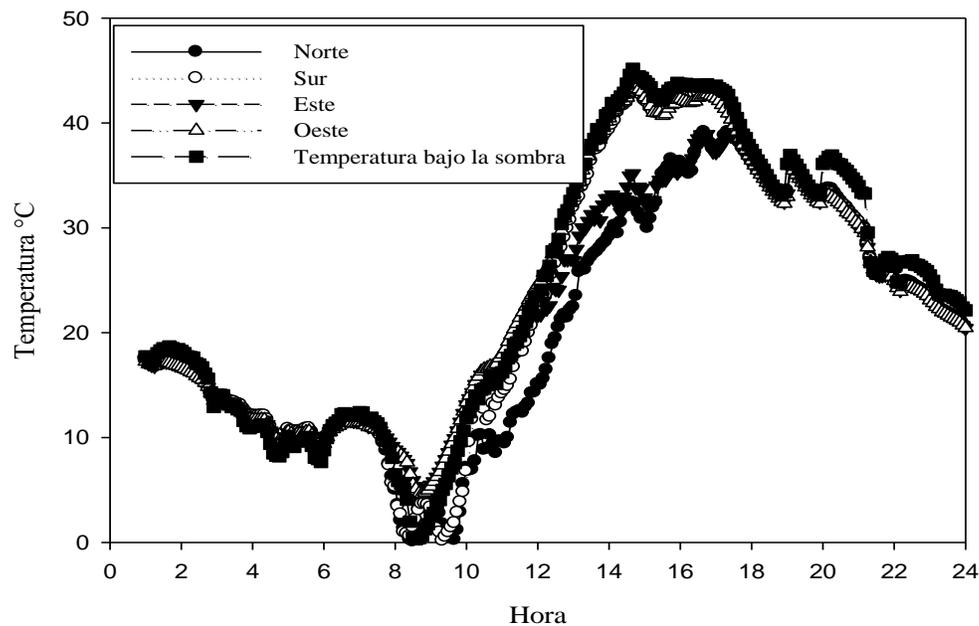


Figura 13. Comparación de temperaturas presentadas para costillas con diferentes orientaciones en *Pachycereus pecten-aborigen* en un día soleado (Día juliano 358).

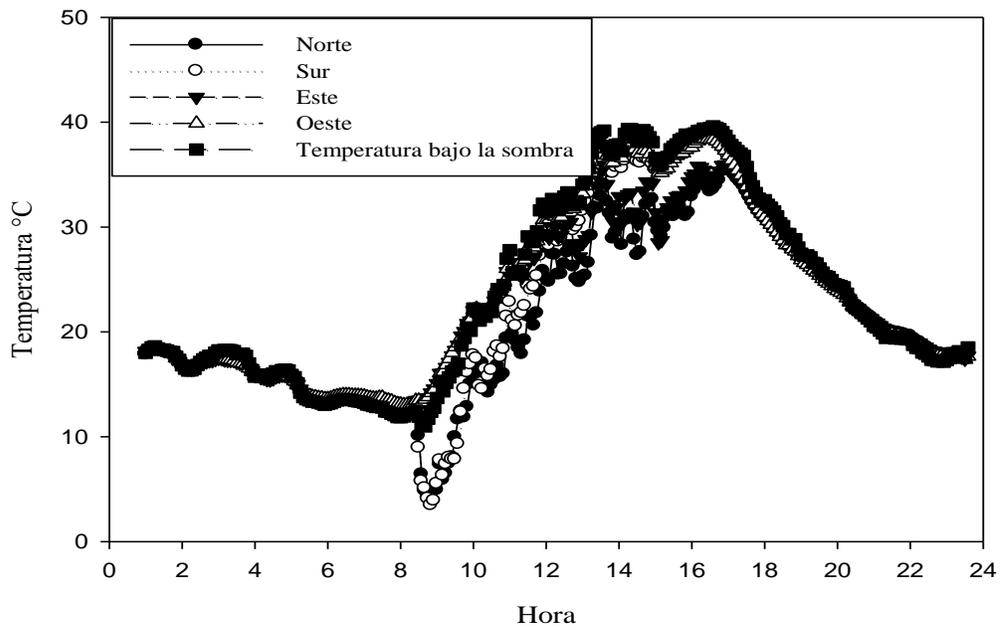


Figura 14. Comparación de temperaturas presentadas para costillas con diferentes orientaciones en *Pachycereus pecten-aborigen* en un día nublado (Día juliano 357).

