

Características poblacionales de *Pachycereus weberi* y su relación con polinizadores en la comunidad de Dominguillo en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Puebla-Oaxaca.

Martínez-Peralta Concepción^{1*}, Mancilla Rosa¹, Altamirano-Vázquez Hugo G² & Aguilar-Morales Gisela¹

Resumen

En este estudio analizamos algunos aspectos poblacionales y reproductivos de *Pachycereus weberi* en el Valle de Tehuacán. Registramos la densidad de individuos, la vegetación acompañante, la morfología y fenología floral y la identidad de los polinizadores. La principal especie acompañante fue *Mimosa* sp. y la densidad promedio de *P. weberi* fue de 322 ind/ha. El 46% de los individuos presentaron estructuras reproductivas, principalmente los individuos de mayor tamaño. La antesis fue nocturna y diurna, y los máximos de cantidad y concentración del néctar coinciden con los de apertura floral; el polinizador principal fue el murciélago *Leptonycteris curasoae*. Los aspectos poblacionales y reproductivos son similares a los reportados para otros cactus columnares. La semejanza en los aspectos florales refuerza la asociación mutualista de las especies columnares con los murciélagos nectarívoros; sin embargo, la conducta floral sugiere que visitantes diurnos pueden ser también polinizadores.

Palabras clave: cobertura, densidad, *Leptonycteris curasoae*, *Pachycereus weberi*, polinización, Puebla.

Abstract

We analyzed several population and reproductive aspects of *Pachycereus weberi* in the Tehuacán Valley. We registered population density, associate vegetation, floral morphology, floral phenology and pollinators' identity. The main associated plant was *Mimosa* sp. and the mean density of *P. weberi* was 322 ind/ha. 46% of the individuals showed reproductive structures, in particular those from the highest size categories. Anthesis was mainly nocturnal, but flowers open also several hours in the morning. Both highest nectar production and sugar concentration corresponded to the widest perianth aperture; the main pollinator was the lesser long-nosed bat, *Leptonycteris curasoae*. The population and reproductive aspects found are similar to those found in other columnar cacti. This similarity in the floral aspects supports the mutualism between columnar cacti and nectarivorous bats; however, floral anthesis suggests the possible participation of diurnal pollinators at a lower degree.

Key words: cover, density, *Leptonycteris curasoae*, *Pachycereus weberi*, pollination, Puebla.

¹ Laboratorio de Genética y Ecología, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, 04510 México, D.F.

² Lab. Ecología y Taxonomía Vegetal, CBS, Universidad Autónoma Metropolitana-Xochimilco, Calz. del Hueso 1100, 04960 México, D.F.

* Autor de correspondencia: cmartinez@ecologia.unam.mx

Introducción

México cuenta con una riqueza florística y faunística enorme, que ha sido posible debido a factores geográficos, climáticos y topográficos, favoreciendo el establecimiento de diferentes tipos de animales y plantas (Rodríguez 1990). Ejemplo de lo anterior es la familia Cactaceae, para la cual México ostenta un porcentaje de endemismo a nivel de especie del 78% (Hernández & Godínez 1994). Una de las zonas más importantes de diversidad y endemismo de cactáceas, en el país, es el Valle de Tehuacán-Cuicatlán (Dávila-Aranda *et al.* 2000). Debido al aislamiento en que se desarrolla la vegetación en esta zona y a la variedad climática, de 2703 especies de flora el 30% son endémicas, entre ellas los cactus *Polaskia chende* Roland-Gosselin, *Mammillaria zephyranthoides* Scheidweiler y *Ferocactus flavovirens* Scheidweiler, por mencionar algunos (Rzedowski 1978; Dávila *et al.* 1993). En los bosques de cactáceas columnares de Zapotitlán, incluido dentro del Valle, se han llegado a contar hasta 1650 individuos por hectárea, siendo la densidad conocida, para cactus columnares, más alta del país (Valiente-Banuet *et al.* 1997).

