

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA



IZTAPALAPA
DIVISIÓN DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD

**EFFECTO DE LA FORMA DE MANEJO EN LOS NIVELES DE DAÑO,
MECANISMOS DE DEFENSA Y ADECUACIÓN EN DOS CACTÁCEAS
COLUMNARES DEL CENTRO DE MÉXICO**

TESIS

QUE PRESENTA

DAVID BRAVO AVILEZ
2113801891

PARA OPTAR AL GRADO DE
DOCTOR EN CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD

COMITÉ TUTORAL:

DIRECTORA: DRA. BEATRIZ RENDÓN AGUILAR
ASESOR: DR. JOSÉ ALEJANDRO ZAVALA HURTADO
ASESOR: DR. JUAN ENRIQUE FORNONI AGNELLI

IZTAPALAPA, CIUDAD DE MÉXICO JULIO 2017.

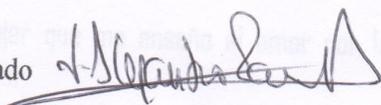
“El Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud de la Universidad Autónoma Metropolitana pertenece al Padrón de Posgrados de Excelencia del CONACyT y además cuenta con apoyo del mismo Consejo, con el convenio PFP-20-93, clave Clave del programa DAFCYT 2002IDPTNNN00324070002, No. Referencia: 001480”.

El jurado designado por las Divisiones de Ciencias Biológicas y de la Salud de las Unidades Cuajimalpa, Iztapalapa y Xochimilco aprobó la tesis que presentó:

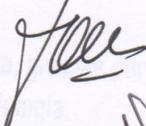
David Bravo Avilez

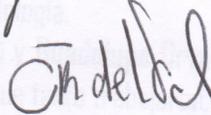
El día 24 de Julio de 2017

Jurado:

Presidente: Dr. José Alejandro Zavala Hurtado 

Secretario: Dra. Beatriz Rendón Aguilar 

Vocal: Dr. Juan Enrique Fornoni Agnelli 

Vocal: Dra. Ek del Val de Gortari 

Vocal: Dr. José Juan Blancas Vázquez 

DEDICATORIA

A los pueblos originarios de Mesoamerica. Por el gran trabajo y relación coevolutiva con las plantas, ya que con esto somos un gran pueblo que aprovechó y aprovecha los recursos naturales de nuestra madre tierra. Gracias a nuestros antepasados por heredarnos todos estos conocimientos que son parte fundamental de mi trabajo de investigación.

A los pueblos originarios y mestizos, actuales encargados de cuidar y seguir conservando estos conocimientos, gracias por compartirme sus saberes y transmitirme un poco de sus enormes conocimientos, acción que es esencial para la preservación de éstos.

A mi directora de tesis, **Dra. Bety Rendón.** Gracias por compartirme tus conocimientos y guiarme para llegar hasta donde estoy, éste es un esfuerzo conjunto y tú eres pieza principal de este logro.

A mi familia:

Mi linda Madre, **Yolanda Avilés Orta.** La mujer que me enseñó el amor por las plantas y la naturaleza, la energía para que funcione mi motor.

Mi Gran Padre, **Ángel Bravo Reyes.** (QEPD). Aunque ya no estas físicamente a mi lado, lo estas en mi mente y me motivas a seguir adelante. "Échele mi Chuy".

A mis Hermanos: **Margarita Bravo Avilez** y **Héctor Bravo Avilez.** Gracias por su apoyo, enseñanzas, confianza, cuidados, motivaciones, y por mantener las enseñanzas de mis padres estando siempre juntos y unidos.

A mi hermosa sobrina **Luz Aylin Bravo Rivera,** gracias por tanta felicidad "chochita" y por déjame enseñarte un poco de la magia-ciencia de la Biología.

A mis abuelos **Senén Avilés Gallardo** (QEPD) y **Guadalupe Orta Lima** (QEPD). Por su gran amor compartido para sus hijos, nietos y la tierra que tanto trabajaron, en la cual crearon una población de manejo *in situ* de pitayas que me permitió familiarizarme con esta temática.

AGRADECIMIENTOS

A los ciudadanos mexicanos que con sus impuestos permitieron se me apoyara vía el CONACYT con una beca doctoral.

A la Coordinación del Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud, al Departamento de Biología de la UAM Iztapalapa, así como al Proyecto de Investigación del Dr. José Alejandro Zavala Hurtado, CONACYT 179296, “Un enfoque de metacomunidades y ecología de las invasiones para el análisis de la dinámica de comunidades en un ecosistema semiárido intertropical en México”, quienes me apoyaron económicamente en la compra de material, salidas al campo y en la asistencia a congresos para la presentación de avances de ésta investigación.

A mi Comité Tutorial: Dra. Beatriz Rendón Aguilar, Dr. José Alejandro Zavala Hurtado, Dr. Juan Enrique Fornoni Agnelli, Dra. Ek del Val de Gortari, Dr. José Juan Blancas Vázquez y Dr. Manuel Arnoldo Castillo Rivera. Por su enriquecimiento a este trabajo de investigación, que, para mí, apenas comienza.

Al Dr. Joél David Flore Rivas y Dra. Claudia González Salvatierra del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, IPICYT, por el apoyo en mi estancia para realizar las pruebas de germinación y apoyo en campo.

A los representantes de los sitios de estudio por permitimos trabajar en sus “montes”, “milpas” y los “huertos” donde estaban presentes las plantas de pitaya. Ajalpán, Puebla: A las autoridades municipales y al representante de la localidad de Piedra ancha; Tilapa, Coxcatlán, Puebla: A los representantes de bienes comunales y comité de vigilancia de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán, entre ellos Sr. Benito Olaya y Sr. Sotero; Miahuatlán, Puebla: A la Sra. Martha y esposo; San Bernardo, Acatlán de Osorio Puebla: Sra. Susana Aviles Orta y Sr. Mario Aviles; San Juan Joluxtla, Oaxaca: Presidente municipal, comité de vigilancia y al Sr. Jaime Torres; Chinango, Oaxaca: Presidente municipal y comité de vigilancia, así como al Sr. Apuleyo Hernández.

A mis compañeros del cubículo y de campo por su apoyo en el trabajo de gabinete y de campo: Beatriz Rendón Aguilar y Luis Alberto Bernal Ramírez, gracias por el apoyo, sugerencias y por estar al pendiente de mi trabajo.

ÍNDICE

RESUMEN.....	9
ABSTRACT.....	10
INTRODUCCIÓN GENERAL.....	12
Crecimiento y ramificación en cactáceas.....	12
Domesticación en cactáceas columnares y su efecto en los mecanismos de defensa.....	14
Literatura citada.....	19
CAPITULO I. Tipos de daño y mecanismos de defensa en Cactaceae	24
Resumen.....	24
Introducción.....	25
Metodología.....	26
Estado del conocimiento del daño en cactáceas.....	27
Subfamilia CACTOIDEAE.....	28
Subfamilia OPUNTIOIDEAE.....	31
Subfamilia PERESKIOIDEAE.....	32
Mecanismos de defensa en cactáceas.....	39
Evidencias de daño en cactáceas columnares del Valle de Tehuacán y la Mixteca baja.....	39
Discusión y conclusiones.....	42
Literatura citada.....	45

CAPITULO II. Variación en los niveles de daño, mecanismos de defensa y adecuación en dos cactáceas columnares del centro de México bajo domesticación.....	55
Resumen.....	55
Introducción.....	56
Métodos.....	62
Sistema de estudio.....	62
<i>Stenocereus pruinosus</i>	63
<i>Stenocereus stellatus</i>	64
Sitio de estudio.....	65
Caracterización de los tipos de daño.....	66
Variación de los niveles de daño.....	67
Variación de los mecanismos de defensa.....	68
Variación en la adecuación.....	70
Correlaciones múltiples.....	72
Variaciones interespecíficas.....	72
Resultados.....	73
Caracterización de los tipos de daño.....	73
Variación de los niveles de daño.....	75
Variación de los mecanismos de defensa.....	78
Variación en la adecuación.....	80
Correlaciones múltiples.....	83
Variaciones interespecíficas.....	87
Discusión.....	88
Conclusiones.....	100
Literatura citada.....	102

CAPITULO III. Primer reporte de <i>Cactophagus spinolae</i> (Coleoptera: curculionidae) en dos especies de <i>Stenocereus</i> en el centro de México.....	112
Resumen.....	112
Abstract.....	113
Introducción.....	113
Métodos.....	114
Resultados y discusión.....	115
Literatura citada.....	116
DISCUSIÓN GENERAL.....	119
CONCLUSIONES FINALES.....	124
PERSPECTIVAS.....	127
LITERATURA CITADA.....	128
Anexo 1.....	131

RESUMEN

Stenocereus pruinosus y *S. stellatus* son dos especies de cactáceas columnares que cecen en el centro de México, han sido utilizadas por los humanos desde tiempos prehispánicos y en la actualidad ambas están sujetas a tres formas distintas de manejo: silvestre, manejo *in situ* y cultivo, las cuales representa un gradiente de domesticación (menor a mayor). De manera general, en cactáceas columnares existen reportes sobre evidencias de daño provocado por factores físicos y biológicos; a pesar de esto, los mecanismos de defensa han sido prácticamente inexplorados. El proceso de domesticación en plantas ha modificado atributos morfológicos, fisiológicos y genéticos, incluyendo algunos mecanismos de defensa (e.g. reducción de metabolitos secundarios y resistencia física). Esta investigación aborda la problemática del daño en cactáceas columnares desde el punto de vista de la ecología evolutiva, basado en los procesos de domesticación, para interpretar una posible relación entre la intensidad de manejo con la presencia y modificación de los mecanismos de defensa y el daño. También se analizan las posibles diferencias entre la región de la Mixteca baja y el valle de Tehuacán. Finalmente, se analiza el estado del arte de la temática de daño en las cactáceas, se muestra evidencia de daño en algunas cactáceas columnares del centro de México y se reportan algunos de los causantes y vectores de daño. Se realizó una revisión bibliográfica a cerca del daño en cactáceas, se ha reportado daño en al menos 58 especies, en su mayoría cactáceas columnares. Los estudios se enfocan al daño biológico, como la herbivoría, pudrición o necrosis de ramas causadas por insectos, nemátodos y hongos; forrajeo en ramas o estructuras reproductivas llevada a cabo por insectos y vertebrados superiores; daño físico, provocado por fuego, heladas, calor excesivo y machetazos por humanos, también, reportan daño causado por la planta parásita *Tristerix aphyllus* en especies de cactáceas columnares. Los estudios que contemplan a los mecanismos de defensa son escasos y mencionan a la cutícula y las espinas como los principales componentes de resistencia. Se registró daño por pudrición en 13 especies de cactáceas columnares distribuidas en el Centro de México (Oaxaca y Puebla), las cuales presentan diferentes niveles de endemismo y la mayoría son manejadas por los humanos. Uno de los causantes del daño en *S. pruinosus* y *S. stellatus* es *Cactophagus spinolae* y sus larvas, el daño se presenta en baja frecuencia, pero si se extiende a la rama principal puede matar a la planta. El daño es significativamente mayor en *S. stellatus* ($4.81\% \pm 0.8$) que en *S. pruinosus* ($2.01\% \pm 0.9$), y también es significativamente mayor en el valle de Tehuacán ($4.89\% \pm 0.9$) que en la Mixteca baja ($2.01\% \pm 0.9$).

Probamos la hipótesis de que la selección humana ha reducido la resistencia, promovido más daño, incrementado la tolerancia y disminuido algunos de los componentes de la adecuación en poblaciones cultivadas respecto a las silvestres en *Stenocereus pruinosus* y *S. stellatus*. Encontramos diferentes tipos de daño. Los niveles de daño y los mecanismos de defensa (principalmente la resistencia) fueron diferentes entre especies y regiones. El daño es mayor en poblaciones cultivadas de *S. stellatus*, mientras en *S. pruinosus* no hay diferencias. Las poblaciones cultivadas de ambas especies mostraron valores significativamente menores de resistencia, mientras que la tasa de ramificación no varía según el manejo ni la región. La respuesta de tolerancia solo se presenta en *S. pruinosus* y las diferencias entre forma de manejo solo se aprecian en la Mixteca baja, donde las poblaciones cultivadas son más tolerantes. Los componentes de adecuación exhiben un

complejo patrón entre forma de manejo y regiones, algunos asociados con los procesos de domesticación.

Las correlaciones múltiples en ambas especies indican que a mayor resistencia hay menor cantidad de daño, mientras que las plantas entre mas dañadas están, disminuyen su adecuación. Por otro lado, en *S. pruinosus* se detecta la presencia de tolerancia y en *S. stellatus* hay mayor resistencia, ya que la adecuación es más eficiente en plantas con mayor presencia de espinas. En *S. pruinosus* las correlaciones por formas de manejo son más inconstantes, así las poblaciones cultivadas son las que presentan tolerancia, en *S. stellatus* no se presenta cambios en las correlaciones según las formas de manejo. La comparación entre regiones, contrario a lo esperado, muestra que las poblaciones de la Mixteca baja de *S. stellatus* son las más resistentes, las menos dañadas y en las que se registró un mayor porcentaje de germinación de semillas; en *S. pruinosus*, las poblaciones de la Mixteca baja presentaron más daño, menor número de frutos, y bajo porcentaje de germinación de semillas, pero mayor número de semillas por fruto. Algunos atributos de los mecanismos de defensa y adecuación en ambas especies reflejan el proceso de domesticación al que han estado sujetos. Sin embargo, las diferencias entre las formas de manejo y regiones no pueden ser atribuidas solo al manejo. En *S. stellatus* se podría visualizar un poco más los efectos del mismo. Sin embargo, se discute que otros componentes medio ambientales, incluso sociales pueden estar actuando en las diferencias encontradas.

ABSTRACT

Stenocereus pruinosus and *S. stellatus* are two columnar cacti from central Mexico, that have been used by humans since prehispanic times. At the present, they are currently subject to three different forms of management: wild, *in situ* managed and cultivated, which represents a gradient of domestication. There are records of different species of columnar cacti that exhibit evidence of damage caused by physical and biological factors; however, defense mechanisms have been practically unexplored. The process of domestication in plants has modified morphological, physiological and genetic attributes, and other defense mechanisms (eg reduction of secondary metabolites and physical resistance). This research focuses on the problem of damage in columnar cacti from the point of view of evolutionary ecology, based on domestic processes, in order to interpret a possible relationship between the intensity of management with the presence and modification of defense mechanisms and damage; also, possible differences between the region of the Mixteca baja and the Valle de Tehuacán are analyzed. Finally, an analysis of the state of art of the damage in the cacti, to show evidence of damage in some columnar cacti from central Mexico, and to detect who are the cause and vectors of damage, was developed. Literature review was made about the damage in cacti, finding some records in at least 58 species, mostly columnar cacti. The studies focus on biological damage, such as herbivory, rot or necrosis of branches caused by insects, nematodes and yeats; foraging in branches or reproductive structures carried out by insects and vertebrates; physical damage, caused by fire, frost, excessive heat and “machete” by humans. Finally, they report damage caused by the

parasitic plant *Tristerix aphyllus* in species of columnar cacti. Research about defense mechanisms is scarce and mentions the cuticle and spines as the main resistance components. Rotting damage was recorded in 13 species of columnar cacti distributed in Central Mexico (Oaxaca and Puebla), which present different levels of endemism; most of them are useful species managed by humans. One of the causes of damage in *S. pruinosus* and *S. stellatus* is the Curculionidae *Cactophagus spinolae* and its larvae; damage occurs at low frequency, but if extended to the main branch, can kill the plant. The damage is significantly higher in *S. stellatus* ($4.81\% \pm 0.8$) than in *S. pruinosus* ($2.01\% \pm 0.9$), and is also significantly higher in the valle de Tehuacán ($4.89\% \pm 0.9$) than in the Mixteca baja ($2.01\% \pm 0.9$).

We tested the hypothesis that human selection has reduced resistance, promoted more damage, increased tolerance and decreased some of the components of fitness in cultivated populations compared to wild populations in *Stenocereus pruinosus* and *S. stellatus*. We find different types of damage. Damage levels and defense mechanisms (mainly resistance) were significantly different between species and regions. The damage is greater in cultivated populations of *S. stellatus*, while in *S. pruinosus* there are no differences. Cultivated populations of both species showed significantly lower values of resistance, while the branching rate did not vary by management or region. The tolerance response is only present in *S. pruinosus*, and the differences in management are only found in the Mixteca Baja, where cultivated populations are more tolerant. The fitness components exhibit a complex pattern between management and regions, some associated with domestication processes.

The multiple correlations in both species indicate that the greater the resistance, the less damage, and the more damaged plants are, the exhibit lower fitness values. On the other hand, in *S. pruinosus* the presence of tolerance is detected and in *S. stellatus* there is greater resistance, since the fitness is more efficient in plants with greater presence of spines. In *S. pruinosus* the correlations by management are more inconsistent, so the cultivated populations are those that present tolerance, in *S. stellatus* there are no changes in the correlations according to the management forms. The comparison between regions, contrary to expectations, shows that the populations of the Mixteca baja of *S. stellatus* are the most resistant, the least damaged and in which there was a higher percentage of germination of seeds; in *S. pruinosus*, the populations of the Mixteca baja presented more damage, less number of fruits, and low germination percentage of seeds, but more seeds per fruit. Some attributes of the defense mechanisms and fitness in both species reflect the process of domestication to which they have been subjected. However, differences between management forms and regions can not be attributed solely to human management. In *S. stellatus* the effects of human management are more evident. However, it is argued that other environmental, even social components may be acting in the differences found.

INTRODUCCIÓN GENERAL

CRECIMIENTO Y RAMIFICACIÓN EN CACTÁCEAS

Las cactáceas son una familia de plantas con características morfológicas y fisiológicas complejas, debido a que se distribuyen principalmente en las zonas áridas y semiáridas del continente americano, bajo condiciones de baja disponibilidad de agua, oscilaciones marcadas de temperatura, entre otros factores de estrés (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003). En general, son especies de crecimiento lento, pero de ciclos de vida largos y con diferentes patrones de crecimiento (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003). El crecimiento está relacionado con el tipo de dominancia que prevalece (apical o lateral), el aumento en el área de superficie fotosintética, así como en la capacidad de almacenamiento de agua. Particularmente, en las cactáceas columnares el crecimiento bajo condiciones naturales puede estar asociado al patrón de ramificación de cada especie. Pocas especies son monopódicas con dominancia apical y solo presentan un tallo sin ramificación: *Neobuxbaumia mezcalaensis*, *Cephalocereus columna-trajani* (Zavala-Hurtado y Díaz-Solís, 1995), otras producen un solo tallo ramificado con presencia de dominancia apical y lateral: *Carnegie gigantea*, *Neobuxbaumia tetetzo*, *N. macrocephala*, mientras que otras más crecen muy ramificadas y la dominancia lateral aporta más al crecimiento través de la producción de ramas nuevas (*Stenocereus* spp., *Lophocereus schottii*, *Myrtillocactus*, *Escontria*, *Pachycereus weberi*, *Isolatocereus dumortieri*, entre otras).

Este crecimiento y patrón de ramificación pueden ser modificados debido a condiciones de estrés asociadas con el viento, heladas, daño humano, o bien por la presencia de daño por herbívoros, así como por la arquitectura misma de cada especie, y su efecto dependerá

fundamentalmente del tipo de dominancia (Zavala-Hurtado y Díaz-Solís, 1995). Las implicaciones del daño se han estimado principalmente en cambios en la ramificación, la tasa de crecimiento y en la reproducción según la altura de la planta antes y después de ocurrir el daño (Zavala-Hurtado y Díaz-Solís, 1995; Medel, 2001). Estos estudios carecen de un marco teórico dentro del enfoque de los mecanismos de defensa en plantas y su papel en las adaptaciones locales de estas especies bajo condiciones particulares. En las cactáceas columnares, los mecanismos de defensa han sido escasamente abordados y muy poco se sabe acerca de los enemigos naturales en este grupo de plantas, el grosor de la cutícula y la presencia de espinas son estructuras que proporcionan resistencia a este grupo de plantas contra algunos insectos y plantas parásitas (Medel, 2001; Soares *et al.*, 2010; Falcão *et al.*, 2012), también seguramente confieren resistencia la presencia de diversos compuestos químicos tal como se han reportado en cactáceas columnares y globosas (Kircher *et al.*, 1967; Bruhn y Sánchez-Mejorada, 1977; Braz y Silva, 2003; El-Seedi, *et al.*, 2005). Se ha demostrado la presencia de tolerancia, estimada como la compensación por daño por ramificaciones que reduce el impacto en la adecuación (Medel, 2001). Sin embargo, la tolerancia resulta un tanto complejo estimarla en plantas perennes y sobre todo en especies de crecimiento lento, como es el caso de las cactáceas columnares. Otros trabajos mencionan a la “reparación”, el cuál es un termino similar a la “compensación”, pues las cactáceas después de ser dañadas físicamente, compensan con mayor producción de materia vegetal; la reparación ha sido investigada en la cactácea columnar no ramificada *Cephalocereus columna-trajani* (Zavala-Hurtado y Díaz-Solís, 1995).

Los mecanismos de defensa en plantas han sido abordados principalmente en especies anuales y de interes comercial (Rosenthal y Dirzo, 1997, Valverde *et al.*, 2001; Chaudhary,

2013; Turcotte *et al.*, 2014), en las cuales se han determinado a los organismos causantes de daño y las estructuras de la planta que aportan resistencia contra ellos. La tolerancia ha sido recientemente incorporada y al igual que la resistencia, los estudios se han realizado en plantas anuales (Roy y Kirchner, 2000; Núñez-Farfán *et al.*, 2007). Dichos estudios indican que la tolerancia se expresa a través de diferentes respuestas compensatorias que implican ajustes en la asignación de recursos a estructuras de almacenamiento y crecimiento, encontrando que hay especies que subcompensan, compensan o sobrecompensan. Si la respuesta compensatoria no afecta la adecuación, se habla entonces de compensación total (Strauss y Agrawal, 1999; Juenger y Lennartsson, 2000).

Debido a la escasa literatura acerca de daño y los mecanismos de defensa en las cactáceas columnares, el presente trabajo es un acercamiento a ésta problemática.

DOMESTICACIÓN EN CACTÁCEAS COLUMNARES Y SU EFECTO EN LOS MECANISMOS DE DEFENSA

Las cactáceas columnares en su mayoría representan una fuente de alimentación cotidiana (Casas, 2002; Luna-Morales, 2004), rica en nutrientes, para diversos grupos humanos establecidos en los sitios donde crece este grupo de plantas. De las 170 especies de cactáceas columnares distribuidas en América, se estima que entre 70 y 80 están presentes en México (Bravo, 1978). De éstas, unas 45 son utilizadas por los humanos en tres distintas formas de manejo: **silvestres**, es decir, se aprovechan en el mismo lugar donde se distribuyen naturalmente. De las 45 especies, el 100% se utilizan en su área natural de distribución mediante prácticas de recolección; de éstas, 17 especies son también toleradas o manejadas *in situ*, que implica un manejo agroforestal; y finalmente, 12 especies de éstas,

además son **cultivadas**, la mayoría gracias a que se propagan vegetativamente con facilidad y se establecen en huertos de traspatio o comerciales (Casas, 2002). Las tres formas de manejo en una misma especie corresponden a poblaciones que se encuentran sujetas a un gradiente de domesticación, donde las plantas cultivadas representan mayor intensidad de selección artificial, asociada a ciertas prácticas agrícolas que incluyen principalmente la selección de fenotipos para propagarlos, limpieza del terreno, abono, eliminación de competidores, poda, que ocurre en terrenos de cultivo exclusivamente establecidos para dicho fin; la forma de manejo silvestre, las prácticas de manejo se basan exclusivamente en la cosecha de frutos deseados (selección de fenotipos) sin la existencia de prácticas agrícolas, en tanto el manejo *in situ* representa la fase intermedia entre ambas, y consiste en seleccionar fenotipos deseados y eliminan los no deseados, junto con ciertas prácticas agrícolas como limpieza del terreno, abono, eliminación de competidores, poda, dentro de un área de aclareo. Las plantas de las diferentes formas de manejo pueden crecer de forma simpátrica, por ello existe entrecruzamiento entre las distintas poblaciones por el flujo de polen, gracias a insectos y murciélagos polinizadores, así como por la dispersión de semillas llevada a cabo por aves y murciélagos (Valiente-Banuet, 2002). Algunas especies son manejadas más intensamente que otras, y también es posible que en una misma especie se presente con mayor frecuencia alguna de las formas de manejo.