## VII. DISCUSIÓN

Los resultados de la orientación de las flores en los individuos seleccionados de ambas poblaciones muestran una fuerte tendencia a producirse principalmente en costillas expuestas al sur. La gran mayoría de las flores de ambas poblaciones se encontraban en azimuts entre los 90° y 270°. El promedio de orientación de las flores del Rancho El Diamante fue de  $191.5^\circ \pm 69.7^\circ$ , mientras que en Masiaca, el promedio fue de  $194.6^\circ \pm 61.8^\circ$ . En ambos casos, los resultados de la prueba de Rayleigh indican que las flores tienen una orientación significativa hacia el sur. El análisis del potencial reproductivo de las flores (número de óvulos por ovario) proveniente de costillas de diferente orientación no mostró diferencias significativas. Es decir el potencial reproductivo es independiente de su orientación y parece estar más relacionado con el tamaño del ovario. El análisis de la intercepción de radiación fotosintéticamente activa mostró que las costillas orientadas hacia el sur y el ápice del tallo interceptaron mayores niveles que las costillas orientadas hacia el norte, este y oeste. En cuanto a la temperatura que experimenta la superficie de las costillas, los datos mostraron que las costillas del sur y oeste alcanzan mayores valores que las costillas del norte y este.

Los resultados de la orientación de las flores de *Pachycereus pecten-aboriginum* obtenidos en este trabajo son congruentes con los resultados registrados para otras especies de cactus columnares. Tanto para especies columnares del hemisferio sur como del hemisferio norte, los datos muestran que las flores tienen una orientación ecuatorial, es decir hacia el lado que intercepta más luz (Rundel, 1974, Tinoco-Ojanguren y Molina-Freaner, 2000). Las flores de las diferentes especies de cactus columnares son producidas en una gran variedad de posiciones en los tallos. Las areolas que producen flores pueden ser apicales, sub apicales o laterales, y por lo tanto, algunas especies tienen floración apical o lateral en los tallos, mientras que otras las producen en un cefalio o pseudosefalio en los tallos (Valverde et al., 2007). Para especies con floración apical del hemisferio norte como el sahuaro, del desierto Sonorense, el único estudio previo mostró que las flores se producen principalmente en la región este y sureste del ápice (Johnson, 1924). Para especies con floración lateral, como *Trichocereus chilensis* en el hemisferio sur, las flores se producen principalmente hacia el norte ( $15^\circ\text{N}$ ), es decir con orientación ecuatorial. En el desierto Sonorense en el hemisferio norte, las flores de

*Pachycereus pringlei*, se orientan principalmente hacia el sur (lado ecuatorial), con promedios de orientación entre 190° y 197° (Tinoco-Ojanguren y Molina-Freaner 2000). Estos valores de orientación son muy similares a los obtenidos para *P. pecten-aboriginum* en la misma región en el presente trabajo.

Las flores presentes en *Pachycereus pecten-aboriginum* no se muestran distribuidas equitativamente en las costillas alrededor del tallo de la planta, mas bien existe una marcada tendencia de florecer en las costillas orientadas hacia el sur. Rara vez se observaron flores en la posición norte de los tallos. Este patrón de orientación coincide con el lado de los tallos que intercepta más radiación y que experimenta mayor temperatura. Es probable que la mayor incidencia de luz pudiera inducir una mayor producción de botones florales, así como promover el desarrollo de las flores. De igual forma, es posible que las costillas del sur experimenten temperaturas más propicias para el desarrollo de botones y flores durante el período de floración (Diciembre-Marzo).