Uno de los componentes del éxito reproductivo de las plantas es la interacción con sus polinizadores, pues de éstos depende la transferencia de polen entre flores e individuos (Richards 1986). Las características florales pueden indicar que existe una fuerte asociación entre la morfología y fenología florales y los polinizadores, esta asociación es conocida tradicionalmente como síndrome de polinización (Richards 1986); no obstante, otros visitantes florales pueden formar parte del sistema y ser polinizadores a su vez (Johnson & Steiner 2000). Otro

de los componentes del éxito reproductivo de una población de plantas es también su propia estructura y densidad. La cantidad de flores y el éxito en la producción de frutos y semillas depende en distinta medida, dependiendo de la especie y su sistema de cruce (Neal & Anderson 2005; Silvertown & Dodd 1997), de la forma espacial y temporal de la floración, *i.e.* si hay muchos individuos y de qué tamaño, si el tamaño tiene relación con la cantidad de flores que se producen por individuo y/o la sincronía con la cual se producen, si el espaciamiento entre individuos es el óptimo para el forrajeo de los polinizadores y maximiza la tasa de visitas o si está por debajo o por encima de dicha densidad (Silvertown & Lovett-Doust 1993; Barret *et al.* 1997).

Dentro de las cactáceas, la tribu *Pachycereeae* presenta flores cuyo síndrome de polinización sugiere una asociación mutualista con murciélagos nectarívoros: color blanco amarillento o verde pálido, pétalos resistentes, gran cantidad de anteras y de polen y antesis nocturna. Una de las especies en la tribu es *Pachycereus weberi* (Coulter) Backeberg, planta candelabroforme, con ramas masivas, cuyos tallos presentan de 8 a 10 costillas. Las flores, de color blanco amarillento, se presentan en las areolas laterales de los tallos y tienen antesis diurna y nocturna. Se distribuye en Puebla, Oaxaca y Guerrero; donde recibe los nombres comunes de candelabro, cardón o chico (Anderson 2001; Bravo-Hollis & Sánchez-Mejorada 1978). Esta especie fructifica de manera secuencial a lo largo del año y produce la mayor parte de la fruta disponible en el Valle de Tehuacán (Rojas-Martínez *et al.* 1999) (Fotos 1 y 2).

El objetivo del presente trabajo fue conocer la estructura de la población de *P.*

weberi en Dominguillo, Puebla, dentro de la Reserva del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, estimar la densidad de individuos, así como la vegetación asociada a este cacto. También se determinaron aspectos reproductivos como la marcha floral, la producción y concentración de néctar, algunos caracteres morfológicos de la flor, así como la identidad de los visitantes florales.

Material y métodos

Sitio de estudio. El presente trabajo fue realizado en febrero de 2003, en la comunidad de Dominguillo (7°40'59" N y 96° 54'21" S) ubicada en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, en el estado de Puebla. La reserva se localiza en el extremo sureste del estado de Puebla y al noreste de Oaxaca entre 17°39' - 18°53" N y 96° 55' - 97°44". La superficie que cubre es de 490 186 ha y su altitud varía de los 600 a los 2950 msnm (Diario Oficial de la Federación 1998). La temperatura media anual en el Valle de Tehuacán varía entre los 18 a 22 °C aumentando a 24.5 °C en Cuicatlán (INEGI 1981).

Estructura de la población. Para conocer la densidad de la población se registraron todos los individuos de *Pachycereus weberi* en dos cuadrantes (50x50m y 50x10m). La categorización de individuos se realizó a partir de la altura: 30cm-1m plántulas, 1-6m juveniles, 6-8m maduros, y 8-15m adultos. De todos los individuos se registró la presencia de estructuras florales, para así conocer el tamaño reproductivo de *P. weberi*.

Vegetación asociada. Para conocer la abundancia y tipo de la vegetación se midió la cobertura de todas las plantas perennes dentro de los cuadrantes y se calculó la cobertura relativa por cada una de las morfoespecies identificadas (Dávila *et al.* 1993).

Morfología floral, néctar y visitantes florales. Para obtener la morfología floral, se colectaron 5 flores de 35 individuos cada 2 horas en un lapso de 24 horas. De estas flores se midieron los siguientes

parámetros: diámetro de la corola, diámetro del estigma, volumen de néctar, concentración de néctar, número de óvulos, número de granos de polen y viabilidad de polen (Foto 3). Los diámetros de la corola y el estigma se midieron con vernier. El volumen de néctar se midió con una micropipeta de 50 ml y la concentración se midió con un refractómetro, el cual indica el porcentaje de glucosa. El número de óvulos y de estambres se obtuvo por flor, y tales cantidades se correlacionaron con el diámetro del estigma. Se midió la proporción de polen viable, tiñendo los granos contenidos en una antera con azul de anilina en lactofenol, de manera que se clasificaron como no viables los granos de polen teñidos de azul claro y como aquéllos viables, los teñidos de azul intenso. Para obtener el número de granos de polen por flor se multiplicaron los granos de polen de una antera por el número total de estambres de la flor. Los visitantes florales fueron estudiados mediante observaciones directas sobre las flores. La determinación del mínimo nivel taxonómico, de los visitantes florales, fue posible utilizando las claves de identificación (Medellín *et al.* 1997; Reid 1997).