Esta gama de interacciones hombre – cactáceas columnares nos indica que para México, todas las cactáceas columnares que son manejadas en las tres formas, se encuentran en vías de domesticación. La domesticación genera una serie de cambios morfofisiológicos y genéticos conocidos como síndromes de domesticación. Los cambios morfofisiológicos y genéticos resultantes del proceso de domesticación, así como aquellos generados al

ambiente vía las prácticas culturales, pueden tener implicaciones importantes en la disminución o pérdida de los mecanismos de defensa y consecuentemente una susceptibilidad a la incidencia de daño (Schwanitz, 1966; Harlan, 1975; Rindos, 1984; Heiser, 1988). En este grupo de plantas se han abordado aspectos sobre variación morfológica, niveles de entrecruzamiento entre poblaciones con diferente forma de manejo y niveles de diversidad genética, particularmente en *Stenocereus stellatus*, *S. pruinosus*, *Escontria chiotilla*, *Polaskia chichipe* y *P. chende* (Otero-Arnaiz *et al.*, 2005; Tinoco *et al.*, 2005; Blancas *et al.*, 2006; Casas *et al.*, 2005; Parra *et al.*, 2010). A pesar de que se han reportado efectos significativos en los mecanismos de defensa, atribuidos a la domesticación en cultivos de importancia mundial, como el algodón, tomate o maíz (Chaudhary, 2013), no hay estudios que analicen el efecto de la domesticación en la variación de los niveles de daño y los mecanismos de defensa en estas especies de cactáceas columnares.

Las cactáceas columnares del género *Stenocereus* distribuidas en el centro de México, denominadas “pitayas”, son un grupo de plantas donde se pueden analizar estas cuestiones, ya que presentan poblaciones con las tres formas de manejo y muestran evidencias de daño. Un estudio previo compara con un índice la intensidad de manejo de diversas especies útiles en el Valle de Tehuacán, entre éstas las dos especies de *Stenocereus*; estiman una mayor intensidad de manejo para *S. pruinosus* (González-Insuasti y Caballero, 2007), por esta razón, en la presente investigación también se compararon ambas especies.

Actualmente, existen dos grandes regiones productoras de las llamadas “pitayas” en nuestro país. La primera está ubicada, según Pimienta *et al.* (1999), en la Subcuenca de Sayula, que

incluye parte de los estados de Guanajuato, Jalisco, Michoacán, Querétaro y Zacatecas, donde principalmente es utilizada la especie *S. queretaroensis*. La segunda región productora de “pitayas” está ubicada en el Centro de México: La Mixteca baja y el valle de Tehuacán, en parte de los estados de Oaxaca, Puebla y Guerrero, donde son utilizadas *S. pruinosus* y *S. stellatus*, a partir de las diferencias en cuanto a las prácticas de manejo reportado entre éstas regiones del centro de México (Casas *et al.*, 2005), también se analizaron las diferencias entre los atributos estimados en ambas regiones.

La mayoría de las publicaciones enfocadas a los problemas que presentan las cactáceas, se centran en los que ponen en riesgo su integridad a causa de la introducción de especies exóticas, la degradación del hábitat, el cambio de uso del suelo, la extracción de leña y sobre todo el saqueo de plantas. En estos contextos, se analizan aspectos de su ecología poblacional, ecología reproductiva, dinámica poblacional, estructura de tamaños, ocupación del hábitat, tasas de germinación de semillas, supervivencia de plántulas, entre otros (Contreras y Valverde, 2002; Álvarez *et al.*, 2004; Hernández-Oria *et al.*, 2007; Chávez *et al.*, 2007; Flores y Jurado, 2009; Valverde *et al.*, 2009; Jiménez, 2011). Diversas cactáceas columnares del centro de México presentan serios problemas de daño de origen biológico y no biológico (Obs. Pers.), causado por diversos organismos (insectos, mamíferos, hongos, bacterias), en su mayoría desconocidos para la ciencia ya que no han sido descritos.

Con base en los planteamientos anteriores, los objetivos de la presente tesis fueron: 1) Analizar el nivel de conocimiento acerca del daño en cactáceas columnares. 2) Estimar las posibles variaciones de los mecanismos de defensa, el daño y la adecuación asociados al manejo, tomando como ejemplo a dos especies de cactáceas del género *Stenocereus*. 3)

Contribuir en el conocimiento acerca de los enemigos naturales de *Stenocereus* del centro de México y estimar el daño que causan.

Para ello la tesis está dividida en tres capítulos que responden a cada uno de los objetivos planteados.

En el **capítulo I. “Tipos de daño y mecanismos de defensa en Cactaceae”**, se presenta una revisión acerca de los tipos de daño, así como los trabajos que analizan los mecanismos de defensa en las cactáceas columnares en el continente americano, también se presentan evidencias de daño en diversas cactáceas columnares del Centro de México, principalmente la Mixteca baja (Oaxaqueña y Poblana) y el valle de Tehuacán, y se presentan algunos insectos colectados asociados al daño por pudrición.

El **capítulo II “Variación en los niveles de daño, mecanismos de defensa y adecuación en dos cactáceas columnares del centro de México bajo domesticación”**, corresponde a un estudio poblacional para analizar las posibles consecuencias de los síndromes de domesticación relacionados con los niveles de daño, los mecanismos de defensa, considerando componentes de la resistencia y tolerancia y la adecuación, estimada mediante la cantidad de frutos, números de semillas y el porcentaje de germinación de las semillas, en poblaciones de *S. pruinosus* y *S. stellatus* con tres distintas formas de manejo en el centro de México: Mixteca baja y valle de Tehuacán.

En el capítulo III **“Primer reporte de *Cactophagus spinolae* (Coleoptera: Curculionidae) en dos especies de *Stenocereus* (Cactaceae) en el centro de México”**, se presenta un acercamiento al conocimiento de los enemigos naturales que provocan daño en estas especies de cactáceas columnares, mediante el primer registro de daño para éstas

especies por el curculiónido *Cactophagus spinolae* y se cuantifica el daño causado en las regiones: Mixteca baja y valle de Tehuacán.

Finalmente, se presenta una discusión y conclusiones generales de la tesis, así como perspectivas de la problemática.

LITERATURA CITADA

- Álvarez R., Godínez H., Guzmán U. y P. Dávila. 2004. Aspectos ecológicos de dos cactáceas mexicanas amenazadas: implicaciones para su conservación. Boletín de la Sociedad Botánica de México, 75: 7-16.
- Blancas J.J., Parra F., Lucio J.D., Ruíz-Durán M.E., Pérez-Negrón E., Otero-Arnaiz A., Pérez-Nasser N., y A. Casas. 2006. Manejo tradicional y conservación de la diversidad morfológica y genética de *Polaskia* spp. (Cactaceae) en México. Zonas Áridas, 10: 20-40.
- Bravo H.H. 1978. Las cactáceas de México 2a. ed. Vol. 1. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 743 pp.
- Braz O.A.J. y M.F.M. Silva. 2003. Alkaloid production by callous tissue cultures of *Cereus peruvianus* (Cactaceae). Applied Biochemistry and Biotechnology. (104): 149-155.
- Bruhn J.G. y H. Sánchez-Mejorada. 1977. Phenethylamines from *Echinocereus cinerascens* and *Pilosocereus chrysacanthus*. Phytochemistry. 16: 622-623.
- Casas A., Pickersgill B., Caballero J. y A. Valiente-Vanuet. 1997. Ethnobotany and domestication in xoconochtli, *Stenocereus stellatus* (Cactaceae), in the Tehuacán Valley and the Mixteca baja, México. Economic Botany. 51(3): 279-292.

- Casas A. 2002. Uso y manejo de cactáceas columnares mesoamericanas. Conabio. Biodiversitas. 40:18-23.
- Casas A., Cruse-Sanders J., Morales E., Otero-Arnaiz A. y A. Valiente-Banuet. 2005. Maintenance of phenotypic and genotypic diversity in managed populations of *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) by indigenous peoples in Central Mexico. Biodiversity and Conservation. 1-20.
- Chaudhary B. 2013. Plant Domestication and Resistance to Herbivory. International Journal of Plant Genomics. 2013;2013:572784. doi:10.1155/2013/572784.
- Chávez M.R., Hernandez O.J.G. y M.E. Sánchez. 2007. Documentación de factores de amenaza para la flora cactológica del semidesierto Queretano. Bol. Nakari, 18(3): 89-95.
- Contreras C., y T. Valverde. 2002. Evaluation of the conservation status of rare cactus (*Mammillaria crucigera*) through the analysis of its population dynamics. Journal of Arid Environments. 51(1): 89-102.
- El-Seedi H.R., De Smet P.A.G.M., Beck O., Possnert G. y J.G. Bruhn. 2005. Prehistoric peyote use: Alkaloid analysis and radiocarbon dating of archaeological specimens of *Lophophora* from Texas. Journal of Ethnopharmacology. 101(1-3): 238-242.
- Falcão H.M., Oliveira M.T., Mergulhão A.C., Silva M.V. y M.G. Santos. 2012. Ecophysiological performance of three *Opuntia ficus-indica* cultivars exposed to carmine cochineal under field conditions. Scientia Horticulturae. 150: 419-424.
- Flores J., y E. Jurado. 2009. Efecto de la densidad de semillas en la germinación de *Isolatocereus dumortieri* y *Myrtillocactus geometrizans*, cactáceas columnares endémicas de México. Revista Mexicana de Biodiversidad. 80: 141- 144.

- Godínez-Álvarez H., Valverde T. y P. Ortega-Baes. 2003. Demographic trends in the Cactaceae. *The botanical review*. 69(2): 173-203.
- González-Insuasti M.S. y J. Caballero. 2007. Managing plant resources: How intensive can It be? *Human ecology*. 35: 303-314.
- Harlan J. 1975. *Crops and man*. Madison, WI: American Society of Agronomy.
- Heiser C.B. 1988. Aspects of unconscious selection and the evolution of domesticated plants. *Euphytica*. 37: 77-81.
- Hernández-Oria, J.G., Chávez-Martínez R. y E. Sánchez-Martínez. 2007. Factores de riesgo en las Cactaceae amenazadas de una región semiárida en el sur del desierto chihuahuense, México. *Interciencia*. 32: 728-734.
- Jiménez S.C.L. 2011. Las cactáceas mexicanas y los riesgos que enfrentan. *Revista digital universitaria*. 12(1). <http://www.revista.unam.mx/vol.12/num1/art04/index.html>
- Kircher H.W., Heed W.B., Russell J.S. y J. Grove. 1967. Senita cactus alkaloids: Their significance to Sonoran Desert *Drosophila* ecology. *Journal of Insect Physiology*. 13(12): 1869-1874.
- Medel, R. 2001. Assessment of correlation selection on tolerance and resistance traits in a host plant-parasitic plant interaction. *Evolutionary Ecology*. 15: 37-52.
- Núñez-Farfán J., Fornoni J. y P.L. Valverde. 2007. The Evolution of Resistance and Tolerance to Herbivores. *The Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. 38:541–566.

- Otero-Arnaiz A., Casas A., Hamrick J.L. y J. Cruse-Sanders. 2005. Genetic variation and evolution of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) under domestication in the Tehuacan Valley, Central Mexico. *Molecular Ecology*. 14: 1603–1611.
- Parra F., Casas A., Peñaloza-Ramírez J.M., Cortés-Palomec A.C., Rocha-Ramírez V. y A. González-Rodríguez. 2010. Evolution under domestication: ongoing artificial selection and divergence of wild and managed *Stenocereus pruinosus* (Cactaceae) populations in the Tehuacán Valley, Mexico. *Annals of Botany*. 106: 483-496.
- Pimienta B.E., Ovalle P.P., y D.L., Covarrubias. 1999. Descripción de los sistemas de producción de pitayo, en: El pitayo en Jalisco y especies afines en México. Pimienta B.E. (Ed.). Universidad de Guadalajara, 1999. Fundación produce Jalisco, A.C. Jalisco, México, pp. 91-113.
- Rindos D. 1984. The origins of agriculture. An evolutionary perspective. Academic Press, Inc New York, pp.325.
- Rosenthal J.P. y R. Dirzo. 1997. Effects of life history, domestication and agronomic selection on plant defence against insects: evidence from maizes and wild relatives. *Evolutionary Ecology*. 11: 337-355.
- Roy B.A., y J.W. Kirchner. 2000. Evolutionary dynamics of pathogen resistance and tolerance. *Evolution*. 54(1):51-63.
- Smith C.E. 1967. Plant remains. In Byers D.S. (Ed.) The prehistory of the Tehuacán Valley. University of Texas Press. Austin, Texas. USA. Pp. 220-225.

- Soares M.G., Batista J.C., Da Silva L.C., Luis D.M., Soares L.L., Ferreira M.V. y D.S. Cordeiro. 2010. Anatomy of different forage cacti with contrasting insect resistance. *Journal of Arid Environments*. 74: 718–722.
- Schwanitz F. 1966. The origin of cultivated plants. Harvard University Press. Cambridge, Mas.
- Tinoco A., Casas A., Luna R. y K. Oyama. 2005. Population genetics of *Escontria chiotilla* in wild and silvicultural managed populations in the Tehuacan Valley, Central México. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 52: 525–538.
- Valiente-Banuet A. 2002. Vulnerabilidad de los sistemas de polinización de cactáceas columnares de México. *Revista Chilena de Historia Natural*. 75: 99-104.
- Valverde P.L., Fornoni J. y J. Núñez-Farfán. 2001. Defensive role of leaf trichomes in resistance to herbivorous insects in *Datura stramonium*. *Journal of Evolutionary Biology*. 14: 424-432.
- Valverde P.L., Zavala-Hurtado J.A., Jiménez-Sierra C., Rendón-Aguilar B., Cornejo-Romero A., Rivas-Arancibia S., López-Ortega G. y M.A. Pérez-Hernández 2009. Evaluación del riesgo de extinción de *Mammillaria pectinifera*, cactácea endémica de la región de Tehuacán-Cuicatlán. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 80: 219-230.
- Zavala-Hurtado J.A. y A. Díaz-Solís. 1995. Repair, growth, age and reproduction in the gigant columnar cactus *Cephalocereus columna-trajani* (Karwinski ex. Pfeiffer) Schumann (Cactaceae). *Journal of Arid Environments*. 31: 21-31.

CAPITULO I

TIPOS DE DAÑO Y MECANISMOS DE DEFENSA EN CACTACEAE

RESUMEN

En condiciones de aridez severa, bajo las que crecen la mayoría de las cactáceas, la regeneración de tejidos dañados resulta costosa, por ello deben presentar mecanismos de defensa especializados. La resistencia y tolerancia han sido prácticamente inexplorados en las cactáceas columnares, a pesar de las evidencias de daño provocado por factores físicos (sol, heladas, fuego) y biológicos (bacterias, levaduras, artrópodos, aves y mamíferos). La presente revisión corresponde a una síntesis sobre estudios enfocados al daño en cactáceas en el continente americano. También se presentan algunas evidencias de daño por pudrición en algunas especies de cactáceas columnares del centro de México.

Se consultaron publicaciones con el buscador Google académico y en bases de datos electrónicas a partir de las palabras clave: “damage, cacti, insect, herbivores, pest”. Las evidencias de campo se realizaron durante tres años en diferentes localidades en los estados de Puebla y Oaxaca. Las publicaciones referentes al daño en cactáceas inician a partir de finales de los años 70 y sólo se reporta daño en alrededor de 58 taxa de las aproximadamente 1500 especies de cactáceas descritas. Las investigaciones se orientan a cactáceas columnares. Un análisis de componentes principales muestra que las especies estudiadas referentes al daño se congregaron en cuatro grupos que se establecieron por el tipo de daño que presentaban: grupo I, las que son dañadas por diversos insectos como *Hypogeococcus pungens* y *Cactoblastis cactorum*, por nemátodos, así como por la planta parásita *Tristerix aphyllus*; grupo II, las que son dañadas por mamíferos superiores, humanos y aves; grupo III, especies dañadas por factores físicos como el viento, heladas, radiación solar; grupo IV, especies de *Hylocereus* que son dañadas por *Cactophagus spinolae*. Estas agrupaciones tienen poca afinidad taxonómica y con su distribución. Los estudios que contemplan a los mecanismos de defensa son escasos y mencionan a la cutícula y las espinas como los principales componentes de resistencia. La tolerancia se aborda de manera explícita en solo un estudio.

Las evidencias de campo sobre la incidencia de daño en cactáceas columnares se basan en observaciones de daño por pudrición en 13 especies distribuidas en el Centro de México (Oaxaca y Puebla), las cuales presentan diferentes niveles de endemismo y la mayoría son manejadas por los humanos desde tiempos prehispánicos. Se colectaron diversos insectos asociados al daño por pudrición.

A partir de esta revisión se plantea la necesidad de desarrollar investigación enfocada en conocer a los organismos que causan el daño y desarrollar planes de manejo fitosanitario contra plagas y enfermedades, de ser posible con técnicas amigables con el medio ambiente, que incluyen el manejo adecuado de las poblaciones, así como el control biológico o usando insecticidas orgánicos.

INTRODUCCIÓN

Entre las adaptaciones que presentan las Cactáceas a las condiciones de aridez severa, se encuentra la presencia de mecanismos de defensa especializados, debido a que en estas condiciones resulta mucho más difícil regenerar los tejidos dañados por diferentes factores: exceso de calor, heladas, incendios naturales y daño por herbívoros (Rhoades, 1979; Lundberg y Palo, 1993). De los dos mecanismos de defensa existentes en la naturaleza, la resistencia y la tolerancia, prácticamente no existen estudios para este grupo de plantas. La resistencia, definida como la capacidad de las plantas para evadir el daño, se ha analizado en múltiples especies e incluye resistencia principalmente a daño por herbívoros (Rasmann *et al.*, 2011; Mithöfer y Boland, 2012). Por su parte, la tolerancia, definida como la habilidad que presentan las plantas para reasignar recursos y mantener la adecuación en presencia de daño (Rasmann *et al.*, 2011) ha sido prácticamente inexplorada (Juenger y Lennartsson, 2000; Medel, 2001), aunque algunos autores han utilizado el término reparación para definir el proceso de crecimiento, ramificación y reproducción después del daño físico causado a las plantas monopódicas (Zavala-Hurtado y Díaz-Solís, 1995), como un término equivalente a la tolerancia.

Las cactáceas presentan su principal área de diversificación en México con 669 especies (Guzmán *et al.*, 2003). Las especies columnares están representadas por 80 taxa, de las cuales aproximadamente 45 han sido utilizadas por los humanos, algunas desde épocas prehispánicas (Callen, 1967; Casas, 2002; Luna-Morales, 2004). Actualmente, se han observado poblaciones de diferentes especies de cactáceas con pudrición en las ramas, por

lo que es necesario conocer el estado del arte sobre el daño al que están expuestas, así como los organismos que lo provocan.

En la presente revisión se presenta información sobre estudios enfocados al daño en cactáceas en el continente americano. Se consideraron aspectos relacionados con las características del daño y el tipo de organismos que lo ocasionan. También se presentan algunas evidencias de campo de observaciones llevadas a cabo en algunas especies de cactáceas columnares del centro de México con presencia de daño por pudrición, todas ellas con diferentes formas de manejo.

METODOLOGÍA

ESTADO DEL ARTE SOBRE DAÑO EN CACTÁCEAS. - Se consultaron publicaciones con el buscador Google académico y en bases de datos electrónicas como ISI Web Knowledge y Cabdirect. A partir de las palabras clave: damage, cacti, insect, herbivores, pest y disease (en inglés y español) se obtuvieron los trabajos y sobre eso se hizo la clasificación de los estudios por especie de cactácea y tipo de daño.

Con el fin de encontrar un posible patrón entre los tipos de daño presente en las cactaceas, así como una posible relación de este patrón con la distribución geográfica de las especies, afinidad taxonómica y/o la forma biológica, se aplicó un análisis multivariado de conglomerados, utilizando una matriz de distancia Euclidiana de la presencia–ausencia del daño registrado en los 58 taxones. Se obtuvo un dendograma siguiendo el método de Ward, utilizando el programa estadístico XLSTAT 2016.

EVIDENCIAS DE CAMPO DE DAÑO EN CACTÁCEAS COLUMNARES. - Se realizaron recorridos durante tres años en diferentes localidades de la Mixteca baja (en Puebla y Oaxaca) y del valle de Tehuacán, Puebla y se tomaron fotografías de los individuos dañados para tener evidencias del daño presentes en campo en éstos sitios, además se colectaron insectos asociados al daño por pudrición en ramas dañadas de plantas en pie (Navarrete, Com.pers.).

ESTADO DEL CONOCIMIENTO DEL DAÑO EN CACTACEAS

Las publicaciones referentes al daño en cactáceas ocurren de manera sistemática a partir de finales de los años 70. Resalta el hecho de que un cúmulo importante de publicaciones está relacionado con control biológico en cactáceas invasoras en países como Australia, Japón y diversos países de África, y trabajos que mencionaban daño en plantas en invernadero, el cual no fue incorporado en esta revisión, debido a que nuestro interés es el análisis de especies nativas del continente americano y porque las especies que han sido introducidas a otros continentes o presentes en invernaderos, no reflejan lo que pasa en su estado natural.

A pesar de la existencia de cerca de 1500 especies de cactáceas descritas (Anderson 2001), sólo se han analizado o reportado daño en al menos de 58 de ellas, las cuales pertenecen a 29 de los cerca de 100 géneros reconocidos, es decir, la mayoría comprenden a una o dos especies por cada uno de los géneros estudiados. Los estudios que reportan daño son por una parte los que reportan daño biológico (herbivoría, parasitismo, enfermedades por hongos, virus y bacterias) y los que reportan daño por factores físicos (heladas, insolación, fuego o machetazos), y las especies con daño están distribuidas desde el sur de los Estados

Unidos de Norte America y norte de México, hasta Argentina, incluyendo el Caribe. Se observaron diferencias según el número de especies dañadas, y los efectos causales a nivel de las 3 subfamilias y las respectivas tribus (9) que conforman a la familia Cactaceae. A continuación, se desglosan los resultados por subfamilia y tribu (Tabla 1).

Subfamilia CACTOIDEAE

Los estudios están enfocados hacia especies columnares de la tribu Pachycereeae en México y Norteamérica y las tribus Cereeae, Trichocereae y Browningieae, en su mayoría columnares de Sudamérica.

Para el caso de Pachycereeae, los trabajos se han centrado en siete géneros que se distribuyen en los desiertos de Sonora y Baja California, en la región semiárida del centro de México, valle de Tehuacán y Mixteca baja (Oaxaca, Puebla y Guerrero), así como en Cuba. Los géneros analizados son: *Acanthocereus*, *Carnegiea*, *Dendrocereus*, *Myrtillocactus*, *Neobuxbaumia*, *Pachycereus* y *Stenocereus*. Los daños por herbivoría son provocados por larvas y adultos de insectos como: *Scyphophorus*, *Cactophagus*, *Nasutitermes*, *Neotermes* y hemípteros (Anderson, 1948; Vila *et al.*, 2004; Villalobos *et al.*, 2007; Maya *et al.*, 2011; Bravo-Avilez *et al.*, 2014). Se reporta forrajeo en ápices tiernos y botones florales por hormigas del género *Atta* (Pimienta *et al.*, 1999); forrajeo en ramas por mamíferos como cabras, roedores; daño por aves, así como daño por machetazos por el hombre (Villalobos *et al.*, 2007; Danzer y Drezner, 2014; Obs. Pers.). El daño en ramas también es ocasionado por nemátodos: *Meloidogyne*, *Helicotylenchus*, *Tylenchorhynchus*, *Trichodorus* y *Hemicycliophora* (Rincon *et al.*, 1989). La necrosis de

ramas es causada por levaduras de los géneros: *Fusarium*, *Cladosporium*, *Colletotrichum*, *Phoma* y *Molinia* (Vila *et al.*, 2004; Monreal-Vargas *et al.*, 2014). Otras especies presentan daño físico, generalmente expresado como oscurecimiento en la superficie de la epidermis, congelamiento de ramas y lesiones superficiales de ramas por diversas causas, entre ellas la radiación UV-B, machetazos por el hombre, entre otros (Nobel, 1980; Evans *et al.*, 1992; Holguin *et al.*, 1993; Bashan *et al.* 1995; Evans *et al.*, 2001; Flores y Yeaton, 2003; Evans, 2005, Villalobos *et al.*, 2007).

Para la tribu Cereeae, son cinco los géneros que se han reportado, en su mayoría de especies columnares: *Cereus*, *Cipocereus*, *Pilosocereus*, *Praecereus*, y un género de especie globosa: *Melocactus*. El daño por herbívoros es llevado a cabo principalmente por insectos, entre ellos *Hypogeococcus festerianus*, conocido como “piojo harinoso”, *Cactophagus spinolae* e insectos de la familia Cerambycidae (Vaurie, 1967; Pérez Sandy y Cuén *et al.*, 2006; Abreu *et al.*, 2012); también por una especie de nemátodos: *Meloidogyne incognita* y bacterias del género: *Erwinia* (Ortega y Fernández, 1989). Pocas son las especies que presentan daño por lesiones superficiales de la rama (Evans y Macri, 2008).