Se ha sugerido que la orientación ecuatorial de las flores de cactáceas columnares como *Pachycereus pringlei* se debe al papel que juega la mayor intercepción de radiación fotosintéticamente activa en la ganancia de carbono de las costillas (Tinoco-Ojanguren y Molina-Freaner 2000). Si la inducción de las areolas a producir botones florales depende de la acumulación de carbohidratos y no existe translocación entre costillas, se espera que la superficie fotosintética que intercepte más luz sea capaz de fijar más carbono y los recursos necesarios para inducir la producción de flores. Los estudios sobre la fijación nocturna de CO<sub>2</sub> en la superficie fotosintética de los tallos de algunas cactáceas columnares en respuesta a la luz muestra que el punto de saturación se alcanza a los 30 moles m<sup>-2</sup> día<sup>-1</sup> mientras que el punto de compensación se alcanza a los 3-4 moles m<sup>-2</sup> día<sup>-1</sup> (Nobel, 1986). Para el caso de *P. pringlei*, las costillas orientadas hacia el sur interceptan valores de radiación muy cercanos al punto de saturación mientras que las costillas orientadas al norte reciben niveles de radiación cercanos al punto de compensación de luz (Tinoco-Ojanguren y Molina-Freaner 2000). En este ambiente lumínico, las costillas del sur pueden experimentar mayor ganancia de carbono y acumular suficientes reservas para inducir a las areolas a producir flores. En cambio, las costillas del norte, no ganarían el carbono suficiente ni acumularían las reservas necesarias para inducir a las areolas a producir flores. Es probable que este mecanismo sea el responsable

de la orientación ecuatorial de las flores en las cactáceas columnares (Tinoco-Ojanguren y Molina-Freaner 2000).

En el caso de *P. pecten-aboriginum*, los resultados obtenidos en este trabajo son muy similares a los de *P. pringlei* (Tinoco-Ojanguren y Molina-Freaner, 2000), ya que los promedios de orientación de las flores de las dos poblaciones estudiadas en ambos estudios son muy parecidos. De igual forma, el patrón de intercepción de radiación fotosintéticamente activa por las costillas de los tallos fue muy similar en ambas especies. La magnitud de los valores de intercepción de radiación por las costillas fue menor en *P. pecten-aboriginum* que en *P. pringlei* ya que la floración del primero es durante el invierno mientras que en la segunda es durante la primavera. Para el caso de *P. pecten-aboriginum*, se desconoce el comportamiento de la fijación nocturna de CO<sub>2</sub> en respuesta a diferentes niveles de radiación; es decir se desconoce como es la respuesta fotosintética a la luz. De ahí que no podamos saber si la radiación que reciben de manera natural las costillas del sur esta cerca del punto de saturación y si la radiación que reciben las costillas del norte esta cerca del punto de compensación. Los valores de intercepción diaria registrados en este estudio mostró que las costillas orientadas hacia el sur reciben aproximadamente 30 moles m<sup>-2</sup> día<sup>-1</sup> mientras que las costillas orientadas al norte reciben aproximadamente 5 mol m<sup>-2</sup> día<sup>-1</sup>. Si suponemos que la respuesta fotosintética de *P. pecten-aboriginum* es similar al de otros cactos columnares (Nobel, 1986), podemos especular que la fijación de carbono en la superficie fotosintética expuesta al sur es suficiente para inducir a las areolas a producir flores mientras que las costillas del norte no fijan suficiente carbono para la inducción. Por esta razón, es necesario estudiar como responde la superficie fotosintética de *P. pecten-aboriginum* a la luz para establecer que relación existe entre la captura de carbono y la producción de flores.

Se ha postulado que la orientación de las estructuras reproductivas también tiene una influencia en el éxito reproductivo de las flores de los cactos columnares (Figuroa-Castro y Valverde, 2011). Según estos autores, si la disponibilidad de recursos para las flores difiere entre costillas, se esperarían encontrar diferencias en el número de óvulos por flor, así como en el número y peso de las semillas producidas en los frutos de diferente orientación. Figuroa-Castro y Valverde (2011) estudiaron la orientación de las flores de *P. weberi* en el Valle de Tehuacán y encontraron que las flores producidas en las costillas orientadas al sur

reciben más luz, producen más óvulos por ovario y que los frutos provenientes de éstas flores, producen más semillas y de mayor peso que las flores provenientes de otra orientación. En el caso de *P. pecten-aboriginum*, los resultados del presente estudio no apoyan la hipótesis de que los mayores niveles de radiación fotosintética estén asociados a flores que producen más óvulos.

En esta especie, no se detectaron diferencias significativas en el número de óvulos por ovario de flores establecidas con diferente orientación. Desafortunadamente, durante el año de estudio no se produjeron frutos maduros de *P. pecten-aboriginum*, presumiblemente debido a la helada de Febrero de 2010. Por esta razón no se pudo evaluar si los frutos de diferente orientación muestran diferencias significativas en el número y peso de sus semillas. En el caso de *P. pecten-aboriginum*, el número de óvulos por ovario parece estar más relacionado con el tamaño de las flores y el ovario que con la orientación de la flor.