Resultados

Como vegetación asociada a *P. weberi* se identificaron 8 morfoespecies, de las cuales las más abundantes fueron *Mimosa* sp., 25% de cobertura y *Fouquieria formosa* 23%, *P. weberi* registró el 11% de la cobertura, y el registro más bajo fue para *Stenocereus stellatus* con un 3% (Fig. 1). El total de individuos registrados de *P. weberi* en ambos cuadrantes fue de 644; en promedio 322 por cuadrante (Fig. 2).

La estructura de tamaños refleja que los individuos de las categorías juvenil, maduros y adultos constituyen el 88.69% del total de la población y sólo un 11.11% son plántulas (Fig. 3).

Salvador Arias



FOTO 1. Vista del Valle de Tehuacán-Cuicatlán donde se aprecia la alta densidad de *Pachycereus weberi*.

Fernando Vite



FOTO 2. Individuo adulto de *Pachycereus weberi* mostrando las estructuras reproductivas.

Salvador Arias



FOTO 3. Flores de *Pachycereus weberi* colectadas para mediciones morfométricas.

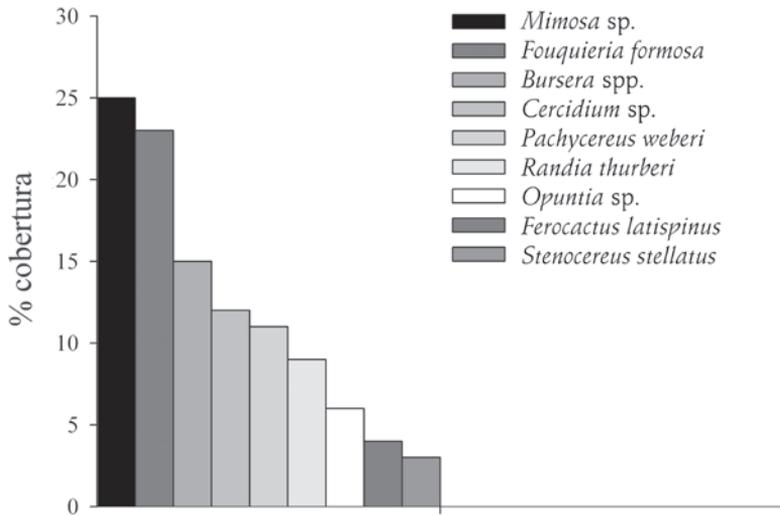


Figura 1. Cobertura relativa de la vegetación acompañante de *Pachycereus weberi* en la comunidad de Dominguillo, Puebla.

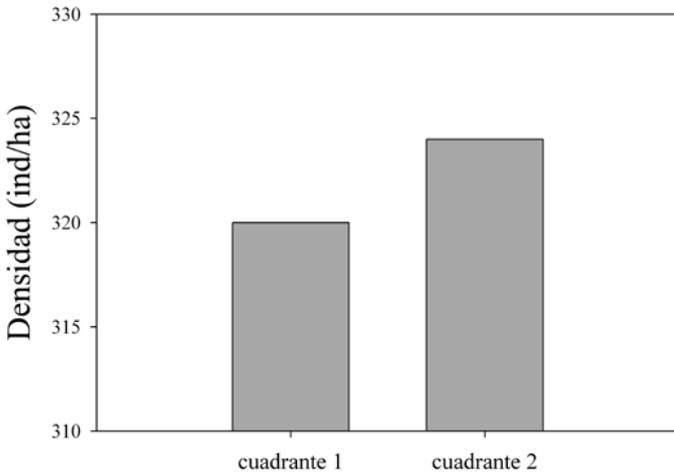


FIGURA 2. Densidad por hectárea de *Pachycereus weberi* en dos cuadrantes en la comunidad de Dominguillo, Puebla.