La tribu Trichocereae ha sido analizada en cuatro géneros, tres de especies columnares: *Cleistocactus*, *Harrisia* y *Echinopsis* y una globosa: *Gymnocalycium*. El daño por herbívoros es causado por el piojo harinoso: *Hypogeococcus festerianus*, por el barrenador de cactus: *Moneilema*, el nematodo: *Meloidogyne incognita* y la bacteria: *Erwinia* (Ortega y Fernández, 1989; Pérez Sandy y Cuén *et al.*, 2006), así como por ganado vacuno y asnal (Peco *et al.*, 2011; Malo *et al.*, 2011). También hay reporte de daño por la planta parásita *Tristerix aphyllus* (Silva y Martínez, 1996; Medel *et al.*, 2010). El daño físico se presenta

como lesiones superficiales de ramas por acumulación de ceras epicuticulares, por heladas, daño por humanos para la producción de artesanías como el “palo de lluvia” que se elabora con la madera (Evans *et al.*, 1994; Ginocchio y Montenegro, 2000).

La tribu Browningieae es analizada en tres géneros: *Armatocereus*, *Jasminocereus* y *Neoraimondia* de Sudamérica, todas columnares. Presentan daño por herbivoría por una especie de hormiga del género *Camponotus* (Novoa *et al.*, 2005) y daño no biológico como lesiones superficiales de las ramas por radiación solar (Evans y Macri, 2008).

Para la tribu Cacteeae se reporta daño en cuatro géneros de México: *Astrophytum*, *Mammillaria*, *Ferocactus* y *Echinocactus*, todas especies globosas. Las especies son dañadas por insectos de la familia Cerambicidae y de los géneros: *Cactophagus* y *Narnia*; así como por mamíferos herbívoros como la ardilla: *Spermophilus mexicanus*, roedores, conejos y asnos (Vaurie, 1967; Blom y Clark, 1980; Martínez-Ávalos *et al.*, 2007; Jiménez-Sierra y Eguiarte, 2010); además son dañadas por el hongo fitopatógeno *Phytophthora infestans*, la bacteria: *Erwinia* y el nematodo: *Meloidogyne incognita* (Ortega y Fernández, 1989; Martínez-Ávalos *et al.*, 2007). También se reporta daño por golpes, decoloración de la cutícula y destrucción del ápice sin conocer causas (McIntosh *et al.*, 2011).

Para las tribus restantes existen pocos estudios de daño, así tenemos que la tribu Hylocereeae ha sido analizada en dos géneros: *Hylocereus* y *Selenicereus*, para el sur de México y Brasil, ambos géneros son de plantas trepadoras. El daño por herbívoros es causado por insectos, larvas y adultos de *Cactophagus*, *Ozamia*, *Narnia*, *Euphoria* y nemátodos de los géneros: *Helicotylenchus*, *Meloidogyne*, *Dorylaimus*, *Tylenchus*, *Aphelenchus* y

Pratylenchus; así como bacterias no identificadas que causan pudrición blanda de los tallos (Valencia *et al.*, 2003; Ramírez-Delgadillo *et al.*, 2011; Guzmán-Piedrahita *et al.*, 2012; López-Martínez *et al.*, 2016).

La tribu Notocactaceae con un género de Sudamérica: *Eulychnia*, presenta reportes de daño por la planta parásita *Tristerix aphyllus* (Medel *et al.*, 2010). Finalmente, para las tribus Calymmantheae y Rhipsalideae no hay reportes de daño.

Subfamilia OPUNTIOIDEAE

Se tienen reportes de daño para la tribu Opuntieae, en el género *Opuntia*, ampliamente estudiado debido a su importancia económica en México y en menor proporción para Sudamérica. Dentro de las especies más estudiadas podemos mencionar a *O. ficus-indica*, *O. undulata*, *O. cochenillifera*, *O. humifusa*, *O. stricta*, *O. macrocentra* y *O. spp.* El daño por herbivoría en ramas y flores es causado por forrajeo de insectos de los géneros, *Cactophagus*, *Dactylopius*, *Metamasius*, *Cylindrocopturus*, *Cactoblastis*, *Platynota*, así como conejos y liebres. (Vaurie, 1967; Hoffman *et al.*, 1993; Rodríguez *et al.*, 2009; Soares *et al.*, 2010; Falcao *et al.*, 2012; Jezorek y Stilling, 2012; Bautista-Martínez *et al.*, 2014).

También hay reportes de daño en la tribu Cyllindropuntieae, en el género *Cylindropuntia*, se menciona a *Cylindropuntia bigelovii* y *C. echinocarpa*, *C. ramosissima*, *O. ganderi* y *C. spp.* El daño por herbivoría en ramas es causado por el insecto *Cactophagus spinolae* (Vaurie, 1967). El daño físico reportado es causado por heladas (Bobich *et al.*, 2014).

Subfamilia PERESKIOIDEAE

Los reportes de daño sobre las Pereskias son escasos. Se menciona daño por herbivoría en *Pereskia aculeata*, causado por diversos insectos: *Catorhintha schaffneri*, *Acanthodoxus machacalis*, *Maracayia chlorisalis*, *Cryptorhynchus* sp., y *Asphondylia* sp. (Paterson *et al.*, 2014).

Tabla 1. Tipos de daño y principales causantes, en las cactáceas del continente americano, estudios analizados en la presente revisión.

Subfamilia	Tribu	Especie de Cactaceae con daño	Organismos causantes del daño	Tipo de daño	País o región	Cita
Cactoideae	Pachycereae	<i>Acanthocereus</i>	Nematodos: <i>Meloidogyne, Helicotylenchus, Tylenchorhynchus, Trichodorus, Hemicycliophora</i>	Herbivorismo	Colombia	Rincon <i>et al.</i> , 1989
		<i>Carnegiea gigantea</i>	Insectos: <i>Cactophagus spinolae</i> Mamíferos: <i>Neotoma albigula</i> Aves: <i>Colaptes chrysoides</i> <i>Melanerpes uropygialis</i> Factores físicos	Por pudrición Obscurecimiento epidérmico Por congelamiento Roentía y cavidades para nidos Por fuego, relámpagos, disparos con arma de fuego	Norte de México y Sur de los Estados Unidos de América	Anderson, 1948 Evans <i>et al.</i> , 1992 Nobel, 1980 Danzer and Drezner, 2014
		<i>Dendrocereus nudiflorus</i>	Hongos: <i>Fusarium oxysporum, cladosporium sp.</i> Insectos: <i>Nasutitermes ripperti, Neotermea jouteli</i> ; orden: Isoptera.	Pudrición en ramas y frutos	Cuba	Vila <i>et al.</i> , 2004
		<i>Myrtillocactus geometrizans</i>	Hogos: <i>Fusarium oxysporum, Colletotrichum gloeosporioides, Phoma sp, Monilia sp, P. epicoccina</i> Factores físicos	Pudrición de ramas Congelamiento	Norte de México	Monreal-Vargas <i>et al.</i> , 2014 Flores and Yeaton, 2003
		<i>Neobuxbaumia tetetzo, N. mezcalaensis</i>	Factores físicos	Daño físico	Centro de México	Evans, 2005
		<i>Pachycereus pringlei</i>	Factores físicos Insecto: <i>Scyphophorus acupunctatus</i>	Daño en la región apical de la rama Forrajeo y necrosis de las ramas	Norte de México	Holguin <i>et al.</i> , 1993 Bashan <i>et al.</i> , 1995 Maya <i>et al.</i> , 2011
		<i>Stenocereus queretaroensis</i>	Insecto: <i>Atta sp.</i>	Forrajeo de la región suave apical de la rama y los brotes	Centro de México	Pimienta <i>et al.</i> 1999
		<i>Stenocereus thurberi</i>	Factores físicos	Daño superficial por radiación UV-B.	Sur de los Estados Unidos de América	Evans <i>et al.</i> , 2001
		<i>Stenocereus pruinosus, S. stellatus</i>	Insecto: <i>Cactophagus spinolae</i> Mamíferos: <i>Homo sapiens, cabras;</i> Aves: <i>Melanerpes sp.</i>	Pudrición de ramas, forrajeo y herbivorismo Corte de ramas con machete, Cavidades de ramas para nidos	Centro de México	Bravo-Aviles <i>et al.</i> , 2014 Present manuscript

Tabla 1. Tipos de daño y principales causantes, en las cactáceas del continente americano, estudios analizados en la presente revisión. (Continuación).

Subfamilia	Tribu	Especie de Cactaceae con daño	Organismos causantes del daño	Tipo de daño	País o región	Cita
Cactoideae	Pachycereae	<i>Stenocereus griseus</i>	Insectos: Hemiptera Mamíferos: <i>Homo sapiens</i> , cabras, Aves Factores físicos	Herbivoría Corte de las ramas con machete viento	Colombia	Villalobos <i>et al.</i> , 2007
	Cereae	<i>Cipocereus minensis</i>	Insecto: “pupa minera” un miembro de la familia Cerambycidae	Herbivorismo en la parte del parénquima de las ramas	Brasil	Abreu <i>et al.</i> , 2012
		<i>Melocactus harlowii</i> , <i>Melocactus curvispinus</i>	Nematodo: <i>Meloidogyne incognita</i> Bacteria: <i>Erwinia</i>	Pudrición	Cuba	Ortega and Fernandez, 1989
		<i>Pilosocereus lanuginosus</i> , <i>Praecereus euchlorus</i>	Factores físicos	Lesiones superficiales de las ramas	Ecuador	Evans and Macrii, 2008
		<i>Pilosocereus royenii</i> , <i>Cereus sp. (=Monvillea)</i> , <i>Cereus aethiops</i>	Insectos: <i>Hypogeococcus festerianus</i> <i>Cactophagus spinolae</i> Factores físicos	Daño por forrajeo	Puerto Rico Florida EE. UU. Argentina	Pérez Sandy y Cuén <i>et al.</i> , 2006 Vaurie, 1967
	Trichocereae	<i>Gymnocalycium</i> , <i>Cleistocactus</i> , <i>Echinopsis</i> <i>Harrisia</i>	Insecto: <i>Hypogeococcus festerianus</i> Factores físicos	Daño por forrajeo	Puerto Rico Florida, EE.UU. Argentina	Pérez Sandy y Cuén <i>et al.</i> , 2006
		<i>Echinopsis atacamensis</i> (= <i>Trichocereus pasacana</i>), <i>E. terscheckii</i> (= <i>T. terscheckii</i>), <i>Echinopsis chilensis</i> , <i>E. scotsbergii</i> , <i>E. leucantha</i> , <i>E. oxygen</i> (= <i>E. paraguayensis</i>)	Factores físicos Insecto: <i>Moneilema</i> Nematodo: <i>Meloydogine</i> Bacteria: <i>Erwinia</i>	Lesiones superficiales de ramas por acumulación de ceras epicuticulares, que oscurecen a los estomas y conduce a enfermedades superficiales e incluso muerte prematura.	Argentina y Chile Cuba y Ecuador	Evans <i>et al.</i> , 1994 Ortega and Fernandez, 1989

Tabla 1. Tipos de daño y principales causantes, en las cactáceas del continente americano, estudios analizados en la presente revisión. (Continuación).

Subfamilia	Tribu	Especie de Cactaceae con daño	Organismos causantes del daño	Tipo de daño	País o región	Cita
Cactoideae	Trichocereae	<i>Echinopsis chilensis</i>	Planta parásita: <i>Tristerix aphyllus</i> Factores físicos	Parasitismo Coloración café anormal de epidermis. cambios morfofisiológicos de los tejidos internos	Chile	Silva y Martínez, 1996 Medel <i>et al.</i> , 2010 Ginocchio and Montenegro, 2000
		<i>Echinopsis terscheckii</i>	Mamíferos: Ganado y burros	Ramoneo en rama principal	Sudamérica	Peco <i>et al.</i> , 2011 Malo <i>et al.</i> , 2011
	Browningieae	<i>Armatocereus</i> , <i>Cartwrightianus</i> , <i>Jasminocereus thousarii</i>	Factores físicos	Lesiones superficiales de las ramas	Ecuador	Evans and Macrii, 2008
		<i>Neoraimondia arequipensis</i> subsp. <i>Roseiflora</i>	Insectos: <i>Camponotus sp.</i>	Forrajeo de botones florales	Perú	Novoa <i>et al.</i> , 2005
	Notocactaeae	<i>Eulychnia acida</i>	Planta parásita <i>Tristerix aphyllus</i>	Parasitismo	Chile	Medel <i>et al.</i> , 2010
	Cactaeae	<i>Astrophytum asterias</i>	Protista fungoide: <i>Phytophthora infestans</i> Insecto: familia: Cerambicidae Mamíferos: <i>Spermophilus mexicanus</i> (ardilla terrestre).	Mortalidad	México	Martínez-Ávalos <i>et al.</i> , 2007
		<i>Echinocactus horizonthalonius</i>	Mamífero: <i>Homo sapiens</i> Factores físicos	Decoloración cutánea, necrosis, y destrucción del ápice.	Sur de los Estados Unidos de América	McIntosh <i>et al.</i> , 2011
		<i>Echinocactus platyacanthus</i>	Mamíferos: Ganado	Forrajeo por el ganado	México	Jiménez-Sierra and Eguiarte, 2010
		<i>Ferocactus gracilis</i>	Insecto: <i>Narnia wilsonii</i> Mamíferos: conejo y roedores	Hervivorismo	Baja California, México	Blom and Clarck, 1980
		<i>Ferocactus sp.</i>	Insectos: <i>Cactophagus spinolae</i>	Hervivorismo	Norte de México	Vaurie, 1967
		<i>Mammillaria yucatanensis</i>	Nematodo: <i>Meloidogyne incognita</i> Bacteria: <i>Erwinia</i>	Pudrición	Cuba	Ortega and Fernandez, 1989

Tabla 1. Tipos de daño y principales causantes, en las cactáceas del continente americano, estudios analizados en la presente revisión. (Continuación).

	Hylocereaceae	<i>Selenicereus hamatus</i>	Insecto: <i>Cactophagus spinolae</i>	Herbivorismo de la rama y los frutos	Centro de México	López-Martínez <i>et al.</i> , 2016
		<i>Selenicereus megalanthus</i>	Nemátodos: <i>Helicotylenchus dihystra</i> ; géneros: <i>Meloidogyne</i> , <i>Dorylaimus</i> , <i>Tylenchus</i> , <i>Aphelenchus</i> , <i>Pratylenchus</i>	Causan lesiones al sistema radicular	Colombia	Guzmán-Piedrahita <i>et al.</i> , 2012
		<i>Hylocereus undatus</i> , <i>H. purpussi</i> , <i>H. ocamponis</i>	Larvas y adultos de insectos: <i>Cactophagus spinolae</i> , <i>Ozamia fuscomaculella</i> , <i>Narnia femorata</i> , <i>Euphoria leucographa</i> . Bacterias no determinadas	Forraje de tallos y flores Forrajeo en las zonas blandas de los tallos	Centro de México	Ramírez-Delgado <i>et al.</i> , 2011 Valencia <i>et al.</i> , 2003
Opuntioideae	Opuntieae	<i>Opuntia ficus-indica</i> , <i>O. undulata</i> , <i>O. cochenillifera</i>	Insecto: <i>Dactylopius opuntiae</i> (cochinilla)	Forrajeo de cladodios	Brasil	Soares <i>et al.</i> , 2010 Falcão <i>et al.</i> , 2012
		<i>Opuntia</i> spp.	Insectos: <i>Metamasius</i> , <i>Cylindrocopturus</i> y Lepidoptera <i>Platynota</i> n. sp. (Lepidoptera: Tortricidae) <i>Cactophagus spinolae</i>	Daño a ramas y frutos	Centro de México	Rodríguez <i>et al.</i> , 2009 Bautista-Martínez <i>et al.</i> , 2014 Vaurie, 1967
		<i>O. humifusa</i> , <i>O. stricta</i>	Insecto: <i>Cactoblastis cactorum</i>	Herbivorismo	Sur de los Estados Unidos de América	Jezorek and Stiling, 2012
		<i>O. macrocentra</i> (= <i>O. violaceae</i>)	Mamíferos: <i>Lepus californicus</i> <i>Sylvilagus</i>	Herbivorismo	Norte de México	Hoffman <i>et al.</i> , 1993
	Cylindropuntieae	<i>Cylindropuntia bigelovii</i> , <i>C. echinocarpa</i> , <i>C. ramosissima</i> , <i>C. ganderi</i>	Factores físicos	Congelación de los tejidos de la planta	Desierto de Sonora, México	Bobich <i>et al.</i> , 2014
		<i>Cylindropuntia</i> spp.	Insecto: <i>Cactophagus spinolae</i>	Forrajeo	México	Vaurie, 1967
Pereskioideae		<i>Pereskia aculeata</i>	Insectos: <i>Catorhintha schaffneri</i> , <i>Acanthodoxus machacalis</i> , <i>Cryptorhynchus</i> sp., <i>Maracayia chlorisalis</i> , <i>Asphondylia</i> sp.	Perforación de tallos tiernos y frutos	Sur de Brasil	Paterson <i>et al.</i> , 2014

El Análisis de Conglomerados mostró la existencia de cuatro grupos bien definidos (Figura 1). El grupo I, que es el más grande, agrupa a especies de forma de vida trepadoras o epífitas, globosas, del género *Opuntia* y pocas columnares sudamericanas de diversas tribus, que son dañadas por varios insectos y nemátodos. Algunas subagrupaciones notorias son las siguientes: dos especies columnares de Sudamérica están siendo dañadas por una planta parásita *Tristerix aphyllus*; especies del género *Opuntia* del sureste de los EE.UU. dañadas por la “palomilla del nopal”, *Cactoblastis cactorum*; globosas de las tribus Cereeae, Trichocereae y Cactaeae dañadas por nemátodos; columnares sudamericanas de las tribus Trichocereae y Cereeae dañadas por “el piojo harinoso”, *Hypogeococcus festerianus*; una subagrupación involucra a diversas especies de varias formas de vida, principalmente de México, que son dañadas por *Cactophagus spinolae*, y finalmente dos especies colombianas dañadas por nemátodos.

El grupo II, incluye a especies de la tribu Pachycereeae, del género *Stenocereus* de México y Colombia, todas ellas sujetas a alguna forma de manejo; dos especies de la tribu Trichocereae de sudamérica y una globosa de México de la tribu Cactaeae. El daño que comparten es ocasionado por mamíferos superiores (burros, vacas, chivos), por humanos y aves.

El grupo III incluye a especies columnares del norte de México y Sudamérica de las tribus Pachycereeae, Cereeae, Trichocereae, Browningiaceae y especies del género *Cylindropuntia* del norte de México que comparten daño físico por diferentes factores como el viento, exceso de calor y heladas. Finalmente, el grupo IV contiene especies

únicamente del género *Hylocereus* del centro de México, donde se reporta a *Cactophagus spinolae*, junto con otros escarabajos y lepidópteros, además de bacterias.

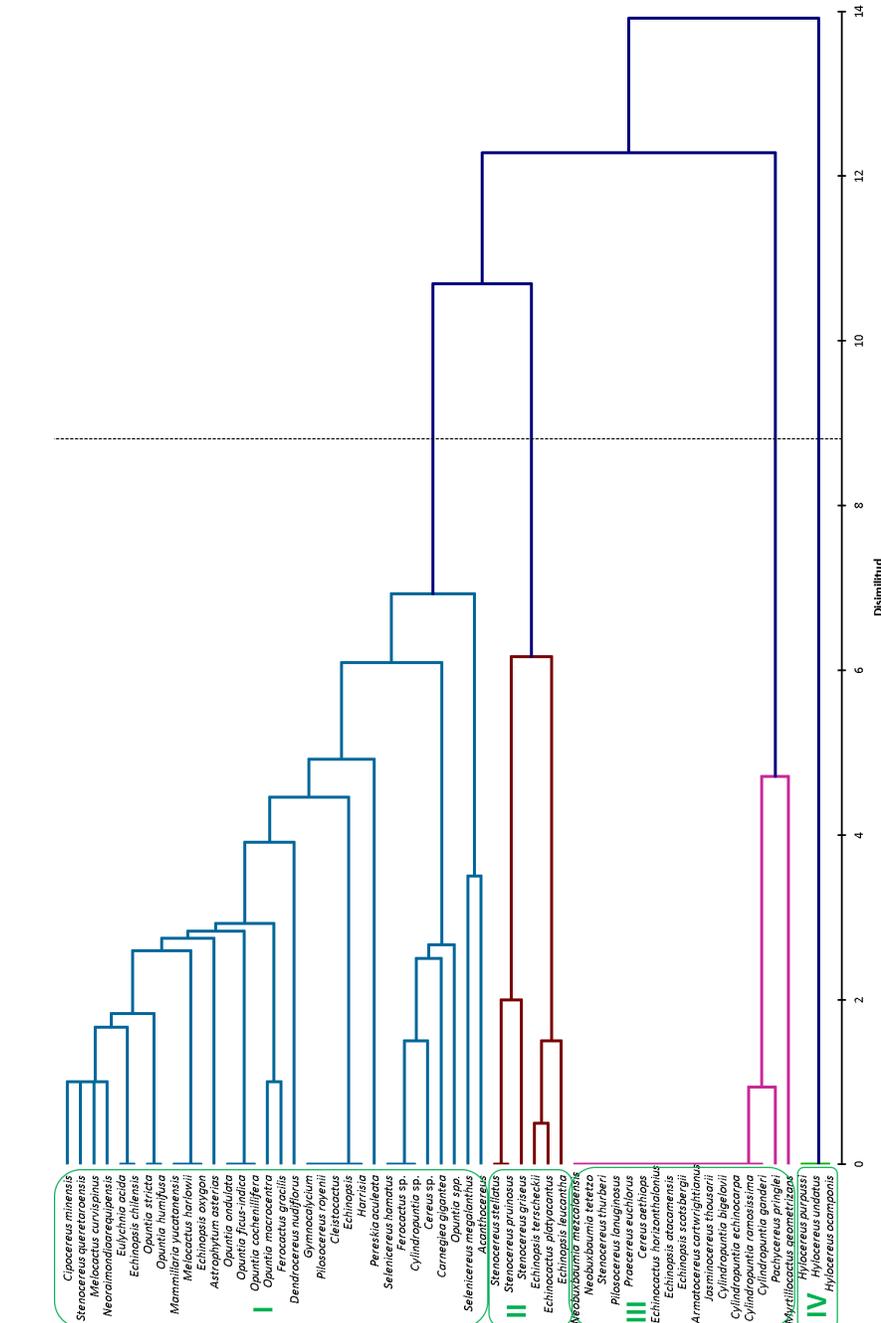


Figura 1. Dendrograma con la agrupación según el tipo de daño que presentan los 58 taxa analizados con presencia de daño, en las cactáceas del continente americano.

MECANISMOS DE DEFENSA EN CACTACEAE

En relación a los mecanismos de defensa, en la presente revisión se encontraron pocos estudios que abordan esta temática. De los dos mecanismos descritos, resistencia y tolerancia, la primera ha sido analizada mediante estructuras físicas como las espinas y la cutícula en *Echinopsis chilensis* y algunas especies de *Opuntia* spp. (Medel, 2001; Soares *et al.*, 2010; Falcão *et al.*, 2012), donde se ha demostrado que ambos atributos aportan resistencia, las espinas contra la planta parásita *Tristerix aphyllus* y la cutícula contra diversos insectos herbívoros. En cuanto a la tolerancia, se ha confirmado la existencia de una respuesta compensatoria después del daño, considerada como un componente de la tolerancia, observada como incremento de brotes en ramas después de ser dañadas en *E. chilensis* (Medel, 2001); mientras que en *Cephalocereus columna-trajani* se demostró la presencia de reparación después de ser dañado, en éste caso no hubo diferencias en la producción de flores al comparar entre plantas reparadas por el daño y plantas no dañadas (Zavala-Hurtado y Díaz-Solís, 1995). Dichos trabajos se enfocan en analiza la respuesta adaptativa en términos de la adecuación y los *trade off* impuestos por la presencia de tolerancia y sólo en *E. chilensis* se aborda también a la resistencia.

EVIDENCIAS DE DAÑO EN CACTACEAS COLUMNARES DEL VALLE DE TEHUACÁN Y LA MIXTECA BAJA.