Finalmente, para acrecentar nuestro conocimiento sobre los mecanismos responsables de la orientación de las flores de *P. pecten-aboriginum*, es necesario estudiar con mayor detalle la ecofisiología de esta especie. En particular, se requiere de un estudio de la respuesta fotosintética a la luz que nos permita establecer qué relación existe entre interceptación de luz, captura de carbono y producción de flores. De igual forma, es necesario un estudio experimental que evalúe si la suplementación de luz extra a las costillas del norte a través del uso de espejos pudiera inducir mayor producción de flores y evaluar si efectivamente las costillas del norte están limitadas por luz.

Los estudios ecofisiológicos sobre las flores de cactus columnares y los factores que influyen en su orientación requieren mayor atención e investigación. Estos estudios pueden evaluar cuáles son las consecuencias ecológicas y reproductivas de que los tallos de cactus columnares presenten flores y frutos en orientaciones específicas e intercepten diferencialmente la radiación a la que están expuestos.

## VIII. CONCLUSIONES

Nuestros resultados indican que las flores de *Pachycereus pecten-aboriginum* tienen una clara orientación hacia el sur.

Las costillas orientadas al sur interceptan mayores niveles de radiación fotosintéticamente activa y experimentan mayor temperatura que las costillas orientadas hacia el norte. La orientación de las flores está correlacionado con la superficie de los tallos que recibe mayor radiación fotosintéticamente activa y que experimentan mayor temperatura.

El número de óvulos por ovario de las flores de *Pachycereus pecten-aboriginum* no varía significativamente entre costillas de diferente orientación y por tanto las flores de las costillas tienen el mismo potencial reproductivo.

## IX.LITERATURA CITADA

- Anderson, E.. 2001. The cactus family. Timber Press, Portland.
- Arias, S. 1993. Cactáceas: conservación y diversidad en México. Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural 44: 109-115.
- Arias, S. y T. Terrazas. 2001. Variación en la anatomía de la madera de *Pachycereus pecten-aboriginum* (Cactaceae). Serie Botánica 72: 157-169. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Bowman, J.L. 1997. Evolutionary conservation of angiosperm flower development at the molecular and genetic levels. Journal of Bioscience 22: 515-527.
- Espinoza, D. y S. Ocegueda-Cruz 2008. El conocimiento biogeográfico de las especies y su regionalización natural. En: Soberón J., G. Halffter y J. Llorente-Bousquets eds. Capital Natural. CONABIO, México.
- Figuroa-Castro, D.M. y P.L.Valverde. 2011. Flower orientation in *Pachycereus weberi* (Cactaceae): effects on ovule production, seed production and seed weight. Journal of Arid Environments 75: 1214-1217.
- García, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. UNAM-Instituto de Geografía. Segunda edición. México. Pp. 144
- Geller, G., P. Nobel 1986. Branching patterns of columnar cacti: influences on PAR interception and CO<sub>2</sub> uptake. American Journal of Botany 73: 1193-1200.
- Johnson, D.S. 1924. The influence insolation on the distribution and on the developmental sequence of the flowers of the giant cactus of Arizona. Ecology 5:70-82.
- Kevan, P.G. 1975. Sun-tracking solar furnaces in high arctic flowers: significance for pollination and insects. Science 189: 723-726.
- List, R., O. Moctezuma. y P. Manzano 1999. Identificación de áreas prioritarias para la conservación, corredores y zonas de amortiguamiento en el norte de la Sierra Madre Occidental. Naturalia, A.C. y The Wildlands Project. Toluca, Méx. Regiones terrestres prioritarias en México. Sierra Mazatán.
- Molina-Freaner, F 2010. Riqueza Incomparable. ¿Cómo ves?. Págs. 30-33