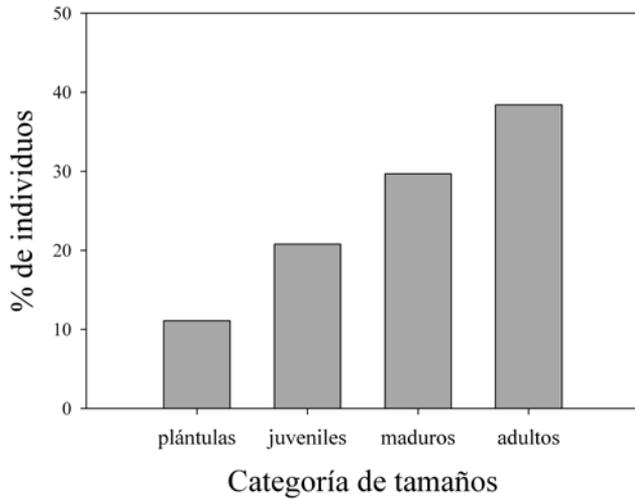


FIGURA 3. Estructura de la población según categorías de tamaño.

La categoría con mayor porcentaje de estructuras florales es la adulta con 26% de individuos con botones y 10% de individuos con flores. La única categoría que no presenta estructuras florales es la de plántulas; esto indica que la fase reproductiva de *P. weberi* inicia a partir de la fase juvenil y es notablemente mayor en la etapa de adultos (Fig. 4).

Las mediciones de la marcha floral indican que la antesis de *P. weberi* es diurna y nocturna, ya que la apertura de la corola inicia a las 19:00 h y el pico más alto de apertura se presenta a las 23:20 h. Este primer pico en la apertura de la corola descendió, subiendo nuevamente entre 6:00 y 9:00 h; finalmente, las flores cierran alrededor de las 15:00 h.

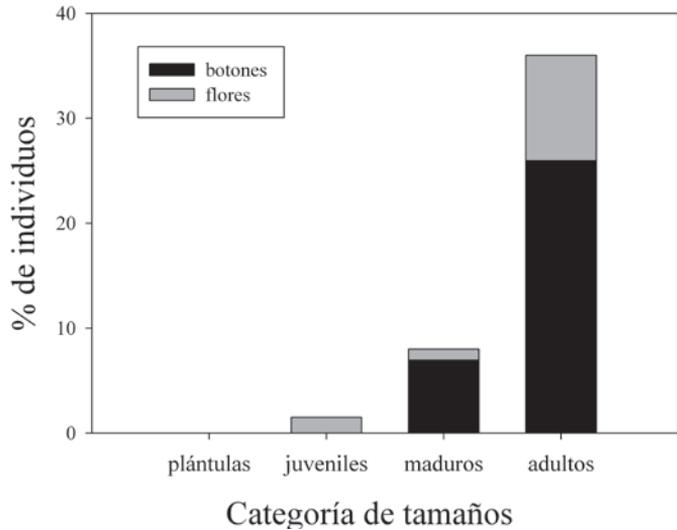


FIGURA 4. Producción de estructuras reproductivas por categoría de tamaño.

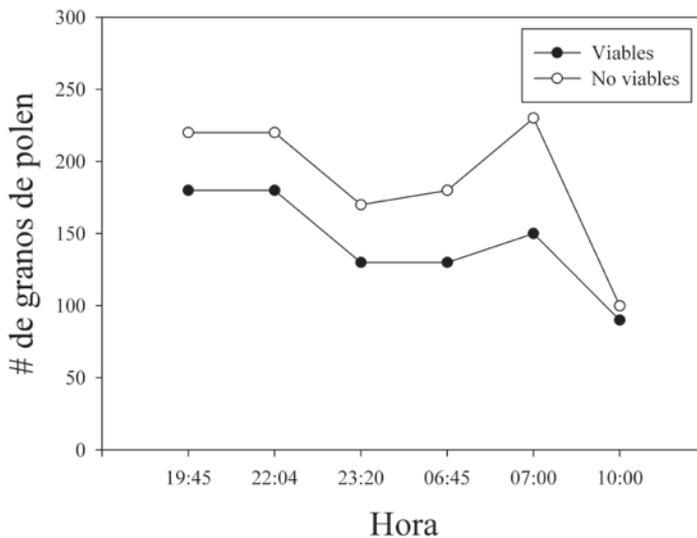


FIGURA 5. Viabilidad de polen por hora en *Pachycereus weberi*.