Se constató la presencia de daño en diferentes cactáceas columnares distribuidas en los estados de Puebla y Oaxaca. Valle de Tehuacán, Puebla: Santiago Miahuatlán, Ajalpan,

Coxcatlán y Zapotitlán Salinas; Mixteca baja, Puebla: Acatlán de Osorio, Xayacatlán de Bravo; y Mixteca baja, Oaxaca: Cosoltepec y San Pedro y San Pablo Tequixtepec.

El daño se manifiesta como una pudrición en las ramas de la planta, visualizado en el exterior con una coloración marrón. En el interior, la rama se deforma e hincha y emite un olor desagradable, en algunos casos se presenta escurrimiento de un líquido viscoso. Dicha pudrición se expande y puede llegar a la rama principal, provocando la muerte de la planta. Este tipo de daño causa serios problemas a plantas aparentemente sanas, e incluye a especies de importancia económica de la región que incluso presentan manejo desde tiempos ancestrales (Smith, 1965, Casas, 2002 y Luna-Morales, 2004) como son las “pitayas”: *S. pruinosus* y *S. stellatus*, la “jiotilla” *Escontria chiotilla*; así como especies silvestres de estructuras reproductivas comestibles (fruto o flores), los cuales son recolectados: *Myrtillocactus geometrizans*, *Neobuxbaumia tetetzo*, *N. mezcalaensis*, *Pachycereus weberii*, *Pilosocereus chrysacanthus*, y especies silvestres que presentan diversos usos: *Marginatocereus marginatus*, *Lemaireocereus hollianus*, *Isolatocereus dumortieri*, *N. macrocephala*, *P. grandis* (Figura 2). Se ha demostrado que uno de los causantes del daño por pudrición en *Stenocereus* es el curculiónido *Cactophagus spinolae* (Bravo-Avilez *et al.*, 2014; Capítulo III de ésta tesis). Sin embargo, falta examinar si los insectos encontrados y recolectados de los ordenes Coleoptera: *Belonuchus erythropterus*, *Hololepta* sp., *Saprinus* sp., *Syntelia westwoodi*; y lepidópteros de la familia Scytodidae y larvas no determinadas (Figura 3) son causantes del daño en etapas tempranas de la pudrición y cómo es su interacción con las cactáceas.

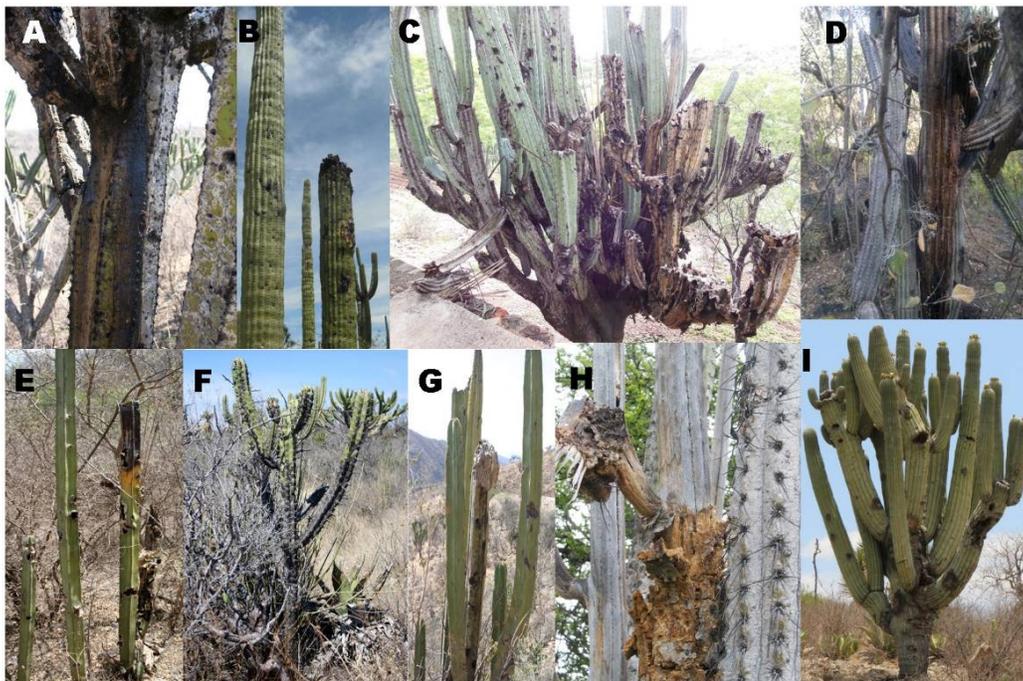


Figura 2. Cactáceas columnares del centro de México con problemas de daño. **A.** *E. chiotilla*; **B.** *N. mezcalaensis*; **C.** *P. weberi*; **D.** *P. chrysacanthus*; **E.** *M. marginatus*; **F.** *M. geometrizzans*; **G.** *I. dumortieri*; **H.** *L. hollianus*; **I.** *N. tetetzo*.

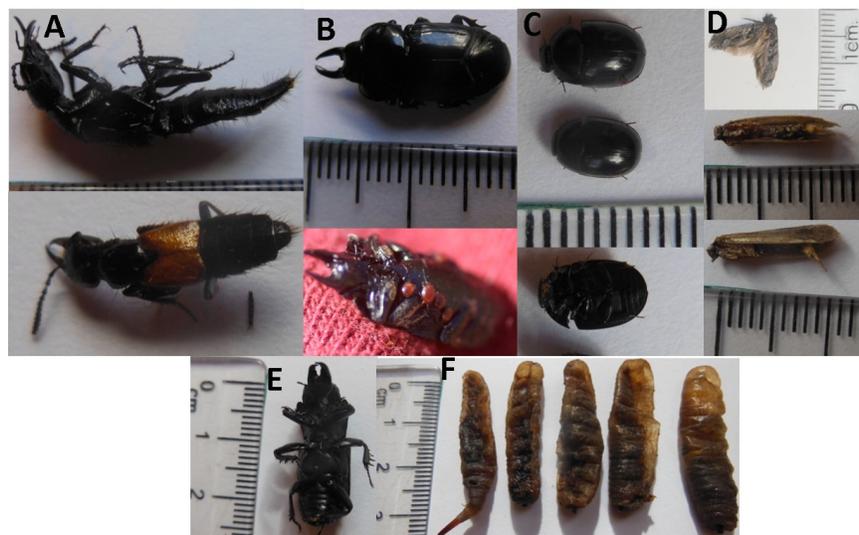


Figura 3. Insectos colectados en *S. pruinosus* y *S. stellatus* del centro de México en ramas con pudrición. **A.** *Belonuchus erythropterus*; **B.** *Holelepta* sp; **C.** *Saprinus* sp; **D.** Scytodidae; **E.** *Syntelia westwoodi*; **F.** Larvas de lepidópteros no determinados. Las determinaciones fueron llevadas a cabo por el Dr. José Luis Navarrete Heredia.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Los estudios que analizan el daño en las cactáceas son escasos y se concentran en ciertos taxa; aún más escasos son aquellos que analizan los componentes de los mecanismos de defensa y el efecto en la adecuación en este grupo de plantas. La literatura se concentra en estudios de daño por herbivoría, en plantas con hojas, herbáceas perennes y anuales y poca atención se ha prestado a plantas arborescentes perennes (Rasmann *et al.* 2011). A pesar de ello, para las cactáceas se tienen reportados diversos causantes de daño, entre ellos mamíferos, insectos, nematodos, hongos y bacterias, los cuales en su mayoría son diferentes según la región donde se distribuyen. Así, en México y Norteamérica se reportan a Curculiónidos como *Scyphophorus* y *Cactophagus* (Maya *et al.*, 2011; Anderson, 1948; Vaurie, 1967; Ramírez-Delgadillo *et al.*, 2011; Bravo-Avilez *et al.*, 2014) y pequeños mamíferos (Blom y Clarck, 1980; Hoffman *et al.*, 1993; Martínez-Ávalos *et al.*, 2007). En la región de Sudamérica y el Caribe se reportan a Hemípteros y Lepidópteros como “el piojo harinoso” *Hypogeococcus* y *Cactoblastis* (Pérez Sandy y Cuén *et al.*, 2006; Jezorek y Stiling, 2012); así como la planta parásita *Tristerix* (Medel *et al.*, 2010). Sin embargo, existen tipos de daño más generales y se reportan en ambas regiones, tal es el caso de daño por insectos de la familia Cerambicidae y del orden Hymenoptera; nemátodos del género *Meloidogyne*, mamíferos superiores introducidos y daño físico (Ortega y Fernandez, 1989; Rincon *et al.*, 1989; Evans, 1994; Pimienta *et al.*, 1999; Evans, 2005; Novoa *et al.*, 2005; Villalobos *et al.*, 2007; Martínez-Ávalos *et al.*, 2007; Jiménez-Sierra y Eguiarte, 2010; Malo *et al.*, 2011; Peco *et al.*, 2011; Abreu *et al.*, 2012; Guzmán-Piedrahita *et al.*, 2012).

El daño biológico por pudrición es alarmante y necesita una atención especial ya que se aprecia que las cactáceas columnares son las que presentan mayor cantidad de reportes con este tipo de daño, el cual si se extiende a la rama principal puede causar la muerte de la planta (Bravo-Avilez *et al.*, 2014). Los estudios en cactáceas columnares referentes al daño en su mayoría sólo son descriptivos, a pesar de los diversos usos que de ellas se obtienen, particularmente los sus frutos, ya que son muy apreciados por las poblaciones humanas que manejan estas plantas, pues son una fuente que aporta nutrientes a su dieta y representan una entrada económica al ser comercializados de manera regional y local. Resalta el hecho de que no existen estudios poblacionales que comparen la variación en el daño a nivel geográfico o en poblaciones sujetas a diferentes formas de manejo (silvestres, manejo *in situ*, cultivadas), dado que hay evidencias de diferencias en daño en regiones y en poblaciones con diferente grado de manejo, al menos por el coleóptero *Cactophagus spinolae* (Bravo-Avilez *et al.*, 2014). Los modelos que se han desarrollado para explicar los mecanismos de defensa en plantas, se basan en comparaciones entre especies silvestres, pero hasta el momento no se ha puesto en perspectiva el efecto del manejo dentro de una misma especie (Endara y Coley, 2011). Así mismo, los pocos estudios que existen en plantas domesticadas, se han dirigido al estudio de especies de importancia comercial a nivel mundial, gran parte de ellas plantas anuales (algodón, soya, maíz) y han abordado la problemática desde una perspectiva molecular, más que ecológica, siendo que se podrían complementar. Las comparaciones se hacen entre parientes silvestres y especies domesticadas, pero no en el contexto de la compleja dinámica de las formas de manejo actual (Chaudhary, 2013 y citas dentro).

De las observaciones de campo se evidencia la existencia de daño por pudrición en 13 especies de cactáceas columnares, de las cuales, en ocho previamente no se tenía reporte en la literatura y todas presentan diferentes grados de endemismos, algunas de amplia distribución solo en México como: *S. pruinosus*, *M. marginatus*, *M. geometrizzans*, e *I. dumortieri*, otras endémicas de la región del centro de México en los estados de Puebla, Guerrero y Oaxaca principalmente: *S. stellatus*, *P. grandis*, *E. chiotilla*, *P. weberii* y *P. chrysacanthus*, así como especies de distribución restringida como *N. tetetzo* y *L. hollianus* que solo crecen en el valle de Tehuacán-Cuicatlán, en Puebla y Oaxaca (Esparza-Olguín *et al.*, 2005) y *N. macrocephala* que su hábitat se restringe al valle de Tehuacán, en Puebla (Bravo-Hollis y Sanchez-Mejorada, 1991; Esparza-Olguín *et al.*, 2002). Además, *P. weberii* y *P. grandis* son consideradas por “The IUCN Red List of Threatened Species” (IUCN, 2017). Como especies cuyas poblaciones se encuentran en decremento y la segunda es catalogada como especie VULNERABLE (IUCN, 2017).

Hace falta determinar qué organismos están asociados al daño y evaluar la relación que tienen con las cactáceas, para determinar si son causantes de daño o vectores de enfermedades (virus, bacterias, hongos) y ver cual es su rol en esta problemática. En la dinámica de propagación de daño biológico intervienen diversos tipos de organismos como bacterias, levaduras, moscas y escarabajos, entre otros, que aprovechan las modificaciones en las condiciones en el tejido de la planta a partir de la producción de una herida para establecerse, y se observa un aparente esquema de propagación secuencial entre ramas e individuos, lo que puede afectar a poblaciones enteras. Este proceso podría abordarse desde un enfoque epidemiológico buscando generar modelos predictivos que permitan conocer la dinámica de propagación y eventual control del daño (López-Martínez *et al.*, 2016). En

estos estudios se plantea la necesidad de incorporar componentes socioeconómicos como la agricultura, la ganadería, o los mismos procesos de urbanización, que pudieran estar favoreciendo el crecimiento poblacional de algunos de estos herbívoros e incluso de los hongos, virus y bacterias que intervienen en la pudrición.

Finalmente, se podrían desarrollar estudios para estimar la variación en los mecanismos de defensa en poblaciones con diferente forma de manejo y poder seleccionar fenotipos resistentes y/o tolerantes para los organismos que dañan a las especies, particularmente en especies con valor económico, como los estudios que ya se han abordado en *Opuntia* (Falcão *et al.*, 2012).

LITERATURA CITADA

Abreu D.D., Arruda E., Melo-De-Pinna G.F.A. y J.H. Cota-Sánchez. 2012. Morphology and anatomy of stem mines in *Cipocereus minensis* (Wender.) Ritter (Cactaceae), an endemic species to eastern Brazil. *Haseltonia*. 17: 42-50.

Anderson W.H. (1948). Larvae of some genera of Calendrinae(=Rhynchophorinae) and Stromboscerinae (Coleoptera: Curculionidae). *Annals of the Entomological Society of America*. 41: 413–437.

Anderson E.F. 2001. The Cactus Family. Timber Press. Hong Kong.

- Bashan Y., Toledo G. y Holguin G. 1995. Flat top decay syndrome of the giant cardon cactus (*Pachycereus pringlei*): description and distribution in Baja California Sur, Mexico. *Canadian Journal of Botany*. 73: 683-692.
- Bautista-Martínez N., Vargas-Madríz H., Ramírez-Alarcón S. y R. Pérez-Pacheco. 2014. First report of the *Platynota* n. sp. (Lepidoptera: Tortricidae) genus in prickly pear (*Opuntia* spp.) in the municipality of Villa Milpa Alta, Mexico DF, Mexico. *Southwestern Entomologist*. 39(2): 379-381.
- Blom P.E. y W.H. Clarck. 1980. Observation of ants (Hymenoptera: Formicidae) visiting extrafloral nectaries of the barrel cactus, *Ferocactus gracilis* Gates (Cactaceae), in Baja California, Mexico. *The Southwestern Naturalist*. (25)2: 181-196.
- Bobich E.G., Wallace N.L. y K.L. Sartori. 2014. Cholla mortality and extreme drought in the Sonoran Desert. *Madroño*. 61(1): 126-136.
- Bravo-Avilez D., Rendón-Aguilar B., Zavala-Hurtado J.A. y J. Fornoni. 2014. Primer registro de *Cactophagus spinolae* (Coleoptera: Curculionidae) sobre dos especies de *Stenocereus* (Cactaceae) en el centro de México. *Revista Mexicana de biodiversidad*. 85 (4): 972-974.
- Bravo-Hollis H. y H. Sánchez-Mejorada. 1991. *Las Cactáceas de México*, Vol. III. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Callen E.O. 1967. Analysis of the Tehuacan coprolites. In Byers D.S. (Ed) *The prehistory of the Tehuacan Valley*. University of Texas Presss. Austin, Texas, USA. Pp 261-289.

- Casas A. 2002. Uso y manejo de cactáceas columnares mesoamericanas. *Biodiversitas*. 40: 18-23.
- Chaudhary B. 2013. Plant Domestication and Resistance to Herbivory. *International Journal of Plant Genomics*. 2013;2013:572784. doi:10.1155/2013/572784.
- Danzer S. y T.D. Drezner, 2014. Relationships between epidermal browning, girdling, damage, and bird cavities in a military restricted database of 12,000+ plants of the keystone *Carnegiea gigantea* in the northern Sonoran Desert. *Madroño*. 61 (1): 115–125.
- Endara M.J. y P.D. Coley. 2011. The resource availability hypothesis revisited: a meta-analysis. *Functional Ecology*. 25: 389–398.
- Esparza-Olguín L., Valverde T. y E. Vilchis-Anaya. 2002. Demographic analysis of a rare columnar cactus (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, Mexico. 103 (3): 349–359.
- Esparza-Olguín L., Valverde T. y M.C. Mandujano. 2005. Comparative demographic analysis of three *Neobuxbaumia* species (Cactaceae) with differing degree of rarity. *Population Ecology* 47:229–245.
- Evans L.S., Howard K.A. y E.J. Stolze. 1992. Epidermal browning of saguaro cacti (*Carnegiea gigantea*): is it new or related to direction? *Environmental and experimental botany*. 32(4): 357-363.

- Evans L.S., McKenna C., Ginocchio R., Montenegro G. y R. Kiesling. 1994. Surficial injuries of several cacti of South America. *Environmental and Experimental Botany*. 34(3): 285-292.
- Evans L.S. 2005. Stem surface injuries of *Neobuxbaumia tetetzo* and *Neobuxbaumia mezcalaensis* of the Tehuacan Valley of central Mexico. *Journal of the Torrey Botanical Society*. 132(1): 33–37.
- Evans L.S. y A. Macri. 2008. Stem surface injuries of several species of columnar cacti of Ecuador. *Journal of the Torrey Botanical Society*. 135(4): 475-482.
- Falcão H.M., Oliveira M.T., Mergulhão A.C., Silva M.V. y M.G. Santos. 2012. Ecophysiological performance of three *Opuntia ficus-indica* cultivars exposed to carmine cochineal under field conditions. *Scientia Horticulturae*. 150: 419-424.
- Flores F.J.L. y R.I. Yeaton. 2003. The replacement of arborescent cactus species along a climatic gradient in the southern Chihuahuan Desert: competitive hierarchies and response to freezing temperatures. *Journal of Arid Environments*. 55(4): 583-594.
- Ginocchio R. y G. Montenegro. 2000. Abnormal bark formation in *Echinopsis chilensis*, a long lived tall columnar cacti of central Chile. *Gayana Botánica*. 57(2): 141-147.
- Guzmán U., Arias S. y P. Dávila. 2003. Catálogo de cactáceas mexicanas. CONABIO, UNAM. México, D.F.

- Guzmán-Piedrahita O.A., Pérez L. y A. Patiño. 2012. Reconocimiento de nematodos fitoparásitos en pitahaya amarilla (*Selenicereus megalanthus* Haw.). *Boletín Científico Museo de Historia Natural*. 16 (2): 149 – 161.
- Holguin G., Bowers R. y Y. Bashan. 1993. The degeneration of cardon populations in Baja California Sur, Mexico. *Cactus Succulent Journal*. 65: 64-67.
- Vila M.I., Cruz E.H., Pérez S.I., Podio M. J.A., Batista M.A.y I.N. Trigerero. 2004. Primeros registros de afectaciones en *Dendrocereus nudiflorus* (Cactácea) en la reserva ecológicavarahicacos, Cuba. *Revista forestal Baracoa*. 23(2): 55-58.
- IUCN 2017. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2017-1. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 02 June 2017.
- Jezorek H. y P. Stiling. 2012. Lack of associational effects between two hosts of an invasive herbivore: *Opuntia* spp. and *Cactoblastis cactorum* (Lepidoptera: Pyralidae). *Florida Entomologist*. 95(4): 1048-1057.
- Jiménez-Sierra C.L. y L.E. Eguiarte. 2010. Candy barrel cactus (*Echinocactus platyacanthus* Link y Otto): a traditional plant resource in Mexico subject to uncontrolled extraction and browsing. *Economic Botany*. 64(2): 99-108.
- Juenger T. y T. Lennartsson. 2000. Tolerance in plant ecology and evolution: toward a more unified theory of plant-herbivore interaction. *Evolutionary Ecology*. 14: 283-287.
- López-Martínez V., Pérez-De La O N.B., Ramírez-Bustos I.I., Alía-Tejacal I. y D. Jiménez-García. 2016. Current and Potential Distribution of the Cactus Weevil, *Cactophagus*

- spinolae* (Gyllenhal) (Coleoptera: Curculionidae), in Mexico. *The Coleopterists Bulletin*. 70(2):327-334. doi: <http://dx.doi.org/10.1649/0010-065X-70.2.327>
- Luna-Morales C. del C. 2004. Recolección, cultivo y domesticación de cactáceas columnares en la Mixteca baja, México. *Revista Chapingo serie horticultura*. 10(2): 95-102.
- Lundberg P. y R.T. Palo. 1993. Resource use, plant defenses, and optimal digestion in ruminants. *Oikos*. 68(2): 224-228.
- Malo J.E., Acebes P., Giannoni S.M. y J. Traba. 2011. Feral livestock threatens landscapes dominated by columnar cacti. *Acta Oecologica*. 37: 249-255.
- Martínez-Ávalos J.G., Golubov J., Mandujano, M.C. y E. Jurado. 2007. Causes of individual mortality in the endangered star cactus *Astrophytum asterias* (Cactaceae): the effect of herbivores and disease in Mexican populations. *Journal of Arid Environments*. 71(2): 250-258.
- Maya Y., Palacios-Cardiel C. y M.L. Jiménez. 2011. El cardón *Pachycereus pringlei*, nuevo hospedero para *Scyphophorus acupunctatus* (Coleoptera: Curculionidae) en Baja California Sur, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 82: 1041-1045.
- McIntosh M.E., Boyd A.E., Jenkins P.D. y L.A. McDade. 2011. Growth and mortality in the endangered Nichol's Turk's head cactus *Echinocactus horizonthalonius* var *Nicholii* (Cactaceae) in southeastern Arizona, 1995-2008. *The southwestern naturalist*. 56(3): 333-340.

- Medel R. 2001. Assessment of correlation selection on tolerance and resistance traits in a host plant-parasitic plant interaction. *Evolutionary Ecology*. 15: 37-52.
- Medel R., Mendez M.A., Ossa C.G. y C. Botto-Mahan. 2010. Arms race coevolution: the local and geographical structure of a Host-Parasite interaction. *Evolution: Education and Outreach*. 3: 26-31.
- Mithöfer A. y W. Boland. 2012. Plant defense against herbivores: Chemical aspects. *Annual Review of Plant Biology*. 63: 431-450.
- Monreal-Vargas C.T., Espitia M. E. y Q.O. Escandón. 2014. Hongos patógenos del garrambullo *Myrtillocactus geometrizans* (Mart. Ex. Pfeiff.) Console en Mexquitic de Carmona, San Luis Potosí, México. *Revista Iberoamericana de Ciencias*. 1(6): 45-59.
- Nobel P.S. 1980. Morphology, nurse plants, and minimum apical temperatures for young *Carnegiea gigantea*. *Botanical Gazette*. 141(2): 188-191.
- Novoa S., Redolfi I., Ceroni A. y C. Arellano. 2005. El forrajeo de la hormiga *Camponotus* sp. en los botones florales del cactus *Neoraimondia arequipensis* subsp. *roseiflora* (Werdermann y Backeberg) Ostolaza (Cactaceae). *Ecología aplicada*. 4(1,2): 83-90.
- Ortega J. y M. Fernández. 1989. Phytonematode parasitism in ornamental Cactaceae. *Ciencias de la Agricultura*. 36: 152.
- Paterson I.D., Vitorino, M.D., Cristo, S.C. de, Martin, G.D. y M.P. Hill. 2014. Prioritisation of potential agents for the biological control of the invasive alien weed, *Pereskia*

- aculeata* (Cactaceae), in South Africa. *Biocontrol Science and Technology*. 24(4): 407-425.
- Peco B., Borghi C.E., Malo J.E., Acebes P., Almirón M. y C.M. Campos. 2011. Effects of bark damage by feral herbivores on columnar cactus *Echinopsis* (= *Trichocereus*) *terscheckii* reproductive output. *Journal of Arid Environments*. 75: 981-985.
- Pérez Sandy y Cuén M., Zimmermann H.G., Golovob J. y S. Arias S. 2006. El piojo harinoso. *Biodiversitas*. 66: 10-11.
- Pimienta B.E., Ovalle P.P. y L.D. Covarrubias. 1999. Descripción de los sistemas de producción de pitayo. *En: El pitayo en Jalisco y especies afines en México*. Pimienta B.E. (Ed.). Universidad de Guadalajara, 1999. Fundación produce Jalisco, A.C. Jalisco, México. pp 91-113.
- Ramírez-Delgadillo J.J., Rodríguez-Leyva E., Livera-Muñoz M., Pedroza-Sandoval A., Bautista-Martínez N. y C. Nava-Díaz. 2011. First report of *Cactophagus spinolae* (gyllenhal) (Coleoptera: Curculionidae) on three species of *Hylocereus* (Cactaceae) in Morelos, México. *Acta Zoológica Mexicana*. 27(3): 863-866.
- Rasmann S., Bauerle, T.L., Poveda K., y R. Vannette. 2011. Predicting root defence against herbivores during succession. *Functional Ecology*. 25: 368–379.
- Rhoades D.F. 1979. Evolution of plant chemical defense against herbivores. In *Herbivores: their interactions with plant secondary metabolites*. Rosenthal, G.A. y Janzen, D.H., eds. Academic Press. pp. 3–54.