- Molina-Freaner, F., A. Rojas-Martínez, T. H. Fleming, A. Valiente-Banuet. 2004. Pollination biology of the columnar cactus *Pachycereus pecten-aboriginum* in north western México. *Journal of Arid Environments* 56: 117-127.
- Molina-Freaner, F., R. Castillo-Gámez, C. Tinoco-Ojanguren, A. Castellanos 2003. Vine species diversity across environmental gradients in northwestern Mexico. *Biodiversity and Conservation*. 13: 1853-1874.
- Morales-Romero, D., F. Molina-Freaner 2008. Influence of buffelgrass pasture conversion on the regeneration and reproduction of the columnar cactus, *Pachycereus pecten-aboriginum*, in northwestern Mexico. *Journal of Arid Environments* 72: 228-237.
- Nobel, P.S. 1988. *Environmental biology of agaves and cacti*. Cambridge University Press. United States of America. Pp. 270
- Paredes-Aguilar, R., T. Van Devender y R. Felger 2000. *Cactáceas de Sonora, México: su Diversidad, Uso y Conservación*. Arizona-Sonora Desert Museum Press. Tucson Arizona.
- Patiño, S., C. Jeffree, J. Grace 2002. The ecological role of orientation in tropical convolvulaceous flowers. *Oecologia* 130:373-379
- Primack, R.B. 1985. Longevity of individual flowers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16: 15-37.
- Primack, R. y J. Ros 2002. *Introducción a la biología de la conservación*. Ariel Ciencia. Segunda edición. Pág. 25
- Ramírez, R., T. Berrocal, M. González-Escamilla y Aguirre - L. Jones. 1999. Extracto del documento *Biodiversidad, Primera Edición SEMARNAP*.
- Rivera, H., J.E., A. Espinosa H., M. Neri F., G. Alcántara S., D. Almaraz V. y A. Vergara V. 2009. *Biodiversidad de Santiago Laollaga, Oaxaca*. Centro de Estudios Geográficos, Biológicos y Comunitarios, S.C. y Planeación y Trabajo Ambiental, S.C. 60 pp.
- Rundel, P. W. 1974. *Trichocereus* in the mediterranean zone of central Chile. *Cactus and Succulent Journal (U.S)*, 46: 86-88.
- Smith, T. M., R. Leo-Smith 2007. *Ecología*. Pearson y Addison Wasley. Pp. 682
- Tinoco-Ojanguren, C. y Molina-Freaner, F. 2000. Flower orientation in *Pachycereus pringlei*. *Canadian Journal of Botany*. 78: 1489-1494.

- Turner-M.R., Bowers-E. J., Burgess L. T. 1995. Sonoran Desert Plants. An ecological atlas. The University of Arizona Press. Pp 504.
- Ushimaru, A., D. Kawase y A. Imamura 2006. Flowers adaptively face down-slope in 10 forest-floor herbs. *Functional Ecology* 20: 585-591.
- Ushimaru, A.i, I. Dohzono, Y. Takami, F. Hyodo 2009 Flower orientation enhances pollen transfer in bilaterally symmetrical flowers. *Oecología* 160:667-674.
- Valverde, P., F. Vite, M. Pérez-Hernandez y J. Zavala-Hurtado 2007. Stem tilting, pseudocephalium orientation, and stem allometry in *Cephalocereus columna-trajani* along a short latitudinal gradient. *Plant Ecology* 188:17-27.
- Van Devender, T. 2002. Environmental History of Sonoran Desert. En: Fleming T.H. y A.Valiente-Banuet (eds.). Columnar cacti and their mutualists. Evolution, Ecology, and Conservation. The University of Arizona Press. Tucson, United States of America. Pp. 3-24.
- Van Devender, T., R. Felger, M. Fishbein, F. Molina-Freaner, J. Sánchez-Escalante y A .L. Reina-Guerrero. 2010. Biodiversidad de las plantas vasculares. En: F.E. Molina-Freaner y T.R. Van Devender, eds. Diversidad Biológica del Estado de Sonora. UNAM, México, Pp. 229.
- Wang Yun, L. Meng, Y.-P. Yang, Y.-W. Duan 2010. Change in floral orientation in *Anisodus luridus* (Solanaceae) protects pollen grains and facilitates development of fertilized ovules. *American Journal of Botany* 97:1618-1624.
- Willmer, P. 2011. Pollination and floral ecology. Princeton University Press, Princeton.
- Zar, J. 1999. Biostatistical analysis. Prentice Hall. Cuarta edición. New Jersey.
- Zavala-Hurtado, J. A., F. Vite, E. Ezcurra 1998. Stem tilting and pseudocephalium orientation in *Cephalocereus columna-trajani* (Cactaceae) a functional interpretation. *Ecology* 79 340-348.
- Zhan Shu, H.L. Ai, W.-B. Yu, H. Wang, D.-Z. Li. 2009. Flower heliotropism of *Anemone rivularis* (Ranunculaceae) in the Himalayas: effects on floral temperature and reproductive fitness. *Oecología* 160:667-674.

|