El número promedio de óvulos por flor es de 933.49, y el número promedio de estambres por flor es de 1772. La cantidad de polen viable y no viable es paralela durante todo el día excepto entre 7:00 y 9:00 h donde hubo una alta cantidad de polen no viable (Fig. 5). Tanto la cantidad

de estambres como la cantidad de óvulos se correlacionaron positivamente con el diámetro del estigma ($r = 0.47$ y $r = 0.996$, respectivamente).

La producción de néctar presenta dos máximos que ocurren cercanos a los dos picos de la antesis; el primero sucede a las



FOTO 4. El murciélago *Leptonycteris curasoae* es el principal polinizador de las flores de *Pachycereus weberi*.

22:04 h, una hora antes del primer pico en la apertura de la antesis, y el otro a las 6:45 h, coincidente con el segundo pico de apertura (Fig. 6a). La máxima concentración de glucosa en el néctar se presenta en el primer pico de antesis, a las 22:04 h, y disminuye gradualmente, hasta llegar a su punto más bajo a las 15:00 h (Fig. 6b). La concentración de glucosa encontrada en el néctar se encuentra en el rango de otros cactus columnares para la parte Sur-Centro de México (Valiente-Banuet *et al.* 1997).

Discusión

La categoría con menor número de individuos es la de plántulas; las categorías mayores son más numerosas. Este patrón en la estructura de tamaños también se observa en otras especies de cactáceas (Godínez-Álvarez & Valiente-Banuet 2004; Clark-

Tapia *et al.* 2005), indicando probablemente altas mortalidades en las categorías más pequeñas y bajo reclutamiento vía semilla, al menos en escala temporal corta (Mandujano *et al.* 2001; Méndez *et al.* 2006). Similar a lo que sucede con otras cactáceas columnares, la fecundidad se incrementa con el tamaño (Esparza-Olguín *et al.* 2005), pues las estructuras reproductivas se desarrollan principalmente en la categoría de adultos; no obstante la producción de estructuras florales puede iniciar en individuos de categorías menores pero en proporción mínima.

De la vegetación acompañante, la especie con mayor cobertura es *Mimosa* sp., la cual podría funcionar como nodriza en las etapas tempranas del establecimiento de *P. weberi*, como se ha demostrado para otros cactus columnares (Valiente-Banuet *et al.* 1991). Además es notable que aunque *P. weberi* es el elemento arbóreo más conspicuo

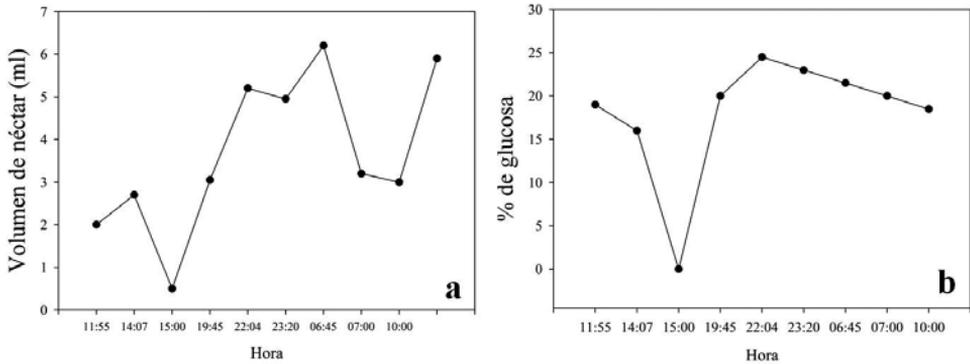


FIGURA 6. Volumen (a) y concentración de néctar (b, % de glucosa) a lo largo de la marcha floral.

por su talla, cuando medido en relación al resto de especies, no es de las de mayor cobertura. Haciendo notar nuevamente que deben existir procesos complejos en el reclutamiento y establecimiento de esta especie.