- Rincon A., Castano, S.P. y F. Varon de Agudelo. 1989. Identification and evaluation of damage of nematodes associated with pitaya *Acanthocereus* pitahaya. *ASCOLFI Informa*. 15(5): 46-48.
- Rodríguez F., López J.M.A., Rodríguez A.J. y G.G. Jiménez. 2009. Cultivo orgánico del nopal. Ed Trillas. México D.F. 76 p.
- Silva A, y C. Martínez del Río. 1996. Effects of the mistletoe *Tristerix aphyllus* (Loranthaceae) on the reproduction of its cactus host *Echinopsis chilensis*. *Oikos*. 75:437-42.
- Soares M.G., Batista J.C., Da Silva L.C., Luis D.M., Soares L.L., Ferreira M.V. y D.S. Cordeiro. 2010. Anatomy of different forage cacti with contrasting insect resistance. *Journal of Arid Environments*. 74: 718–722.
- Smith C.E. 1967. Plant remains. In Byers D.S. (Ed.) *The prehistory of the Tehuacán Valley*. University of Texas Press. Austin, Texas. USA. Pp. 220-225.
- Valencia A., Cruz P. y A. Rodríguez. 2003. Avances de la etiología y manejo de la pudrición blanda de tallos de pitahaya, *Hylocereus undatus* H. (cactaceae). *Fitosanidad*. 7(2):11-17.
- Villalobos S., Vargas O. y S. Melo. 2007. Usage, management and conservation of "yosu", *Stenocereus griseus* (Cactaceae), in the upper Guajira, Colombia. *Acta Biologica Colombiana*. 12 (1): 99-112.

- Zavala-Hurtado J. A. y A. Díaz-Solís. 1995. Repair, growth, age and reproduction in the giant columnar cactus *Cephalocereus columna-trajani* (Karwinski ex. Pfeiffer) Schumann (Cactaceae). *Journal of Arid Environments*. 31: 21-31.

CAPITULO II.

VARIACIÓN EN LOS NIVELES DE DAÑO, MECANISMOS DE DEFENSA Y ADECUACIÓN EN DOS CACTÁCEAS COLUMNARES DEL CENTRO DE MÉXICO BAJO DOMESTICACIÓN.

RESUMEN

El proceso de domesticación ha modificado atributos morfológicos, fisiológicos y genéticos, incluyendo algunos mecanismos de defensa (e.g. reducción de metabolitos secundarios y resistencia física) en plantas. En las cactáceas columnares, los estudios sobre la variación en los mecanismos de defensa son escasos, aún cuando este grupo de plantas ha sido usado desde hace unos 8000 años. Probamos la hipótesis de que la selección humana ha reducido la resistencia, promovido más daño, incrementado la tolerancia y disminuido algunos de los componentes de la adecuación en poblaciones cultivadas respecto a las silvestres en dos cactáceas columnares, *Stenocereus pruinosus* y *S. stellatus*. Encontramos diferentes tipos de daño, algunos de ellos asociados con poblaciones cultivadas en ambas especies. Los niveles de daño, así como los mecanismos de defensa (principalmente la resistencia) fueron diferentes entre especies y regiones. El daño es mayor en poblaciones cultivadas de *S. stellatus*, mientras en *S. pruinosus* no difieren las poblaciones. En el caso de la resistencia, las poblaciones cultivadas de ambas especies mostraron valores significativamente menores, mientras que la tasa de ramificación no varía según el manejo ni la región. La respuesta de tolerancia sólo se presenta en *S. pruinosus* y las diferencias entre forma de manejo sólo se aprecian en la Mixteca baja, donde las poblaciones cultivadas son más tolerantes. Los componentes de adecuación exhiben un complejo patrón entre forma de manejo y regiones, algunos asociados con los procesos de domesticación.

Las correlaciones múltiples en ambas especies indican que la resistencia estimada por la presencia de espinas, se correlaciona negativamente con el daño, mientras que las plantas dañadas presentan una menor adecuación. Por otro lado, en *S. pruinosus* se detecta la tolerancia y en *S. stellatus* hay mayor resistencia, ya que la adecuación es mayor en plantas con mayor presencia de espinas. En *S. pruinosus* las correlaciones por formas de manejo son más variables, así las poblaciones cultivadas son las que presentan tolerancia, en *S. stellatus* no se presenta cambios en las correlaciones según las formas de manejo. En cuanto a la comparación entre regiones, contrario a lo esperado, las poblaciones de la Mixteca baja de *S. stellatus* son las más resistentes, las menos dañadas y en las que se registró un mayor porcentaje de germinación de semillas; en *S. pruinosus*, las poblaciones de la Mixteca baja presentaron más daño, menor número de frutos, y bajo porcentaje de germinación de semillas, pero mayor número de semillas por fruto. Algunos atributos de los mecanismos de defensa y adecuación en ambas especies reflejan el proceso de domesticación al que han estado sujetos. Sin embargo, las diferencias entre las formas de manejo y regiones no pueden ser atribuidas solo al manejo, otros componentes ambientales pueden estar actuando para explicar las diferencias encontradas.

INTRODUCCIÓN

La domesticación es un proceso de selección fenotípica, consciente o inconsciente, llevada a cabo por los humanos. Evolutivamente, implica cambios morfofisiológicos, genéticos y de historia de vida, en poblaciones sujetas a manejo en relación a las poblaciones silvestres, denominados síndromes de domesticación (Heiser, 1988; Rendón y Núñez-Farfan, 1998). Estos síndromes incluyen la pérdida de la habilidad de dispersión y latencia de las semillas, forma de crecimiento compacta que reduce la capacidad competitiva, incremento de la autopolinización y/o reproducción vegetativa que se asocia con la esterilidad, cambios en la morfología como el incremento de tamaño, formas y colores de las partes que son blanco de selección, así como una disminución de compuestos tóxicos, esto último relacionado con disminución en los mecanismos de defensa (Schwanitz, 1966; Harlan, 1975; Rindos, 1984; Heiser, 1988; Gepts y Papa, 2002).

Las plantas domesticadas, de acuerdo con la teoría, designan mayor proporción de recursos al crecimiento y la reproducción, disminuyendo la asignación de recursos a los mecanismos de defensa, ya que, según la hipótesis de la disyuntiva en la asignación de recursos, no se pueden asignar simultáneamente a ambas estrategias; esto puede influir en la presencia de mayor daño en plantas manejadas respecto a sus parientes silvestres (Clancy y Precio, 1987; Herms y Mattson, 1992; Simms y Triplett, 1994; Zangerl y Bazzaz, 1992; Benrey y Denno, 1997, Rosenthal y Dirzo, 1997; William, 1999; Massei y Hartley, 2000). Sin embargo, los mecanismos de defensa también expresan diferentes formas de interacción, lo que hace más complejo el modelo. Actualmente, se reconocen dos mecanismos de defensa que presentan las plantas: la resistencia, definida como la capacidad de las plantas para

prevenir el daño y la tolerancia, definida como la habilidad que presentan las plantas para reasignar recursos y mantener la adecuación en presencia de daño (Roy y Kirchner, 2000). Si bien algunos aspectos de los mecanismos de defensa han sido estudiados desde una perspectiva de la ecología evolutiva en algunas plantas domesticadas (Marquis 1991; Valverde *et al.*, 2001), sólo se han analizado algunos componentes, generalmente asociados a la resistencia.

Los modelos desarrollados para explicar la evolución de los mecanismos de defensa en especies silvestres, parten de la suposición de una disyuntiva en la asignación de recursos a los mecanismos de defensa: resistencia o tolerancia, generándose así la existencia de *trade offs*, los cuales representan los gastos pagados en la adecuación para invertirlos a cierto mecanismo de defensa (Simms y Triplett, 1994; Stearns, 1989). Sin embargo, la evidencia experimental no concuerda con esta teoría y propone una evolución conjunta de resistencia y tolerancia (Pilson, 2000; Medel, 2001; Fornoni *et al.*, 2003, 2004; Núñez-Farfan *et al.*, 2007).

En poblaciones naturales de plantas anuales es muy variado el impacto que puede tener el daño en la adecuación de las poblaciones, inclusive entre individuos de la misma especie (Van der Meijden *et al.*, 1988; Rosenthal y Kotanen, 1994; Strauss y Agrawal, 1999). Sin embargo, en plantas leñosas perennes, así como en cactáceas columnares se ha demostrado que el daño por herbívoros puede afectar la adecuación (Campos *et al.*, 2006; Goheen, *et al.*, 2007; Mueller *et al.*, 2005; Silva y Martínez del Río, 1996; Medel, 2001; Peco *et al.*, 2011). Si esto ocurre en poblaciones naturales, sería interesante conocer que respuestas se

podrían encontrar en poblaciones de plantas sujetas a diferentes formas de manejo, y en casos cuando el carácter blanco de selección es precisamente el componente de adecuación.

Las cactáceas columnares presentan evidencias de uso desde épocas tempranas de la evolución de la agricultura, fechadas de hace unos 8000 años (Smith, 1967; Callen, 1967; Tabla 1) y probablemente una domesticación incipiente que comenzaría no mucho tiempo después; así, en la actualidad se pueden considerar plantas en proceso de domesticación pues se encuentran sujetas a diferentes formas de manejo, creciendo de manera simpátrica con poblaciones silvestres de la misma especie.

Tabla 1. Registro de evidencias de uso por humanos de las cactáceas columnares en el valle de Tehuacán. En **negritas** una de las especies analizadas en el presente estudio. (modificado de: Smith, 1967; Callen, 1967).

FASE	El Riego	Coxcatlán	Abejas	Purrón	Ajalpan	Sta. María	Palo Blanco	Venta Salada
Fecha	8 800 - 7 000	7 000 - 5 400	5 400 - 4 300	4 300 - 3 500	3 500 - 2 800	2 800 - 2 150	2 150 - 1 300	1300 - 500
<i>Neobuxbaumia tetetzo</i>	X	X			X	X		
<i>Escontria chiotilla</i>		X					X	
<i>Myrtillocactus geometrizans</i>	X	X						X
<i>Lemaireocereus hollianus</i>	X	X	X					
<i>Pachycereus weberi</i>	X	X	X			X	X	
<i>Stenocereus stellatus</i>			X				X	

Los estudios referentes a la presencia de mecanismos de defensa y su expresión, así como al daño en este grupo de plantas son escasos, a pesar de la gran importancia que esto sugiere (eg. Evans, 2005; Medel *et al.*, 2010; Malo *et al.*, 2011; Peco *et al.*, 2011; Bravo-Aviles *et al.*, 2014). Los estudios de los mecanismos de defensa físicos presentes en las cactáceas columnares se enfocan en las espinas y la cutícula (Medel, 2001; Soares *et al.*, 2010), donde se ha demostrado que ambos atributos aportan resistencia. Además, se ha confirmado la existencia de una respuesta compensatoria después del daño, considerada como un componente de la tolerancia, observada como incremento de brotes en ramas después de ser dañadas y manteniendo su adecuación (Medel, 2001). La adecuación de algunas cactáceas columnares se ha estimado por componentes femeninos, como cantidad de frutos producidos, número de semillas por fruto y porcentaje de germinación, los cuales son afectados por el daño provocado por hormigas, ramoneo de ganado introducido y plantas parásitas (Silva y Martínez del Rio, 1996; Pimienta *et al.*, 1999; Medel, 2001; Peco *et al.*, 2011). Algunos trabajos han encontrado diferenciación en el número de frutos, número de semillas y tasas de germinación de semillas debido al efecto de la domesticación (Casas *et al.*, 1997; Casas *et al.*, 1999; Rojas-Aréchiga *et al.*, 2001; Guillén, *et al.*, 2009).

Un aspecto que resalta es que ninguno de los estudios sobre daño y mecanismos de defensa en cactáceas se analiza a nivel poblacional, y mucho menos se incluye la forma de manejo, es decir, considerando los grados de domesticación de las plantas. Esto es muy importante porque algo que caracteriza a muchas especies en vías de domesticación en México es la existencia de diferentes niveles o grados de domesticación (Figura 1). Así, se encuentran poblaciones en tres distintas formas generales de manejo: **silvestres**, que se aprovechan en los sitios donde crecen y se distribuyen naturalmente las plantas; poblaciones bajo **manejo**

in situ, dejadas en pie tras un desmonte, lo que implica un manejo agroforestal; y poblaciones bajo **cultivo**, que se establecen en campos de cultivo o en huertos de traspatio (Casas *et al.*, 1997; Casas *et al.*, 2007; Parra *et al.*, 2008). Así como los cambios morfológicos, genéticos, de germinación y los clásicos relacionados con los blancos de selección, implican un efecto diferencial en las formas de manejo atribuidos a la domesticación en este grupo de plantas (Rojas-Aréchiga *et al.*, 2001; Otero-Arnaiz *et al.*, 2005; Tinoco *et al.*, 2005; Blancas *et al.*, 2006; Casas *et al.*, 2005; Guillén *et al.*, 2009; Parra *et al.*, 2010; Cruse-Sanders *et al.*, 2013), puede existir un efecto similar en los componentes de los mecanismos de defensa y en consecuencia en los niveles de daño, así como en la adecuación en las cactáceas columnares.



Figura 1. Las tres distintas formas de manejo a las que están sometidas las poblaciones de *Stenocereus* en el centro de México. **A.** poblaciones **silvestres** en la selva baja caducifolia, **B.** poblaciones bajo **manejo *in situ*** en terreno de cultivo semi abandonado y **C.** poblaciones en **cultivo** comercial.

Siendo este grupo de plantas poco estudiado en este tema y con gran impacto cultural, económico y ecológico en México, se presta como un sistema apropiado para estudiar los cambios en mecanismos de defensa, daño y adecuación en poblaciones con diferente forma de manejo. *Stenocereus pruinosus* y *S. stellatus* son dos cactáceas columnares que crecen

de manera natural en el centro de México: Mixteca baja y valle de Tehuacán. Ambas regiones difieren en aspectos como el clima, que es más seco en el valle de Tehuacán y la precipitación anual, que es mayor en la Mixteca baja. Además, la forma de propagación de las plantas es diferente, tal como lo describe Casas *et al.* (2005), ya que en la región de la Mixteca baja es más común propagar a las poblaciones de plantas manejadas mediante reproducción vegetativa, por esquejes, dejando una escasa reproducción sexual.

Ambas cactáceas están sujetas a las tres formas de manejo mencionadas previamente. Sin embargo, en ambas regiones las poblaciones de las tres formas de manejo generalmente se encuentran creciendo de manera simpátrica y dentro de cada región puede existir entrecruzamiento entre poblaciones por flujo de polen y dispersión de semillas, vía insectos, murciélagos y aves (Valiente-Banuet, 2002; Casa *et al.*, 1997; Parra *et al.*, 2008). A nivel de especies hay diferencias en cuanto al manejo: *Stenocereus pruinosus* presenta mayor intensidad de manejo (González-Insuasti y Caballero, 2007), además de que la extensión del área destinada para el cultivo y la comercialización a nivel regional son mayores en comparación a *S. stellatus* (Obs. Pers.). Independientemente del grado de manejo, actualmente ambas especies sufren serios problemas de daño que afectan a poblaciones enteras y provocan la muerte de individuos de todos los tamaños (eg. Bravo-Aviles *et al.*, 2014).

El presente trabajo evaluó la posible presencia de diferencias poblacionales, moldeadas por las formas de manejo vía la domesticación, en los niveles de daño, en algunos componentes de los mecanismos de defensa: resistencia (presencia de espinas) y tolerancia (relación entre el daño y la tasa de ramificación) y la adecuación (número de frutos producidos,

número de semillas por fruto y porcentaje de germinación); posibles diferencias entre las dos regiones con prácticas de manejo distintas en estas dos cactáceas columnares, así como diferencias entre especies dadas por el grado de manejo. Las hipótesis planteadas fueron: a nivel intraespecífico, se espera encontrar mayor daño, menor resistencia, mayor tolerancia y aumento en el número de frutos y porcentaje de germinación, así como disminución en el número de semillas por fruto en los componentes de la adecuación, en las poblaciones manejadas (cultivo y manejo *in situ*), en contraste con las poblaciones silvestres, debido a la influencia de la selección humana que presentarían las poblaciones manejadas de ambas especies. A nivel de especie, *S. pruinosus* presentará los mismos efectos que las plantas manejadas, en los niveles de daño y en los mecanismos de defensa (menor resistencia y mayor tolerancia) en comparación con *S. stellatus*, debido a que presenta un mayor grado de manejo. Además, se espera encontrar diferencias a nivel regional, en donde los atributos mencionados exhibirán una respuesta similar al de las poblaciones más manejadas en las poblaciones de la Mixteca baja.

MÉTODOS

Sistema de estudio

El estudio involucró a dos especies de cactáceas columnares pertenecientes al género *Stenocereus*, reconocidas como “pitayas”: *Stenocereus pruinosus* (Otto) Buxbaum y *S. stellatus* (Pfeiff.) Riccob.); ambas sometidas a las tres formas de manejo.

Stenocereus pruinosus. Conocida comúnmente como pitaya de mayo, es un cactus columnar de 2 a 5 metros de altura, ramificado, que se distribuye en México (Chiapas, Guerrero, Oaxaca, Puebla, Tamaulipas, Veracruz y Yucatán) y Guatemala. Las poblaciones silvestres crecen en selvas bajas caducifolias, en elevaciones de 800 a 1900 m s.n.m. Florece de marzo a mayo y fructifica de mayo a junio. Los frutos se consumen frescos y de ellos se derivan otros productos. La producción en huertos ha implicado un manejo intensivo de las poblaciones con el objeto de generar una alta producción de frutos de buena calidad. (Figura 2).



Figura 2. *Stenocereus pruinosus* (“Pitayo de mayo”) del centro de México.

Stenocereus stellatus. Conocida comúnmente como pitaya de “xoconochtli”, es un cactus columnar de 2 a 4 metros de largo. Las poblaciones silvestres de este cacto forman parte de matorrales xerófitos y selvas bajas caducifolias en elevaciones de 500 a 1900 m s.n.m. Es una especie endémica del centro de México y su distribución está centrada en los estados de Guerrero, Morelos, Oaxaca y Puebla. Florece de junio a septiembre, y fructifica de septiembre a octubre. Sus frutos son comestibles y muy apreciados por los pobladores del área de distribución. (Figura 3).



Figura 3. *Stenocereus stellatus* (“Pitayo xoconochtli”) del centro de México.

Sitio de estudio

El trabajo se realizó en seis poblaciones del valle de Tehuacán y seis poblaciones de la Mixteca baja. Cada población representó a una especie y una forma de manejo diferente (Figura 4). El valle de Tehuacán cuenta con cerca de 10,000 km² de superficie, la altitud varía de 600 a 1500 m s.n.m.; se presenta un clima semiárido a árido y semicálido a cálido, con precipitaciones que varían de 300 a 500 mm anuales (Smith, 1965; García, 1988). Los tipos de vegetación predominantes son: Matorral Espinoso, Bosque Tropical Caducifolio, Bosque Espinoso, Bosque de Pino-Encino, Pastizal e Izotal (Rzedowski, 1978). Ha sido habitado por Chinantecos, Cuicatecos, Ixcatecos, Mazatecos, Mixtecos, Nahuas y Popolocas. Existen evidencias de prácticas agrícolas de hace 7000 años.

La Mixteca baja cuenta con aproximadamente 10,000 km² de superficie, abarcando los estados de Oaxaca, Puebla y Guerrero (Luna-Morales, 2002), la altitud varía de 1000 a 1900 m s.n.m.; se presentan climas semicálidos, subhúmedos a semiáridos con precipitaciones que varían de 500 a 800 mm anuales (Anónimo, 1970; García, 1988). Los tipos de vegetación predominantes son: el Bosque Tropical Caducifolio, Matorral Espinoso, Bosques Espinosos y Palmares (Rzedowski, 1978). Existen evidencias de aprovechamiento de plantas de unos dos milenios de las culturas Mixtecas *Ñuu Yata* y *Ñuiñe* (Winter, 1996).

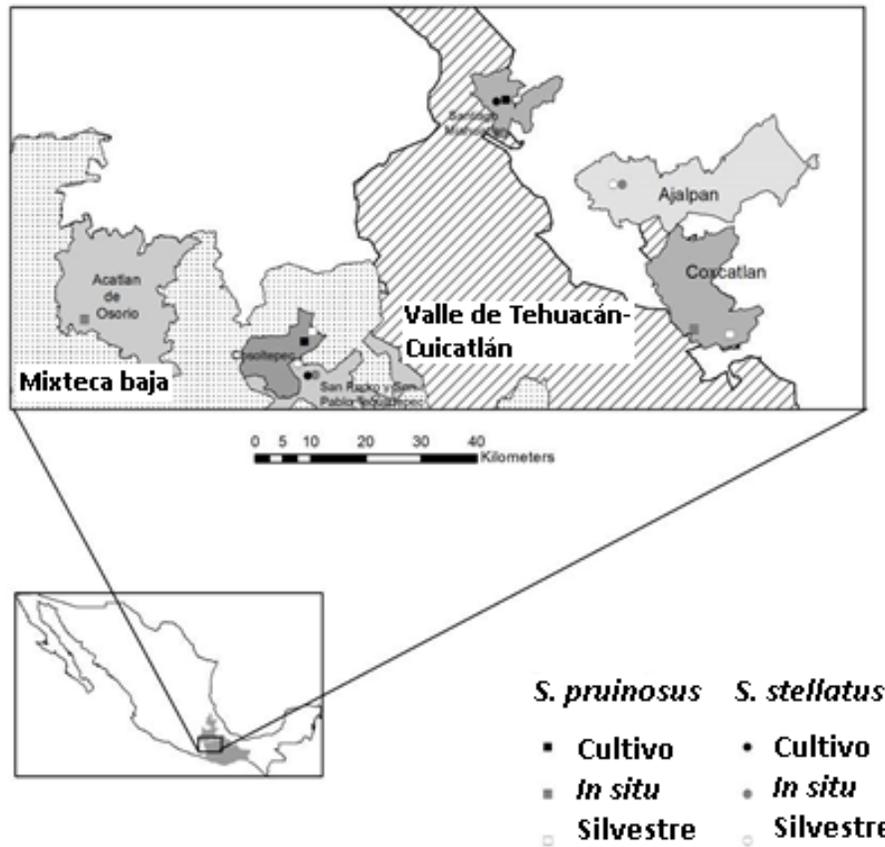


Figura 4. Zona de estudio donde se muestran las poblaciones analizadas de ambas especies, para el valle de Tehuacán y la Mixteca baja. Mapa elaborado por la Biol. Alma Delia Toledo Guzmán

Caracterización de los tipos de daño

Ambas especies de *Stenocereus* son atacadas por diversos tipos de organismos que incluyen: insectos (curculiónidos, lepidópteros, dípteros e himenópteros), aves, mamíferos, hongos, bacterias y virus. Debido a la diversidad de tipos de daño que presentan ambas especies, se diferenciaron con base en el posible origen del mismo y la ubicación de la parte del tallo afectada, quedando clasificados en cuatro tipos de daño distinto (ver resultados);

las ramas e individuos sanos fueron considerados aquellos que tuvieron el tallo completamente verde. Se aplicó una prueba χ^2 para determinar las posibles diferencias de los tipos de daño entre las poblaciones con diferente tipo de manejo. La hipótesis nula indica una independencia del tipo de daño en las diferentes poblaciones. Si la prueba no es significativa, entonces los tipos de daño se pueden encontrar en cualquier población sujeta a cualquier forma de manejo. Se elaboró una tabla de contingencia de 4 x 12 con los valores de frecuencia del tipo de daño en cada población. Luego, se aplicó la prueba de residuos ajustados para detectar qué tipo de daño y población presentan variación (Everitt, 1977).

Variación en los niveles de daño

Se muestrearon individuos de entre 121 y 760 cm de altura, con una media de 355.6 cm. El intervalo es alto ya que, en el caso de plantas propagadas vegetativamente, ramas de menos de un metro de altura ya son reproductivas. Para *S. pruinosus* se muestrearon 167 individuos y 180 para *S. stellatus*. De cada individuo se muestreó el daño por ramas, que consistió en elegir un número de ramas que corresponden a más del 50% de las ramas que presenta cada individuo, principalmente las ramas de la periferia y algunas internas que estaban accesibles. Se determinó cualitativamente un porcentaje de daño por cada rama que van de 0 a 100% de daño, para *S. pruinosus* el muestreo se llevó a cabo en 1048 ramas y para *S. stellatus* en 1043. El daño se registró únicamente durante el primer año de muestreo (2012). Se transformaron los datos mediante el $\arcsen \sqrt{\% \text{ daño estimado}}$, se realizó un ANOVA factorial para cada especie, considerando los factores: forma de manejo (*M*), región (*R*) y la interacción forma de manejo x región (*M * R*) para estimar posibles

diferencias en el porcentaje de daño. Posteriormente, se aplicó una prueba de Tukey para determinar qué interacciones eran estadísticamente diferentes. Los análisis se realizaron con el programa estadístico JMP ver. 9.

Variación en los mecanismos de defensa

Para evaluar las características fenotípicas relacionadas con los mecanismos de defensa, se estimó un componente de resistencia y otro de tolerancia en las ramas muestreadas.

Resistencia. Durante la exploración preliminar de campo se consideró el grosor de la cutícula como un componente de resistencia y se hicieron pruebas preliminares con un penetrómetro, directamente en las ramas de los individuos. Sin embargo, había demasiada variación en el funcionamiento mismo del aparato, así como de los datos registrados y no era muy confiable por lo que se decidió deshechar esta metodología. También se consideró medir el grosor de la cutícula, por lo que se hicieron cortes de muestras de las ramas, pero por falta de tiempo no se pudo concluir este análisis. Esto llevó a estimar la resistencia (RE) como presencia de espinas, pues ya se había reportado la variación del número de espinas por efecto del manejo (Casas, 1999). Se consideró la presencia de espinas en las areolas de las costillas en un área de 150 cm² del tallo (30cm x 5cm), a la altura del pecho (1.20 metros), en la mayoría de los casos; en aquellos individuos pequeños, estos datos se registraron en la parte media de la rama. Se realizó un análisis preliminar de regresión entre la longitud de las espinas radiales y la espina central ($N = 49$; $r^2 = 0.4977$; $p < 0.0001$), debido a que resultó correlacionadas positivamente ambas variables, se eligió sólo considerar la longitud de la espina central para el índice de RE. De cada individuo se eligió

una submuestra (entre dos y cuatro ramas de las usadas para cuantificar el daño), $N = 487$ para *S. pruinosus* y $N = 459$ para *S. stellatus*. De cada rama se contó el número de costillas (c), número de areolas (a), y de cada areola, se midió la longitud de la espina central (lec) dentro del área delimitada. Estos datos se registraron en el primer año de muestreo (2012).

Se empleó la fórmula: $RE = c * a * lec$, que se propone como un modelo que permita estimar estos datos dentro de un área y además contrasta mejor las diferencias en la resistencia. Los resultados fueron transformados con el logaritmo, para aproximar a una distribución normal. Para determinar la variación en la resistencia entre el manejo, región y la interacción $M * R$, se aplicó una ANOVA factorial para cada especie. En aquellos casos que hubiera diferencias significativas, se aplicó una prueba de Tukey. Los análisis se realizaron con el programa estadístico JMP ver. 9.

Tasa de ramificación. Como componente involucrado en la tolerancia, se estimó la tasa de ramificación (TR), medida como el número de brotes de ramificación nuevos de la rama muestreada, independiente del daño que presentaba, en un año de observación. Se cuantificó el número de brotes menores a 30 cm que se presentaban en las ramas muestreadas ($N = 487$ para *S. pruinosus* y 459 para *S. stellatus*) en el año 2012 (t_1) y posteriormente en el año 2013 (t_2). Se calculó la tasa de ramificación con la fórmula: $TR = (t_2 - t_1) / t_1$. Para determinar la variación de ésta en los factores M , R y la interacción $M \times R$, se aplicó una ANOVA factorial para cada especie, previa transformación de los datos con el $\arcsen \sqrt{TR}$. En aquellos casos que hubiera diferencias significativas, se aplicó una prueba de Tukey. Los análisis se realizaron con el programa estadístico JMP ver. 9.

Tolerancia. Para estimar la posible presencia de tolerancia como mecanismo de defensa y si hay variación asociada al manejo, se separaron las poblaciones de cada especie por región, incluyendo en cada grupo a las tres formas de manejo. Para cada grupo se realizó previamente una regresión lineal entre una variable asociada a tamaño de la planta: número de ramas (X) y la tasa de ramificación (Y) para ver en qué grado influye el número de ramas en la tasa de ramificación. Ninguna regresión resultó significativa ($\text{Prob}>F = 0.80$ y 0.93 para *S. pruinosus* en el valle de Tehuacán y la Mixteca baja respectivamente; $\text{Prob}>F = 0.59$ y 0.22 para *S. stellatus* en el valle de Tehuacán y la Mixteca baja respectivamente), lo que indica que la tasa de ramificación es independiente del número de ramas de las plantas. Posteriormente, se realizó la regresión lineal entre el daño (X) y la tasa de ramificación (Y). Aquellas regresiones que fueron positivas y significativas indican que las plantas más dañadas presentaron mayor incremento en número de ramas, reflejando su potencial de tolerancia. La ausencia de la relación no indica que no pueda tolerar, pero posiblemente su capacidad de tolerancia no se relaciona directamente con el daño.

Los residuales de las regresiones significativas se compararon entre las formas de manejo para estimar posibles diferencias entre éstas y evaluar si se modifican según la forma de manejo. Los análisis se realizaron con el programa estadístico JMP ver. 9.

Variación en la adecuación

Los componentes de la adecuación que se consideraron en este estudio corresponden al éxito reproductivo femenino: el número de frutos producidos, el número de semillas por fruto y el porcentaje de germinación de semillas.

Número de frutos. Para estimar el número de frutos producidos en el año 2012, se efectuaron conteos de los frutos producidos en el momento de fructificación de ambas especies (desde finales de abril a principios de junio para *S. pruinosus*, N= 167 individuos, y de mediados de julio a finales de septiembre, para *S. stellatus*, N = 180 individuos).

Número de semillas por fruto. Para estimar el número de semillas por fruto, se colectaron 145 frutos de *S. pruinosus* y 217 de *S. stellatus*, se dejaron secar a temperatura ambiente y se les extrajeron las semillas. De cada fruto se pesó el total de semillas y se tomó una muestra de 200 semillas las cuales se pesaron. Con estos datos se hizo una extrapolación del número de semillas con el peso de todas las semillas, para estimar el número de semillas por fruto.

Porcentaje de germinación. Se realizaron pruebas de germinación en una cámara germinadora LUZEREN a una temperatura de 25°C, humedad del 60 % y un fotoperiodo de 12 horas de luz x 12 de obscuridad. Se revisaron cada 24 horas y se cuantificó el número de semillas germinadas (cuando la radícula era visible a simple vista). Los datos de los tres componentes de la adecuación, fueron transformados mediante el logaritmo₁₀ y se aplicó una ANOVA factorial para cada especie, considerando los factores manejo, región y la interacción $M \times R$; se aplicó una prueba de Tukey para determinar las poblaciones que se diferencian. Los análisis se realizaron con el programa estadístico JMP ver. 9.

Correlaciones múltiples

Para analizar la relación entre las distintas variables estimadas y verificar si hay cambios influenciados o asociados a la domesticación, según la forma de manejo de las plantas, se realizó un análisis de correlación múltiple entre las variables: daño, resistencia, tasa de ramificación, número de frutos como componente de la adecuación, así como el número de ramas de la planta como covariable. En este caso, consideramos la variable dependiente a la adecuación y el resto como independientes. Esto se hizo para cada especie y en cada forma de manejo. La significancia entre las regresiones pareadas se obtuvo mediante la prueba de Pairwise correlations. Ambos análisis se realizaron con el programa estadístico JMP ver. 9.

Variaciones interespecíficas

Para estimar las diferencias entre especies, se aplicó un ANOVA para los niveles de daño, mecanismos de defensa (resistencia y tasa de ramificación) y los componentes de adecuación, previa estandarización de los datos, entre especies. Se estimó la presencia de tolerancia para cada especie realizando la regresión entre daño (X) y tasa de ramificación (Y), en caso de ser significativa la regresión indica la presencia de tolerancia. Los análisis se realizaron con el programa estadístico JMP ver. 9.

RESULTADOS

Caracterización de los tipos de daño

Se detectaron diversos tipos de daño que están afectando a las dos especies y se agruparon en cuatro grupos en función de su ubicación en las ramas: **daño interno biológico**, provocado por diversos organismos, entre ellos *Cactophagus spinolae* Gyllenhal. (Bravo-Aviles *et al.*, 2014) y otros insectos aún no identificados (adultos y larvas), bacterias y hongos; **daño interno mecánico**, provocado por machetazos por el hombre, ramas cortadas por acción del viento; **daño intermedio**, provocado por aves (*Melanerpes hypopolius* Wagler), ganado (caprino, vacuno y asnal), y larvas de insectos (no identificados); **daño superficial**, ocasionado por hormigas (*Atta*, *Crematogaster*), exceso de radiación solar, fuego e infestación por hongos (Monreal-Vargas *et al.*, 2014), la frecuencia de cada tipo de daño en las poblaciones analizadas se muestra en la figura 5. Las poblaciones que difieren significativamente según el análisis de χ^2 se muestran en la figura 6 y difieren de la siguiente manera: el daño interno mecánico es más abundante en poblaciones silvestres y de manejo *in situ* de *S. pruinosus* en el valle de Tehuacán, mientras que las poblaciones cultivadas presentan más daño intermedio y poco daño interno biológico; la población cultivada de la Mixteca baja presenta poco daño interno biológico. En el caso de *S. stellatus*, las poblaciones silvestre y manejo *in situ* del valle de Tehuacán presentan mayor frecuencia de daño interno biológico e intermedio, respectivamente, y esta última con poco daño superficial; en la Mixteca baja la población cultivada tiene mucho daño superficial, mientras que la de manejo *in situ* presenta poco daño interno mecánico (Figura 6).

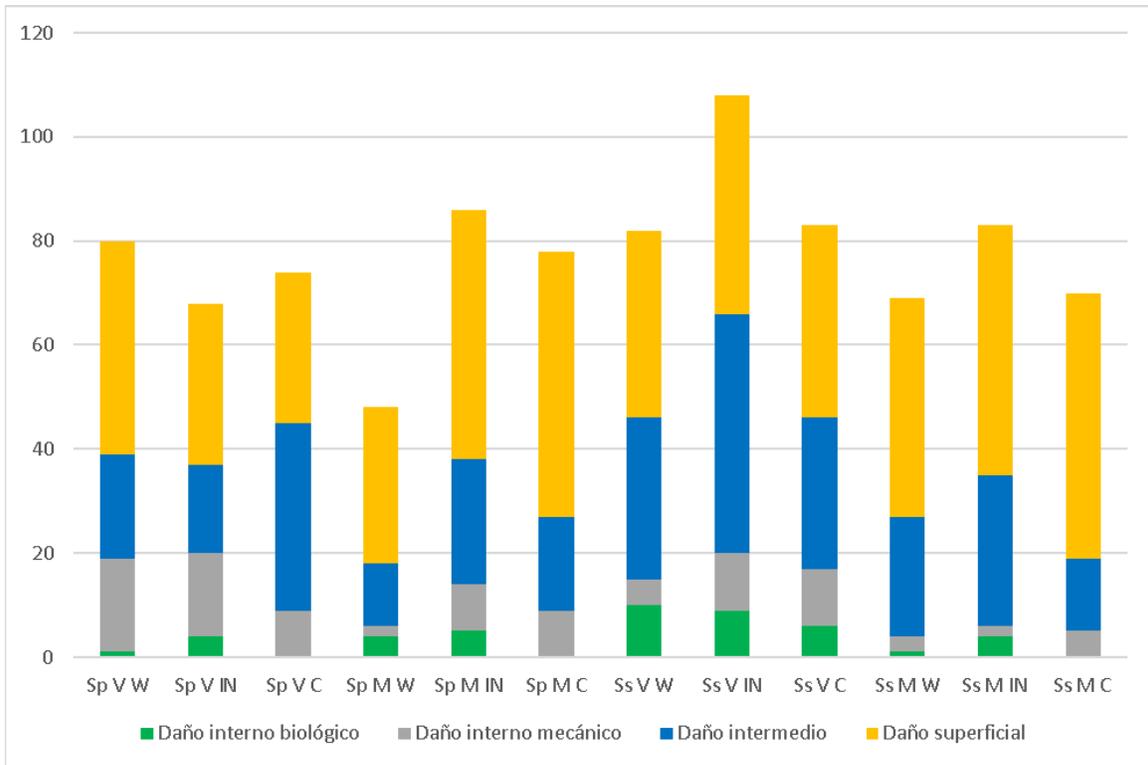


Figura 5. Frecuencia de los cuatro tipos de daño en poblaciones con diferente forma de manejo en dos especies de *Stenocereus* en el centro de México. **Sp** = *S. pruinosus*. **Ss** = *S. stellatus*. **V** = Valle de Tehuacán. **M** = La Mixteca baja **W** = silvestre. **IN** = Manejo *in situ*. **C** = Cultivo.

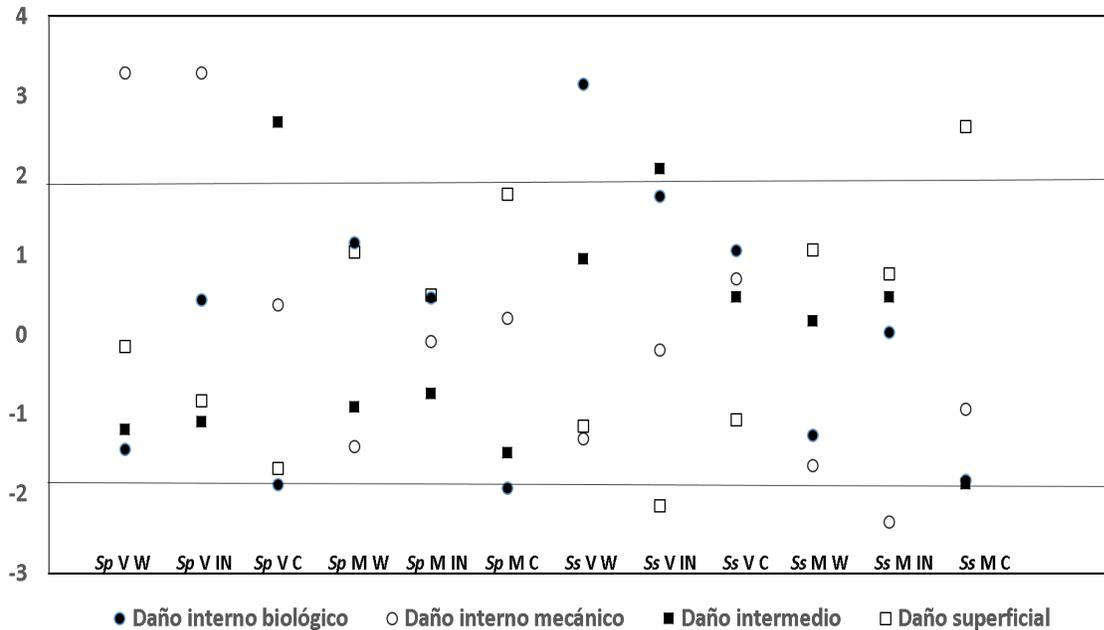


Figura 6. Representación gráfica de la prueba de χ^2 de los tipos de daño en poblaciones con diferente forma de manejo en dos especies de *Stenocereus* en el centro de México. Los puntos fuera del intervalo de confianza son significativamente diferentes. ($\chi^2_{gl.33} = 47.4$, $p \leq 0.05$). **Sp** = *S. pruinosus*. **Ss** = *S. stellatus*. **V** = Valle de Tehuacán. **M** = La Mixteca baja **W** = silvestre. **IN** = Manejo *in situ*. **C** = Cultivo.

Variación en los niveles de daño

En *S. pruinosus* el modelo general del ANOVA factorial no detectó diferencias significativas entre manejo, ni la interacción $M \times R$ (Tabla 3 y 4), solo entre regiones, siendo más intenso el daño en la región de la Mixteca baja.

En *S. stellatus* el modelo general del ANOVA factorial mostró diferencias significativas entre poblaciones con diferente forma de manejo y región, así como en la interacción $M \times R$. Las poblaciones cultivadas presentan más daño respecto a las manejadas *in situ* y las

silvestres; en la región del valle de Tehuacán se detectó más incidencia de daño. En relación a la interacción M x R, todas las poblaciones del valle de Tehuacán, así como la población cultivada de Chinango (región de la Mixteca baja) presentaron más daño, mientras que en las poblaciones silvestre y de manejo *in situ* de la Mixteca baja, presentaron menor porcentaje de daño.

Cabe resaltar el alto nivel de daño registrado para las poblaciones de *S. stellatus* silvestre del valle de Tehuacán (Ajalpan) y cultivo de la Mixteca baja (Chinango), en las cuales se registró una mortalidad de ramas de 16.98 y 14.63 %, respectivamente, durante el periodo del muestreo (Tabla 2), siendo estas poblaciones las que presentaron menores valores de resistencia y las que produjeron el menor número de frutos. Sin embargo, el porcentaje de germinación de sus semillas fue elevado (40.33% y 43.25% respectivamente).

Tabla 2. Porcentaje total de mortalidad de ramas en dos años de muestreo en *S. pruinosus* y *S. stellatus* del centro de México, bajo tres formas de manejo.

Región	Valle de Tehuacán			Mixteca baja		
	Silvestre	<i>In situ</i>	Cultivo	Silvestre	<i>In situ</i>	Cultivo
<i>S. pruinosus</i>	1.68	0.92	5.00	4.51	3.07	1.08
<i>S. stellatus</i>	16.98	8.11	5.38	3.41	6.63	14.63

Tabla 3. Valores estimados de daño, mecanismos de defensa y componentes de adecuación en poblaciones de *Stenocereus pruinosus* y *S. stellatus* bajo tres formas de manejo en el centro de México. Valor promedio \pm ee, letras diferentes indican diferencias significativas.

	Población	Daño (%)	Resistencia	Tasa de crecimiento (%)	Número de frutos	Número de semillas/fruto	Germinación (%)
<i>S. pruinosus</i>	Promedio/especie	14.181 \pm 0.689^A	1.955 \pm 0.012^A	28.860 \pm 3.54^A	15.940 \pm 4.561^A	1366.625 \pm 41.93^A	40.095 \pm 2.551^A
Manejo (M)	Silvestre(S)	15.983 \pm 1.131 ^A	2.050 \pm 0.020 ^A	30.192 \pm .210 ^A	11.388 \pm 2.932 ^B	1478.53 \pm 60.65 ^A	47.958 \pm 4.203 ^A
	<i>in situ</i> (InS)	13.415 \pm 0.974 ^A	1.934 \pm 0.018 ^B	19.489 \pm 5.497 ^A	23.463 \pm 2.932 ^A	1151.02 \pm 62.60 ^B	33.416 \pm 3.891 ^B
	Cultivado (C)	13.427 \pm 1.106 ^A	1.880 \pm 0.020 ^B	39.376 \pm 6.205 ^A	13.220 \pm 2.78 ^{AB}	1222.83 \pm 88.64 ^B	54.000 \pm 6.152 ^A
Región (R)	Valle de Tehuacán (VT)	12.725 \pm 0.867 ^B	1.945 \pm 0.015 ^A	26.086 \pm 4.632 ^A	20.807 \pm 2.361 ^B	1083.19 \pm 63.09 ^B	59.805 \pm 4.366 ^B
	Mixteca Baja (MB)	15.699 \pm 0.884 ^A	1.967 \pm 0.016 ^A	32.184 \pm 5.212 ^A	11.131 \pm 2.349 ^A	1485.06 \pm 53.73 ^A	30.444 \pm 3.475 ^A
M x R	S, VT, Coxcatlán	12.241 \pm 1.480 ^A	2.106 \pm 0.024 ^A	32.142 \pm 7.57 ^{AB}	12.46 \pm 3.90 ^B	1315.31 \pm 84.2 ^{AB}	41.25 \pm 5.50 ^{BC}
	<i>InS</i> , VT, Coxcatlán	13.986 \pm 1.340 ^A	1.908 \pm 0.025 ^B	23.138 \pm 7.73 ^{AB}	37.16 \pm 4.37 ^A	1298.76 \pm 76.6 ^B	49.16 \pm 4.49 ^B
	C, VT, Miahuatlán	11.385 \pm 1.669 ^A	1.778 \pm 0.028 ^C	21.810 \pm 8.71 ^{AB}	15.89 \pm 3.97 ^{AB}	635.48 \pm 151.1 ^D	89.00 \pm 11.00 ^A
	S, MB, Joluxtla	20.992 \pm 1.712 ^A	1.955 \pm 0.032 ^B	26.896 \pm 9.84 ^{AB}	10.04 \pm 4.37 ^B	1641.74 \pm 87.2 ^{AB}	54.66 \pm 6.35 ^{AB}
	<i>InS</i> , MB, Joluxtla	12.779 \pm 1.414 ^A	1.961 \pm 0.025 ^B	15.760 \pm 7.81 ^B	12.50 \pm 3.90 ^B	1003.27 \pm 98.9 ^C	17.66 \pm 6.35 ^D
	C, MB, Sn Bernardo	14.972 \pm 1.452 ^A	1.985 \pm 0.029 ^B	57.430 \pm 8.83 ^A	10.63 \pm 3.90 ^B	1810.18 \pm 92.5 ^A	19.00 \pm 5.50 ^{CD}
<i>S. stellatus</i>	Promedio/especie	18.209 \pm 0.691^B	2.146 \pm 0.012^B	27.976 \pm 3.64^A	42.833 \pm 4.393^B	1057.924 \pm 34.27^B	30.973 \pm 1.896^B
Manejo (M)	Silvestre(S)	12.768 \pm 1.395 ^B	2.150 \pm 0.024 ^{AB}	29.044 \pm 6.930 ^A	32.166 \pm 9.434 ^A	905.61 \pm 67.13 ^B	33.466 \pm 3.622 ^A
	<i>in situ</i> (InS)	19.305 \pm 1.111 ^B	2.180 \pm 0.021 ^A	26.524 \pm 6.070 ^A	46.350 \pm 9.434 ^A	1040.29 \pm 48.42 ^A	36.285 \pm 2.651 ^A
	Cultivado (C)	22.372 \pm 1.386 ^A	2.102 \pm 0.023 ^B	28.172 \pm 6.706 ^A	49.983 \pm 9.434 ^A	1154.11 \pm 59.07 ^A	31.708 \pm 2.863 ^A
Región (R)	Valle de Tehuacán (VT)	24.112 \pm 1.091 ^A	2.120 \pm 0.018 ^A	24.152 \pm 5.290 ^A	42.777 \pm 7.702 ^A	1000.48 \pm 50.09 ^A	26.409 \pm 2.473 ^B
	Mixteca Baja (MB)	12.625 \pm 1.038 ^B	2.173 \pm 0.019 ^B	32.072 \pm 5.451 ^A	42.888 \pm 7.702 ^A	1026.70 \pm 45.68 ^A	37.250 \pm 2.546 ^A
M x R	S, VT, Ajalpán	26.235 \pm 2.266 ^A	2.045 \pm 0.036 ^C	41.666 \pm 10.22 ^A	3.80 \pm 13.34 ^C	729.83 \pm 116.6 ^B	40.33 \pm 5.72 ^A
	<i>InS</i> , VT, Ajalpán	25.273 \pm 1.525 ^A	2.165 \pm 0.030 ^{ABC}	13.500 \pm 8.48 ^B	31.66 \pm 13.34 ^B	965.19 \pm 68.8 ^{AB}	31.14 \pm 3.74 ^A
	C, VT, Miahuatlán	21.137 \pm 1.805 ^A	2.128 \pm 0.030 ^{ABC}	22.674 \pm 8.68 ^{AB}	92.90 \pm 13.34 ^A	1306.43 \pm 65.2 ^A	20.16 \pm 2.86 ^B
	S, MB, Chinango	5.804 \pm 1.629 ^C	2.238 \pm 0.032 ^A	18.468 \pm 9.35 ^B	60.53 \pm 13.34 ^{AB}	962.92 \pm 66.5 ^{AB}	26.60 \pm 4.43 ^{AB}
	<i>InS</i> , MB, Chinango	12.591 \pm 1.618 ^B	2.195 \pm 0.030 ^{AB}	40.115 \pm 8.68 ^A	61.06 \pm 13.34 ^{AB}	1115.39 \pm 68.1 ^A	41.42 \pm 3.74 ^A
	C, MB, Chinango	24.048 \pm 2.104 ^A	2.065 \pm 0.036 ^{BC}	37.096 \pm 10.22 ^{AB}	7.06 \pm 13.34 ^C	1001.79 \pm 98.5 ^{AB}	43.25 \pm 4.96 ^A

Variación en los mecanismos de defensa

Resistencia. Para *S. pruinosus*, la presencia de espinas como componente de resistencia difirió significativamente, en el manejo y la interacción $M \times R$, no así entre regiones (Tabla 4). Según la forma de manejo, las poblaciones de manejo *in situ* y cultivadas fueron las que presentaron menor resistencia. La interacción indica que la población silvestre del valle de Tehuacán presentó mayor resistencia, mientras que la población cultivada del valle de Tehuacán fue la que presentó menor resistencia; las poblaciones restantes presentan valores intermedios y no variaron significativamente entre ellas.