La cantidad de óvulos y de granos de polen por flor es alta, similar a otras especies de cactus columnares (Nassar *et al.* 1997). Es notable la alta cantidad de granos de polen no viables, lo cual puede presentarse también en otras especies de columnares, sin disminuir notablemente el éxito reproductivo (Mandujano com. pers.). Se presentó una relación de alometría positiva en las flores, entre el número de óvulos y de estambres con el diámetro del estigma, lo cual es indicador de que el sistema hermafrodita morfológico se mantiene funcional, pues en las flores con sistemas dioicos o trioicos (el hermafroditismo no es funcional en todos o algunos de los individuos), la relación alométrica entre tamaño de estigma y número de óvulos y/o estambres se pierde (p. ej. estigmas consistentemente más pequeños en flores masculinas; Márquez-Guzmán com. pers.).

La flor inicia la antesis al anocher y permanece abierta unas horas de la mañana. Esta característica de extender la antesis por la mañana, sugiere que otros visitantes diurnos, como aves y abejas, podrían participar en la polinización (Sahley 1996; Molina-Freaner *et al.* 2004). El polinizador observado fue el murciélago *Leptonycteris curasoae* (Foto 4), especie que también poliniza otros cactus columnares en el mismo valle (Valiente-Banuet *et al.* 1997). Sin embargo, en algunas especies como *Pachycereus pringlei* y *Carnegiea gigantea* en el sur de Estados Unidos, también participan polinizadores diurnos como las abejas y aves (Fleming *et al.* 1998; McGregor *et al.* 1962).

En otras especies de cactáceas columnares, la longevidad de la flor es de un día; sin embargo, en esta especie se observó que la longevidad floral puede ser de hasta 3 días. Esto está ligado probablemente a la polinización, las flores que no han sido polinizadas viven más días que otras en las cuales ya sucedió la polinización (Stead 1992; van Doorn 1997).

Todo este panorama nos indica que el síndrome de polinización por quiroptero-

filia es funcional aunque probablemente la población también tenga un importante aporte en su inversión reproductiva de otro tipo de visitantes. Un trabajo más fino de observación de visitantes y seguimiento de frutos, nos podría permitir entender más claramente la dinámica de la polinización y su interacción con la estructura poblacional de tamaños que mantiene esta población.

Agradecimientos

Agradecemos a los alumnos Judith Amezcua, Fabiola Sandoval, Jazmín Rodríguez y Javier Zamora, así como al Prof. Jordan Golubov de la carrera de Biología de la UAM-X por su colaboración en la colecta de datos de campo. También agradecemos a la Sociedad Mexicana de Cactología a.c. por las facilidades otorgadas para la realización de este trabajo.

Literatura Citada

- Anderson EF. 2001. *The cactus family*. Timber Press Inc. Portland, Oregon, USA.
- Bravo-Hollis H. 1978. *Las cactáceas de México*. UNAM. D.F. México.
- Barrett SCH, Harder LD & Worley AC. 1997. The comparative biology of pollination and mating in flowering plants, páginas 57-76. En Silvertown J, Franco M & Harper JL (eds.). *Plant Life Histories. Ecology, phylogeny and evolution*. Cambridge University Press. Reino Unido.
- Clark-Tapia R, Mandujano MC, Valverde T, Mendoza A, Molina-Freaner F. 2005. How important is clonal recruitment for population maintenance in rare plant species?: The case of the narrow endemic cactus, *Stenocereus eruca*, in Baja California, México. *Biol Conserv* **124**:123-132.
- Dávila-Aranda P, Arias-Montes S, Lira-Saade R, Villaseñor JL & Valiente-Banuet A. 1993. Phyteogeography of the columnar cacti (Tribe Pachycereeae) in Mexico: A cladistic approach. 25-41. En TH Fleming & Valiente-Banuet A (eds.). *Columnar cacti and their mutualists: Evolution, ecology, and conservation*. The University of Arizona Press. Tucson, Arizona, USA.
- Dávila P, Villaseñor JL, Medina R, Ramírez A, Salinas A, Sánchez-Ken J & Tenorio P. 1993. *Listado Florístico del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*. Listados florísticos VIII. Instituto de Biología, UNAM. D.F. México.
- Diario Oficial de la Federación. 1998. Decreto por el que se declara área natural protegida, con el carácter de reserva de la biósfera, la región denominada Tehuacán-Cuicatlán ubicada en los estados de Oaxaca y Puebla. D.F., México.
- Esparza-Olguín L, Valverde T & Mandujano MC. 2005. Comparative demographic analysis of three *Neobuxbaumia* species (Cactaceae) with differing degree of rarity. *Pop Ecol* **47**:229-245.
- Fleming TH, Maurice S & Hamrick JL. 1998. Geographic variation in the breeding system and the evolutionary stability of trioecy in *Pachycereus pringlei* (Cactaceae). *Evol Ecol* **12**:279-289.
- Godínez-Alvarez H & Valiente-Banuet A. 2004. Demography of the columnar cactus *Neobuxbaumia macrocephala*: a comparative approach using population projection matrices. *Plant Ecol* **174**:109-118.
- Hernández H & Godínez H. 1994. Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. *Acta Bot Mex* **26**:33-52.
- INEGI. 1981. Carta topográfica, 1:250000. Oaxaca E14-9. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e informática (INEGI). México.