Para *S. stellatus*, se mostraron diferencias significativas en el manejo, la región y la interacción $M \times R$. En cuanto al manejo, la población de manejo *in situ* presentó la mayor resistencia, mientras la población cultivada presentó la menor resistencia. Según la región, las poblaciones de la Mixteca baja presentaron mayor resistencia. En cuanto a la interacción, la población silvestre de la Mixteca baja presentó la mayor resistencia, mientras que la población silvestre del valle de Tehuacán fue la menos resistente.

Tasa de ramificación (TR). En *S. pruinosus*, no se encontraron diferencias significativas entre forma de manejo, ni región; únicamente la interacción $M \times R$ es significativa, donde la población cultivada de la Mixteca baja presentó mayor tasa de ramificación, mientras que la población de manejo *in situ* de la misma región tuvo la menor tasa de ramificación.

En *S. stellatus* se observó el mismo patrón que en *S. pruinosus*, es decir, no se observaron diferencias significativas entre forma de manejo, ni región, pero si las hay en la interacción. En esta especie las poblaciones: silvestre del valle de Tehuacán y manejo *in situ* de la Mixteca baja, son las que presentan mayor tasa de ramificación, mientras que las

poblaciones: manejo *in situ* del valle de Tehuacán y silvestre de la Mixteca baja presentan la menor tasa de ramificación.

Tolerancia. En *S. pruinosus*, la regresión entre el daño y TC en las poblaciones del valle de Tehuacán resultó positiva y significativa (Prob>F = 0.007), lo que indica que en esta región se presenta la tolerancia como mecanismo de defensa. En el valle de Tehuacán, observamos que no hay diferencias significativas entre formas de manejo (ANOVA, Prob>F = 0.49) por lo que el manejo no influye en la tolerancia en esta región. En la Mixteca baja, esta regresión es positiva y significativa (Prob>F = 0.013), por lo que la tolerancia está actuando como mecanismo de defensa. La comparación entre formas de manejo mostró diferencias significativas (ANOVA, Prob>F = 0.006). Así, las poblaciones cultivadas tienen más capacidad de tolerar que las poblaciones bajo manejo *in situ* únicamente en esta región (Figura 7).

En el caso de *S. stellatus*, no hubo diferencias significativas en la regresión entre TC vs daño en ninguna región (Prob>F = 0.40 y 0.87 para el valle de Tehuacán y la Mixteca baja, respectivamente), por lo que se concluye que esta especie no presenta tolerancia como mecanismo de defensa en ninguna región.

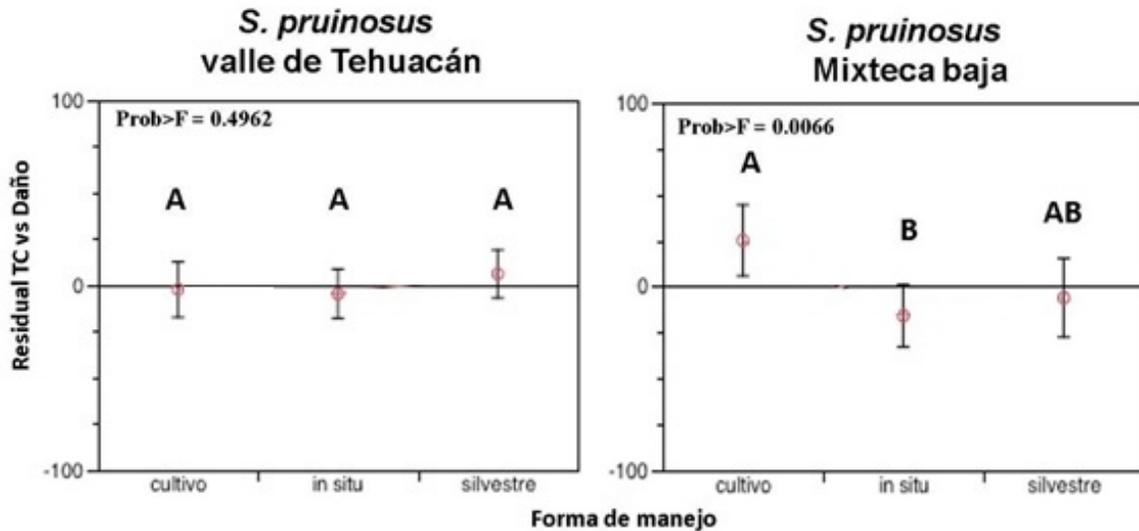


Figura 7. Variación en la tolerancia en poblaciones con diferente forma de manejo del valle de Tehuacán y la Mixteca baja en *Stenocereus pruinosus*. (Letras distintas indican diferencias significativas según el ANOVA).

Variación en la adecuación

Stenocereus pruinosus mostró diferencias significativas entre formas de manejo, la región y la interacción $M \times R$, para los tres componentes de la adecuación (Tabls 2 y 3). Según la forma de manejo, las poblaciones bajo el manejo *in situ* y cultivadas produjeron mayor número de frutos, pero con menor número de semillas; el porcentaje de germinación fue más bajo en las poblaciones de manejo *in situ*. En cuanto a la región, en el valle de Tehuacán las plantas produjeron un mayor número de frutos y mayor porcentaje de germinación, pero con menor cantidad de semillas. Según la interacción $M \times R$, las poblaciones de la Mixteca baja no difirieron significativamente en la producción de frutos entre formas de manejo, mientras que las poblaciones del valle de Tehuacán bajo el manejo

in situ y cultivo produjeron mayor cantidad de frutos que la población silvestre; los frutos de las poblaciones cultivadas en la Mixteca baja presentaron mayor cantidad de semilla; por el contrario, los frutos de la población cultivada del valle de Tehuacán fue la que presentó frutos con menor número de semillas; el porcentaje de germinación fue mayor en la población cultivada del valle de Tehuacán, pero las poblaciones *in situ* y cultivada de la Mixteca baja, presentaron el menor porcentaje de germinación.

Para el caso de *S. stellatus*, los tres componentes de adecuación mostraron diferencias en los dos factores y la interacción. El número de frutos difirió solo en la interacción $M \times R$. La población cultivada en el valle de Tehuacán fue la que produjo mayor cantidad de frutos, mientras que en la Mixteca baja, fueron las poblaciones silvestres y de manejo *in situ*. El número de semillas por fruto difirió según el manejo y la interacción $M \times R$. En cuanto al manejo, las poblaciones de cultivo y manejo *in situ* presentaron mayor número de semillas por fruto; la interacción mostró que los frutos de las poblaciones bajo manejo *in situ* y cultivadas de ambas regiones presentaron mayor número de semillas. El porcentaje de germinación difirió según la región y la interacción $M \times R$. En cuanto a la región, en la Mixteca baja se registró mayor porcentaje de germinación, mientras que la interacción muestra que las semillas de las poblaciones de manejo *in situ* y de cultivo en la Mixteca baja tuvieron mayor porcentaje de germinación, así como las semillas de las poblaciones silvestres y manejo *in situ* del valle de Tehuacán (Tabla 2 y 3).

Tabla 4. Valores de *p* del ANOVA factorial del daño, los componentes de los mecanismos de defensa y adecuación de *S. pruinosus* y *S. stellatus* en dos regiones del centro de México, sometidas a tres distintas formas de manejo. (Letras en **negritas** indican la existencia de diferencia significativa en el modelo analizado).

Especie	Interacción	Daño	Resistencia	Tasa de Ramificación	Número de frutos	Número de semillas/ fruto	Germinación (%)
<i>S. pruinosus</i>	Manejo (M)	0.3885	<0.0001	0.1074	0.0172	<0.0001	0.0016
	Región (R)	0.0235	0.1082	0.3322	0.0034	<0.0001	<0.0001
	<i>M x R</i>	0.0613	<0.0001	0.0228	0.0375	<0.0001	<0.0001
<i>S. stellatus</i>	Manejo (M)	0.0019	0.0339	0.8739	0.0654	0.0021	0.2569
	Región (R)	<0.0001	0.0484	0.9851	0.7140	0.2043	0.0311
	<i>M x R</i>	<0.0001	0.0008	0.0162	<0.0001	0.0312	0.0002

Como resumen general, en *S. pruinosus* se observó que la resistencia disminuye en las poblaciones más manejadas, mientras que la tolerancia se presenta sólo en las poblaciones cultivadas de la región Mixteca baja. En cuanto a la adecuación, las plantas más manejadas (*in situ* y cultivadas) produjeron mayor cantidad de frutos, pero el número de semillas por fruto y la germinación de éstas fue baja para estas poblaciones.

En *S. stellatus* las plantas cultivadas presentaron una menor resistencia, así como niveles de daño más elevados, no se observó la presencia de una capacidad tolerante en la especie. En cuanto a la adecuación, las plantas cultivadas produjeron frutos con mayor cantidad de semilla, mientras que el número de frutos y porcentaje de germinación no mostraron diferencias significativas.

Correlaciones múltiples

La correlación múltiple general por especie entre las variables estimadas, mostraron patrones diferentes entre ambas especies (Tabla 5).

Para *S. pruinosus* el daño se correlacionó positivamente con la tasa de ramificación y el número de ramas; y negativamente con la resistencia y la adecuación. Por lo tanto, entre menos resistencia presentan las plantas son más dañadas y producen menos frutos; y entre más daño tienen las plantas, la tasa de ramificación es favorecida lo cual nos confirma la presencia de tolerancia en la especie. La resistencia se correlacionó negativamente con la tasa de ramificación y el número de ramas, por lo tanto, existe un “*trade off*” entre la resistencia y la tasa de ramificación, así la especie invierte energía en la resistencia o en la ramificación, pero no a ambas; además, las plantas con más ramas presentan una menor resistencia. El hecho de no encontrar correlación entre la tasa de crecimiento y la adecuación, indica que la adecuación se mantiene, lo que apoya el hecho de que ésta especie es tolerante.

Para *S. stellatus* el daño únicamente se correlacionó negativamente con la resistencia y la adecuación, lo que indica también que las plantas con menor resistencia son más dañadas y producen menos frutos. La resistencia se correlacionó positivamente con la adecuación, así las plantas más resistentes producen mayor número de frutos; por último, las plantas con mayor número de ramas producen mayor número de frutos, lo que nos habla de una mejor adecuación de las plantas con más ramas. Resalta el hecho de que la resistencia esté correlacionada con la adecuación, lo que sugiere que esta especie está optando por la resistencia como principal mecanismo de defensa, a diferencia de la tolerancia, que sólo está presente en *S. pruinosus*.

Tabla 5. Resultados de la correlación múltiple entre las variables estimadas para *S. pruinosus* y *S. stellatus* en el centro de México. (* $p \leq 0.05$; ** $p \leq 0.01$; *** $p \leq 0.001$; ns = correlación no significativa).

Atributo	Daño	Resistencia	Tasa de Ramificación	Adecuación	# ramas/planta
<i>S. pruinosus</i>					
Daño	1.0				
Resistencia	-0.4264 ***	1.0			
Tasa de Ramificación	0.1674 ***	-0.1008 **	1.0		
Adecuación	-0.1133 ***	0.0325 ns	-0.0476 ns	1.0	
# ramas/planta	0.1818 ***	-0.1960 ***	-0.0123 ns	-0.0466 ns	1.0
<i>S. stellatus</i>					
Daño	1.0				
Resistencia	-0.5107 ***	1.0			
Tasa de Ramificación	-0.0288	0.0238	1.0		
Adecuación	-0.2705 ***	0.2328 ***	0.0279 ns	1.0	
# ramas/planta	0.0462 ns	-0.0120 ns	0.0393 ns	0.2374 ***	1.0

El análisis de las correlaciones entre estas mismas variables por forma de manejo muestra que hay diferencias en ambas especies (Tabla 6).

En *S. pruinosus*, las correlaciones que resultaron significativas entre las formas de manejo difieren a las mostradas por especie. Así, en las poblaciones **silvestres** el daño solo se correlaciona negativamente con la resistencia y positivamente con el número de ramas y la resistencia negativamente con el número de ramas; es decir entre más daño y, consecuentemente, menos resistencia exhiben las plantas, presentan mayor número de ramas. En las poblaciones bajo **manejo in situ**, el daño se correlaciona negativamente con la resistencia, la resistencia negativamente con el número de ramas y la adecuación positivamente con el número de ramas; es decir entre más daño presenten las plantas,

disminuye la resistencia y aumenta el número de ramas y, consecuentemente, la adecuación en términos del número de frutos; aunque el número de ramas no es una medida directa de tolerancia, está relacionada con la producción de materia vegetativa, la cual favorece la adecuación. Las poblaciones **cultivadas** muestran más similitud con los resultados a nivel especie. Así, entre menos resistencia presentan las plantas son más dañadas y producen menos frutos; y entre más daño tienen las plantas, incrementa la tasa de ramificación y el número de ramas, lo cual nos confirma la presencia de tolerancia en éstas; una correlación distinta y única en estas poblaciones es la correlación negativa entre el número de ramas y la adecuación lo que sugiere que el manejo está modificando esta relación, posiblemente como consecuencia de la respuesta de tolerancia. En este sentido, la poda puede estar ejerciendo un papel importante en la producción de frutos ya que si las plantas presentan muchas ramas tienden a tener más daño y a producir menor cantidad de frutos, hecho que afecta negativamente la producción.

En *S. stellatus*, las correlaciones de las variables en las tres formas de manejo mantienen las tendencias de la especie, con excepción de la población bajo cultivo, la cual muestra una correlación significativa positiva entre la tasa de ramificación y el número de ramas. La correlación entre resistencia y adecuación no cambia en las formas de manejo, lo que indica que la resistencia es el principal mecanismo de defensa y no es modificado por el manejo.

Tabla 6. Resultado de las correlaciones múltiples significativas entre las variables estimadas para *S. pruinosus* y *S. stellatus* con diferentes formas de manejo en el centro de México. (* $p \leq 0.05$; ** $p \leq 0.01$; *** $p \leq 0.001$; ns = correlación no significativa).

		Daño	Resistencia	Tasa de crecimiento	Adecuación	# ramas/planta
<i>S. pruinosus</i>	Silvestre	Daño	1.0			
		Resistencia	-0.3979***	1.0		
		Tasa de crecimiento	0.1468 ns	-0.1189 ns	1.0	
		Adecuación	-0.0530 ns	0.1025 ns	-0.0181 ns	1.0
		# ramas/planta	0.2688***	-0.1748*	0.0482 ns	-0.0287 ns
	Manejo <i>in situ</i>	Daño	1.0			
		Resistencia	-0.5933***	1.0		
		Tasa de crecimiento	0.0786 ns	-0.0967 ns	1.0	
		Adecuación	-0.1164 ns	0.0896 ns	-0.0703 ns	1.0
		# ramas/planta	0.1355 ns	-0.2673***	-0.0239 ns	0.1497**
	Cultivo	Daño	1.0			
		Resistencia	-0.2518**	1.0		
Tasa de crecimiento		0.3041***	-0.1085 ns	1.0		
Adecuación		-0.1824**	-0.0112 ns	-0.1128 ns	1.0	
# ramas/planta		0.2338**	0.0144 ns	0.0559 ns	-0.1880**	1.0
<i>S. stellatus</i>	Silvestre	Daño	1.0			
		Resistencia	-0.5644***	1.0		
		Tasa de crecimiento	0.0767 ns	-0.0026 ns	1.0	
		Adecuación	-0.2541**	0.2352**	-0.0616 ns	1.0
		# ramas/planta	-0.1172 ns	0.0431 ns	0.0575 ns	0.4675***
	Manejo <i>in situ</i>	Daño	1.0			
		Resistencia	-0.5840***	1.0		
		Tasa de crecimiento	-0.0837 ns	0.0496 ns	1.0	
		Adecuación	-0.3360***	0.2817***	0.0519 ns	1.0
		# ramas/planta	0.1276 ns	-0.0753 ns	-0.0846 ns	0.1638**
	Cultivo	Daño	1.0			
		Resistencia	-0.4296***	1.0		
Tasa de crecimiento		-0.0184 ns	-0.0216 ns	1.0		
Adecuación		-0.2571***	0.2340**	-0.0674 ns	1.0	
# ramas/planta		0.0711 ns	-0.0038 ns	0.2623***	0.1777**	1.0

Variaciones interespecíficas

Entre especies encontramos diferencias significativas en casi todas las variables estimadas, con excepción de la tasa de ramificación (Tabla 7). Los niveles de daño más altos se encontraron en *S. stellatus*, pero, al mismo tiempo, presenta una mayor resistencia al tener mayor cantidad de espinas en sus ramas. La tasa de ramificación no difiere entre especies, aunque sólo *S. pruinosus* presenta tolerancia como mecanismo de defensa, pues la regresión lineal entre daño y tasa de ramificación resultó significativa ($\text{Prob} > F = 0.0002$). Las plantas más tolerantes son las cultivadas (Figura 8); mientras que la regresión de las mismas variables no resultó significativa para *S. stellatus* ($\text{Prob} > F = 0.5376$).

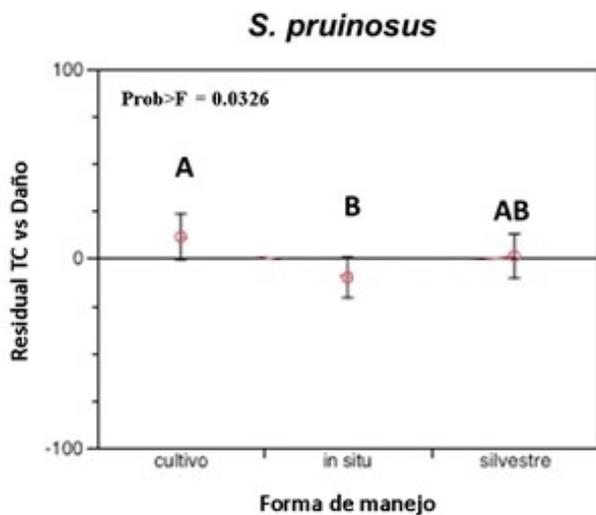


Figura 8. Variación en la tolerancia en poblaciones con diferente forma de manejo en *Stenocereus pruinosus*. Letras distintas indican la presencia de diferencia significativa encontrada según el ANOVA.

En cuanto a la adecuación, *S. stellatus* es la especie que produjo mayor cantidad de frutos, pero *S. pruinosus* produjo frutos con mayor cantidad de semillas y éstas germinaron en mayor porcentaje.

Tabla 7. Media \pm ee de los atributos estimados en *S. pruinosus* y *S. stellatus* del centro de México, según ANOVA.

Atributo	<i>S. pruinosus</i>	<i>S. stellatus</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Daño	14.181 \pm 0.689	18.209 \pm 0.691	9.1123	0.0026
Resistencia	1.95 \pm 0.012	2.14 \pm 0.012	112.367	< 0.0001
Tasa de Ramificación	28.860 \pm 3.54	27.974 \pm 3.64	0.8152	0.3668
Número de frutos	15.940 \pm 4.561	42.833 \pm 4.393	11.227	0.0008
Número de semillas/fruto	1366.625 \pm 41.93	1057.924 \pm 34.27	26.072	< 0.0001
Germinación (%)	40.095 \pm 2.551	30.973 \pm 1.896	6.397	0.0120

DISCUSIÓN

Los resultados del presente estudio permitieron apreciar diferencias significativas en las distintas poblaciones con diferente forma de manejo para las dos especies en la mayoría de los atributos medidos, algunos concordantes con las hipótesis basadas en el modelo general de síndromes de domesticación, pero no suficientes para atribuir exclusivamente a las formas de manejo las diferencias encontradas.

El daño en cactáceas columnares es reportado para poblaciones del centro y norte de México, el sur de E.U.A y Sudamerica. Los géneros estudiados son: *Carnegiea*, *Neobuxbaumia*, *Pachycereus*, *Stenocereus*, *Echinopsis*, *Trichocereus*, *Armatocereus*, *Praecereus* y *Pilosocereus* (Nobel, 1980; Evans *et al.*, 1992, 1994; Bashan *et al.*, 1995; Evans, 2005; Silva y Martínez, 1996; Evans y Macri, 2008; Peco *et al.* 2011; Maya *et al.*, 2011; Malo *et al.*, 2011; Bravo-Avilez *et al.*, 2014). Los daños reportados son en su mayoría: el pardeamiento y lesiones de la superficie epidérmica, pudrición y herbivoría por larvas de coleópteros en tallos, daño por ramoneo de mamíferos superiores (ganado, burros y guanacos) y parasitismo por plantas (muérdago). Los tres primeros fueron encontrados en nuestro estudio en las especies de *Stenocereus*, lo que sugiere que son tipos de daño generalizados en este grupo de plantas.

El daño intermedio es más frecuente y el daño interno biológico es menos frecuente en poblaciones cultivadas de *S. pruinosus*, mientras que el daño superficial es más frecuente en poblaciones cultivadas de *S. stellatus*. Se encontró que ambas especies presentan una variedad de tipos de daño que las hacen un sistema muy complejo y del cual se requiere ampliar la investigación. Es necesario ampliar el registro de especies de cactáceas dañadas, así como la distribución geográfica de las especies con daño. A partir de ésto, se requiere definir los factores causales del daño, partiendo de que en la literatura se clasifican dos tipos de daño: físico y biológico, por lo tanto, hay que redefinir los tipos de daño que se presenta en este grupo de plantas. Si bien el registro de presencia de daño es importante, también es necesario analizarlo de manera particular en relación a los posibles vectores y hospederos a nivel de comunidades vegetales para determinar posibles patrones de dispersión del daño. Finalmente, es necesario incluir estudios con poblaciones manajadas

por los humanos, ya que, si bien el daño está presente en poblaciones naturales, es un hecho que las formas de manejo pueden disminuir la resistencia en estas especies y hacerlas más susceptibles a diversos tipos de daño.

La literatura es carente de evidencias que muestren el comportamiento de los niveles de daño según las formas de manejo en cactáceas. Sin embargo, de manera general se ha reportado que uno de los efectos en las plantas domesticadas debido a la selección humana es la relativa susceptibilidad (pérdida de resistencia) a los patógenos, enfermedades y plagas (Chaudhary, 2013, citas dentro). En el presente estudio, en ambas especies se observa una disminución en la resistencia (número de espinas) en las poblaciones domesticadas, lo cual coincide con lo reportado para *S. stellatus* (Casas *et al.*, 1999). Es necesario entender este cambio ya que puede ser un carácter blanco de la domesticación, lo cual parece lógico en términos de que esta pérdida facilita la manipulación de las ramas durante el trasplante o para la recolección de frutos. Sin embargo, también puede ser un carácter correlacionado, derivado del incremento a la susceptibilidad al daño. Por otro lado, la tolerancia, más asociada al daño, se presenta únicamente en *S. pruinosus*, particularmente en la región de la Mixteca baja, lo que sugiere la presencia de un *trade off* entre los mecanismos defensivos para esta especie y particularmente para esta región, quizá relacionado con el hecho de que actualmente se lleva a cabo una mayor comercialización de los frutos en ésta región y estas poblaciones estén sometidas a una mayor presión de selección. En relación a los componentes de adecuación, la teoría indica que las plantas con mayor resistencia, presentan mayor adecuación (Núñez-Farfan *et al.*, 2007). Sin embargo, en ambas especies algunos de los componentes de la adecuación incrementaron su respuesta, a pesar de la disminución en la resistencia. Esto es debido a que la selección

humana está promoviendo mayor producción de frutos y/o número de semillas que son los caracteres blanco de selección y que se han reportado en otros estudios (Casas *et al.*, 1997, Casas *et al.*, 1999 y Luna-Morales, 2004), sin que la disminución en la resistencia afecte la adecuación.