- Johnson SD & Steiner KE. 2000. Generalization versus specialization in plant pollinator systems. *TREE* **15**:140-143.
- Mandujano MC, Montaña C, Franco M, Golubov J & Flores-Martínez A. 2001. Integration of demographic annual variability in a clonal desert cactus. *Ecology* **82**:344-359.
- Martin-Lunas R. 1990. Estado actual de seis especies de cactáceas mexicanas sobrecolectadas y algunos planteamientos de alternativas para su conservación. Tesis Licenciatura. UNAM. D.F., México.
- Mcgregor SE, Alcorn SM & Olin G. 1962. Pollination and pollinating agents of the Saguaro. *Ecology* **43**:259-267.
- Medellín RA, Arita HT & Sánchez O. 1997. *Identificación de los murciélagos de México, clave de campo*. Asociación Mexicana de Mastozoología, A.C. D.F., México.
- Méndez M, Dorantes A, Dzib G, Argáez J, Durán R. 2006. Germinación y establecimiento de plántulas de *Pterocereus gaumeri*, una cactácea columnar, rara y endémica de Yucatán, México. *Bol Soc Bot Méx* **79**:33-41.
- Molina-Freaner F, Rojas-Martínez A, Fleming TH & Valiente-Banuet A. 2004. Pollination biology of the columnar cactus *Pachycereus pectin-aboriginum* in north-western México. *J Arid Environ* **56**: 117-127.
- Nassar JM, Ramírez N & Linares O. 1997. Comparative pollination biology of Venezuelan columnar cacti and the role of nectar-feeding bats in their sexual reproduction. *Am J Bot* **84**:918-927.
- Neal PR & Anderson GJ. 2005. Are 'mating systems' 'breeding systems' of inconsistent and confusing terminology in plant reproductive biology? or is it the other way around? *Plant Syst Evol* **250**:173-185.
- Reid FA. 1997. *A field guide to the mammals of Central America and Southeast Mexico*. Oxford University Press, New York.
- Richards AJ. 1986. *Plant breeding systems*. G. Allen. London, England.
- Rojas-Martínez AE, Valiente-Banuet A, Arizmendi MC, Alcántara-Eguren AT & Arita HT. 1999. Seasonal distribution of the long-nosed bat (*Leptonycteris curasoae*) in North America: does a generalized migration pattern really exist? *J Biogeog* **26**:1065-1077.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa. México.
- Sahley CT. 1996. Bat and hummingbird pollination of an autotetraploid columnar cactus, *Weberbauerocereus weberbaueri* (Cactaceae). *Amer J Bot* **83**:1329-1336.
- Silvertown J & Lovett-Doust J. 1993. *Introduction to plant population biology*. Blackwell scientific publications. Oxford.
- Silvertown J & Dodd M. 1997. Comparing plants and connecting traits, páginas 3-16. En Silvertown J, Franco M & Harper JL (eds.). *Plant Life Histories. Ecology, phylogeny and evolution*. Cambridge University Press. Reino Unido.
- Stead AD. 1992. Pollination-induced flower senescence: a review. *Plant Growth Reg* **11**:13-20.
- Valiente-Banuet A & Ezcurra E. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacán Valley, Mexico. *J Ecol* **79**:961-971.
- Valiente-Banuet A, Rojas-Martínez A, del Corral Arizmendi M & Dávila P. 1997. Pollination biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalaensis* and *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, Central Mexico. *Am J Bot* **84**:452-455.
- van Doorn WG. 1997. Effects of pollination on floral attraction and longevity. *J Exp Bot* **48**:1615-1622.