Esto sugiere dos efectos de la selección humana: el primero, es que la pérdida de la resistencia es un rasgo seleccionado inconscientemente y aunque ha disminuido no ha llegado a niveles que puedan promover mayor daño en las poblaciones cultivadas. El segundo, es que, si se parte de que ambos atributos están siendo favorecidos por la selección humana, es probable que la intensidad de selección hacia algunos de los atributos de adecuación sea mayor que hacia la resistencia.

Otro aspecto puede relacionarse con el manejo histórico. En el presente estudio se encontró mayor daño bajo cultivo en *S. stellatus*, mientras que para *S. pruinosus* no se encontraron diferencias significativas. Los registros más ancestrales de uso son los reportados para *S. stellatus* en el valle de Tehuacán (Smith, 1967). El hecho de que la interacción ($M \times R$), muestre que todas las poblaciones del valle de Tehuacán, así como la cultivada de la Mixteca baja tengan altos niveles de daño, pueden estar reflejando este manejo histórico. El alto nivel de daño para la población cultivada de la Mixteca baja puede explicarse por la susceptibilidad a problemas que se observan en el manejo actual de los huertos donde se encuentran: la falta de renovación de las plantas en huertos, alta densidad de plantas viejas, crecimiento urbano, abandono de huertos por la migración, falta de interés de las nuevas generaciones (Obs per.), temas que se podrían incorporar para analizar esta problemática.

Los dueños de las huertas productoras de pitayas, de ambas especies coinciden que el daño interno biológico, provocado principalmente por herbívoros como insectos y sus larvas, y considerado como el más agresivo en el presente estudio ya que incluso causa la muerte de individuos, es relativamente reciente, no mayor a 25 años y antes de este tiempo, argumentan que no era frecuente (Bravo-Aviles *et al.*, 2014). Previo a la existencia de este daño, la disminución de la resistencia no implicaba la presencia de más daño, por lo que es probable que esta nueva interacción tenga implicaciones a mediano plazo.

Esto sugiere que hay condiciones ambientales que han favorecido la presencia de daño, no sólo bajo condiciones de cultivo (ej., aumento de la sequía o disminución en la diversidad de plantas nativas en los ecosistemas manejados) (Letourneau *et al.*, 2015), ya que también las poblaciones silvestres presentan este daño, lo que pudiera estar relacionado con la falta de alimento para los herbívoros y organismos vectores de enfermedades que pudiera estar desviando su atención a estas especies de cactáceas columnares, tal como se ha documentado en otras plantas cultivadas (Tooker y Frank, 2012).

En cuanto a los mecanismos de defensa, la resistencia estimada como la presencia de espinas ha sido considerada uno de los mecanismos de defensa para diversos grupos de plantas, incluido las cactáceas. Medel (2001), encontró que las espinas aportan resistencia contra la cactácea columnar *Echinopsis chilensis*, además reporta la existencia de tolerancia, estimada como una respuesta compensatoria después del daño; así, ambos mecanismos de defensa, pueden coexistir en esta especie.

Los mecanismos de defensa han sido comparados en estudios con poblaciones de plantas cultivadas y silvestres de gran interés agronómico, principalmente hierbas y /o arbustos. Por

ejemplo, Rosenthal y Dirzo (1997) estimaron que plantas domesticadas de maíz son menos resistentes a herbívoros que sus parientes silvestres. Massei y Hartley (2000) llegan a la misma conclusión en estudios con el olivo, donde las plantas más manejadas presentan una disminución en la producción de compuestos secundarios que les sirven de defensa; en cuanto a la tolerancia, en especies del género *Zea* y *Lycopersicon* se ha observado lo contrario a lo propuesto por la teoría, una mayor tolerancia al daño en plantas silvestres que en cultivadas (Welter y Steggall, 1993; Rosenthal y Kotanen, 1994).

En el presente estudio, la variación en los mecanismos de defensa, particularmente la resistencia, concuerda con la teoría de la domesticación, ya que en ambas especies la resistencia fue menor en plantas cultivadas. En un estudio sobre variación morfológica en *S. stellatus*, Casas *et al.* (1999) reportan los valores en la cantidad de espinas por areolas, longitud de espina central y número de areolas, entre otros atributos, en poblaciones bajo las tres formas de manejo. Los promedios que se obtienen al aplicar el índice de resistencia (RE), tal como lo realizamos en el presente estudio (Silvestre = 6.336, *In situ* = 5.662, Cultivado = 4.596), concuerdan con nuestros resultados en cuanto a que las poblaciones cultivadas tienden a disminuir su resistencia en términos del número de espinas. Respecto a la tolerancia, el valor más alto encontrado en la población cultivada de la Mixteca baja de *S. pruinosus* no se puede contrastar con estudios previos, pero es probable que refleje el efecto de la selección humana en esta región.

Otros mecanismos de defensa que no fueron considerados en este trabajo, seguramente aportan resistencia física en este grupo de plantas, entre ellos el grosor de la cutícula, tal como es reportado para *Nopalea* y *Opuntia* (Soares *et al.*, 2010), además de resistencia

química con compuestos secundarios (alcaloides) que pueden presentar las especies de *Stenocereus*, tal como se ha reportado en cactáceas columnares y globosas (Kircher *et al.*, 1967; Bruhn y Sánchez-Mejorada, 1977; Braz y Silva, 2003; El-Seedi, *et al.*, 2005). Sería interesante incorporarlos en futuros estudios, para evaluar su variación en relación al efecto por el manejo.

En relación a los componentes de adecuación, el número de frutos producidos por estas especies es favorecida por la selección humana ya que es el atributo más utilizado por las poblaciones humanas en esas regiones. Por tal motivo, las poblaciones manejadas (cultivo e *in situ*) produjeron más frutos, aspecto similar a lo reportado para *S. stellatus* por Casas *et al.*, (1997), en consecuencia, aunque hay una disminución de la resistencia, los individuos mantienen su adecuación en términos del número de frutos producidos.

En cuanto al número de semillas por fruto, las poblaciones cultivadas de *S. stellatus* produjeron mayor número en comparación con las poblaciones silvestres. Este dato concuerda con lo reportado (Casas *et al.*, 1997 y Luna-Morales, 2004). Sin embargo, nuestros resultados para *S. pruinosus*, muestran un menor número de semillas en poblaciones cultivadas, contrario a lo reportado previamente (Luna-Morales, 2004), el hecho de expresar tolerancia las poblaciones cultivadas, podría explicar la baja producción de semillas en esta población.

En el caso del porcentaje de germinación, aparentemente el manejo no ha generado cambios entre ambas especies ni dentro de cada una de ellas. Sin embargo, nuestros resultados no coinciden con lo reportado en la literatura, pues Rojas-Aréchiga *et al.*, (2001)

y Guillén *et al.* (2009) reportaron un porcentaje de germinación alto en semillas provenientes de poblaciones manejadas de *S. stellatus* y *S. pruinosus*, respectivamente.

Correlaciones múltiples. Durante el proceso de domesticación se menciona la presencia de efectos correlacionados, dados por la selección artificial, que pueden expresarse positivamente (sinergias) o negativamente (antagonismos). Se puede hablar de una sinergia cuando la selección de fenotipos menos ramificados o con un solo tallo, se asocia con el gigantismo, o incremento en la estructura seleccionada, como ocurre en las gramíneas (Schwanitz, 1966; Harlan, 1975; Gepts y Papa, 2002). Estos mismos autores hacen referencia, de manera implícita, a la presencia de *trade off*, que incluye una correlación negativa (antagonismo) entre la parte útil seleccionada y los mecanismos de defensa, principalmente. Estas correlaciones son poco abordadas en especies domesticadas perennes, y la mayoría de estudios involucra a especies domesticadas y sus parientes silvestres (Turcotte *et al.*, 2014) y no a poblaciones de una misma especie sujetas a diferentes formas de manejo. En el presente trabajo encontramos que hay diferencias entre especies, pero no concuerdan con lo propuesto, ya que en el caso de *S. pruinosus* no existe un *trade off* entre el número de frutos y la resistencia, mientras que en *S. stellatus* la correlación entre estas variables fue positiva.

Existe controversia sobre la expresión de los mecanismos de defensa, pues algunos autores confirman la presencia de *trade off* entre ambos (Simms y Triplett, 1994; Steams, 1989), mientras que otros muestran evidencia de una respuesta conjunta (Pilson, 2000; Medel, 2001; Núñez-Farfan *et al.*, 2007). Para el caso de los *Stenocereus* encontramos en *S. pruinosus* la presencia de *trade off* entre resistencia y tolerancia, mientras que en *S.*

stellatus no se encontró, lo que indica que, aún en especies evolutivamente muy cercanas (Bárcenas *et al.*, 2011), es variada la respuesta en los mecanismos de defensa que actúan.

Otras correlaciones múltiples reforzaron algunos de nuestros resultados, ya que, aunque hay algunas diferencias entre especies, se observa un patrón general en ambas: una menor resistencia (presencia de espinas) está relacionada con mayor incidencia de daño y una disminución en la adecuación (número de frutos producidos). Sin embargo, aunque la resistencia se ve disminuida en plantas cultivadas en ambas especies, el daño solo es mayor en plantas cultivadas de *S. stellatus*. La correlación entre daño y resistencia es negativa en ambas especies, pero, no se puede saber si el daño está dado por la reducción del número de espinas o si las plantas dañadas están perdiendo las espinas después de sufrir el daño, es decir no se sabe si es causa o efecto. Debido a que no se tomaron en cuenta otros componentes de resistencia, no se puede concluir que el manejo actual esté propiciando una reducción de la resistencia y, consecuentemente, una mayor presencia de daño.

Además, no hay que dejar de lado la posibilidad de que el daño sea más frecuente debido al cambio de las condiciones de manejo de los lugares donde crecen las plantas, tal es el caso del sobrepastoreo, principalmente con ganado caprino. Malo *et al.* (2011), han demostrado que especies introducidas propician más daño que las especies nativas en la cactácea columnar *Echinopsis terscheckii*. Rosas-García (datos no publicados) también encontró que la composición florística asociada a *S. pruinosus* y *S. stellatus* está relacionada con los niveles de daño.

Existen trabajos que analizan los mecanismos de defensa en especies silvestres de cactáceas columnares. Medel (2001) encontró que en la cactácea columnar *E. chilensis*, los

individuos con espinas más largas eran menos parasitados por muérdago. En plantas manejadas como *Opuntia*, Soares *et al.*, (2010) reportan resistencia a herbívoros, dada por el grosor de la cutícula, epidermis y estructura de las células del xilema. Más recientemente, se ha demostrado la presencia de compuestos secundarios en *Opuntia ficus-indica* que tienen actividad antibacterial (Ennouri *et al.*, 2014). Esto sugiere la necesidad de abordar la respuesta al daño a partir del análisis de otros componentes de resistencia.

En relación a la correlación entre el daño y la adecuación, se han registrado correlaciones negativas en diversas especies de plantas perennes (Campos *et al.*, 2006; Goheen *et al.*, 2007; Mueller *et al.*, 2005) y en algunas cactáceas columnares. Tal es el caso del daño por ramoneo de ganado y su efecto negativo en la producción de flores y frutos en la cactácea columnar *E. terscheckii* (Peco *et al.*, 2011), o el daño por parasitismo del muérdago y la producción de frutos en *E. chilensis* (Silva y Martínez, 1996). Además, Hoffman *et al.*, (1993), encontraron una tendencia a que la herbivoría por conejos en *Opuntia violacea* var. *macrocentra* afecta negativamente la producción de nuevos cladodios, flores y frutos, y que la presencia de espinas no afecta la intensidad de la herbivoría. Sin embargo, en este grupo de plantas no hay estudios que evalúen las posibles modificaciones en las correlaciones generadas por los efectos de la domesticación en daño, mecanismos de defensa, ni adecuación. En el presente estudio encontramos que en *S. pruinosus*, las poblaciones silvestres y de manejo *in situ* no disminuyen su adecuación por el efecto del daño y la mayoría de las poblaciones, la tasa de ramificación es independiente del daño, con excepción de la población cultivada de la Mixteca baja en la que se ha favorecido, posiblemente de manera indirecta, el mecanismo de defensa de la tolerancia y, además, las plantas con mayor número de ramas se ven más afectadas en cuanto al número de frutos

producidos. Si está ocurriendo esto, entonces la producción de frutos en estas poblaciones está en riesgo, por lo que es necesario buscar individuos de las otras poblaciones en donde no exista esta correlación. Por otro lado, en *S. stellatus* el manejo solo modifica la correlación entre el número de ramas y la tasa de ramificación, la cual es positiva.

La comparación entre regiones indica que para *S. stellatus*, las poblaciones de la Mixteca baja resultaron ser las más resistentes, las menos dañadas y en las que se registró un mayor porcentaje de germinación de semillas. Los resultados obtenidos en el presente estudio coincidieron con lo reportado para *S. stellatus* (Casas *et al.*, 1997; 1999), donde los autores mencionan que las plantas de la Mixteca baja son en general más vigorosas, producen mayor cantidad de frutos, más pesados y con mayor número de semillas que las del valle de Tehuacán. Aunado a esto, Casas *et al.*, (2005) reportan una mayor diversidad genética en *S. stellatus* para la Mixteca baja ($H_e = 0.279$) que para el valle de Tehuacán ($H_e = 0.265$). Posiblemente la causa de estas diferencias, estén relacionadas con la diversidad genética de las plantas, probablemente también relacionado por el manejo ancestral de la especie reportado para la región del valle de Tehuacán (Smith, 1967).

En *S. pruinosus* las diferencias regionales sólo se observan en el daño y la adecuación; así se encontró mayor daño en las poblaciones de la Mixteca baja, mismas que produjeron menos frutos y registraron el menor porcentaje de germinación de las semillas, aunque presentaron el mayor número de semillas por fruto. Los trabajos existentes para esta especie no pueden compararse entre estas regiones debido a la falta de estudios en la Mixteca baja, por lo que éste es el primer bosquejo que se tiene al respecto. La hipótesis de encontrar más

daño en las poblaciones de la Mixteca baja en esta especie sí se cumple. Sin embargo, los atributos de resistencia y producción de semillas no concuerdan con lo esperado.

En la actualidad la comercialización de ambas especies aparentemente es mayor en la Mixteca baja, por lo que la propagación asexual podría estar en aumento, creando así una alerta para mantener la diversidad genética de estas especies, que al parecer estaría relacionada con los niveles de daño.

Finalmente, el análisis de las diferencias entre especies indica que la propuesta de González-Insuasti y Caballero (2007), se fundamenta con nuestros resultados solo en los componentes de adecuación, ya que *S. pruinosus*, especie que se propone más manejada, presentó mayor número de semillas por fruto y porcentaje de germinación. Sin embargo, la relación con los mecanismos de defensa y los niveles de daño no corresponden. La especie que presentó más daño es *S. stellatus*. Al respecto, se puede considerar la relación con los niveles de diversidad genética entre ambas especies. Casas *et al.* (2005) reportaron un promedio de diversidad genética para *S. stellatus* de $He = 0.264$; mientras que Parra *et al.*, (2008) reportaron para *S. pruinosus* un promedio de diversidad genética de $He = 0.595$, (ambos estudios basados en isoenzimas). Es muy probable que los altos niveles de daño encontrados en nuestro estudio, estén relacionados con el menor grado de diversidad genética que presenta *S. stellatus*. Sin embargo, se necesitan estudios que relacionen directamente la diversidad genética con los niveles de daño.

Aunque ambas especies pertenecen al mismo género, genéticamente están ubicadas en clados muy cercanos (Bárceñas *et al.*, 2011) y las prácticas de manejo a las que están sujetas en los sitios muestreados es similar, incluso están mezcladas ambas especies en los

cultivos y/o en el manejo *in situ*; las diferencias en los aspectos de resistencia y número de frutos, más bien son atribuidas a diferencias intrínsecas de cada especie, más que determinadas por la intensidad en el manejo que se ejerce para cada una de ellas. Como se mencionó anteriormente, las evidencias arqueológicas (Smith, 1967) demuestran que *S. stellatus* es usada al menos desde hace unos 5400 años antes del presente; aunque no es demostración clara, la no evidencia de utilidad de *S. pruinosus*, es un indicio de un uso más ancestral de *S. stellatus*. Así, creemos que el mayor grado de manejo presentado para *S. pruinosus*, es relativamente más reciente.

CONCLUSIONES

El daño se presentó en ambas especies en diversos y complejos tipos, resaltando el daño interno biológico por pudrición que llega a causar la muerte a individuos aparentemente sanos. Se observó mayor mortalidad en *S. stellatus*, particularmente en dos poblaciones (cultivo en Chinango y silvestre en Ajalpan), mientras que, en el resto, la mortalidad fue baja. El daño es mayor en el valle de Tehuacán y en poblaciones cultivadas de *S. stellatus*, mientras que en *S. pruinosus* es mayor en La Mixteca baja y no varía en las poblaciones con diferente forma de manejo. Nuestros resultados no permiten concluir de manera fehaciente una relación entre el daño y el manejo de las especies, por lo que se sugiere prestar interés en los problemas ecológicos y ambientales.

En relación a los mecanismos de defensa, la resistencia, se ve reducida en plantas cultivadas de ambas especies, sin embargo, falta analizar otros componentes de resistencia, tales como el grosor de la cutícula y los metabolitos secundarios. La tolerancia solo se

observó en *S. pruinosus* y tienen una mayor capacidad de tolerancia las plantas cultivadas. *S. stellatus* es resistente y *S. pruinosus* es tolerante.

En cuanto a los componentes de la adecuación, en ambas especies el blanco de selección son los frutos, por tal motivo la selección humana está dirigida al incremento en tamaño y/o en número de frutos, así como en incremento del número de semillas por fruto, hecho que reafirmamos para *S. stellatus*, pero que no se mostró en el número de semillas por fruto para *S. pruinosus*. Nuestros resultados no muestran diferencias en la germinación de semillas por forma de manejo, en ninguna especie, por lo que aparentemente el manejo no ha generado alteraciones en la germinación de ambas especies.

Las correlaciones muestran en ambas especies que una menor resistencia se relaciona con más daño, y una disminución en la adecuación (a excepción de las poblaciones silvestres y de manejo *in situ* de *S. pruinosus*). Para el caso de *S. stellatus* las plantas con mayor resistencia presentan una mayor adecuación. La coexistencia de ambos mecanismos de defensa al parecer solo ocurre en *S. pruinosus* y la presencia de tolerancia en esta especie es favorecida por la selección humana.

Las diferencias entre regiones muestran en *S. stellatus* que las poblaciones de la Mixteca baja se muestran como plantas menos manejadas (más resistentes, menos dañadas y mayor porcentaje de germinación de semillas), mientras que para *S. pruinosus*, las poblaciones de la misma región, presentan características de plantas más manejadas (más daño, menor número de frutos, y bajo porcentaje de germinación).

Nuestros resultados no se ajustan a la teoría de la domesticación en todos los aspectos estimados, por lo que no hay que dejar de lado la posibilidad de que el daño tenga como

agente causa el cambio en las condiciones ambientales, aunadas a las problemáticas actuales como el abandono de cultivos, expansión de la mancha urbana y sobrepastoreo, principalmente con ganado caprino, entre otros factores, lo cual puede estar influyendo de manera indirecta en la presencia del daño.

LITERATURA CITADA

- Anónimo. 1970. Cartas climáticas 1:500 000, 14Q-VI, 14Q-VIII. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. D.F., México.
- Bárcenas R.T., Yesson C. y J.A. Hawkins. 2011. Molecular systematics of the cactaceae. *Cladistics*, 27: 470-489.
- Bashan Y., Toledo G. y G. Holguin. 1995. Flat top decay syndrome of the giant cardon cactus (*Pachycereus pringlei*): description and distribution in Baja California Sur, Mexico. *Canadian Journal Botany*, 73: 683-692.
- Benrey B. y R.F. Denno. 1997. The slow-growth-high-mortality hypothesis: a test using the cabbage butterfly. *Ecology*, 78, 987-999.
- Blancas J.J., Parra F., Lucio J.D., Ruíz-Durán M.E., Pérez-Negrón E., Otero-Arnaiz A., Pérez-Nasser N. y A. Casas. 2006. Manejo tradicional y conservación de la diversidad morfológica y genética de *Polaskia* spp. (Cactaceae) en México. *Zonas Áridas*, 10: 20-40.
- Bravo-Avilez D., Rendón-Aguilar B., Zavala-Hurtado J.A. y J. Fornoni. 2014. Primer registro de *Cactophagus spinolae* (Coleoptera: Curculionidae) sobre dos especies de *Stenocereus* (Cactaceae) en el centro de México. *Revista Mexicana de biodiversidad*, 85 (4): 972-974.

- Braz O.A.J. y M.F.M. Silva. 2003. Alkaloid production by callous tissue cultures of *Cereus peruvianus* (Cactaceae). *Applied Biochemistry and Biotechnology*. (104): 149-155.
- Bruhn J.G. y H. Sánchez-Mejorada. 1977. Phenethylamines from *Echinocereus cinerascens* and *Pilosocereus chrysacanthus*. *Phytochemistry*, Vol 16. 622-623.
- Callen E.O. 1967. Analysis of the Tehuacan coprolites. In Byers D.S. (Ed) *The prehistory of the Tehuacan Valley*. University of Texas Presss. Austin, Texas, USA. Pp 261-289.
- Campos C.M., Borghi C.E., Giannoni S.M., Mangeaud A. y M.F. Tognelli. 2006. Bark consumption of creosote bush (*Larrea cuneifolia*) by cuisies (*Microcavia australis*): effect on branch survival and reproduction. *Ecología Austral*, 16: 1-6.
- Casas A., Barrera P., Caballero J. y A. Valiente-Banuet. 1997. Ethnobotany and domestication in Xoconochtlí, *Stenocereus Stellatus* (Cactaceae), in the Tehuacan Valley and la Mixteca baja, Mexico. *Economic Botany*, 51(3): 279-292.
- Casas A., Caballero J., Valiente-Banuet A., Soriano J.A. y P. Dávila. 1999. Morphological variation and the process of domestication of *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) in central Mexico. *American Journal of Botany*, 86(4): 522-533.
- Casas A., Cruse-Sanders J., Morales E., Otero-Arnaiz A. y A. Valiente-Banuet. 2005. Maintenance of phenotypic and genotypic diversity in managed populations of *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) by indigenous peoples in Central Mexico. *Biodiversity and Conservation*, 1-20.
- Casas, A y F. Parra. 2007. Agrobiodiversidad, parientes silvestres y cultura. *LEISA Revista de Agroecología*, 1-8.
- Chaudhary B. 2013. Plant Domestication and Resistance to Herbivory. Volume 2013 (2013), Article ID 572784, 14 pages <http://dx.doi.org/10.1155/2013/572784>

- Clancy K.M. y P.W. Price. 1987. Rapid herbivore growth enhances enemy attack: sublethal plant defense remain a paradox. *Ecology*, 68, 733-737.
- Cruse-Sanders J.M., Parker K.C., Friar E.A., Huang D.I., Mashayekhi S., Prince L.M., Otero-Arnaiz A. y A. Casas. 2013. Managing diversity: Domestication and gene flow in *Stenocereus stellatus* Riccob. (Cactaceae) in Mexico. *Ecology and Evolution*, 3(5): 1340–1355.
- El-Seedi H.R., De Smet P.A.G.M., Beck O., Possnert G. y J.G. Bruhn. 2005. Prehistoric peyote use: Alkaloid analysis and radiocarbon dating of archaeological specimens of *Lophophora* from Texas. *Journal of Ethnopharmacology*, 101(1–3): 238–242.
- Ennouri M., Ammar I., Bassem K. y A. Hamadi. 2014. Chemical composition and antibacterial activity of *Opuntia ficus-indica* F. *inermis* (Cactus pear) flowers. *Journal of medicinal food*, 17 (8): 908-914. Doi:10.1089/jmf.2013.0089.
- Evans L.S., Howard K.H. y E.J. Stolze. 1992. Epidermal browning of saguaro cacti (*Carnegiea gigantea*): Is it new or related to direction? *Environmental and Experimental Botany*, 32: 357-363.
- Evans L.S., Cantarella V., Stolte K. y K.H. Thompson. 1994. Epidermal browning of saguaro cacti (*Carnegiea gigantea*): Surface and internal characteristics associated with browning. *Environmental and Experimental Botany*, 34:9–17.
- Evans S. L. 2005. Stem surface injuries of *Neobuxbaumia tetetzo* and *Neobuxbaumia mezcalaensis* of the Tehuacan Valley of central Mexico. *Journal of the Torrey Botanical Society*, 132(1): 33–37.
- Evans L. S. y A. Macri. 2008. Stem surface injuries of several species of columnar cacti of Ecuador. *The Journal of the Torrey Botanical Society*, 135: 475–482.

- Everitt B.S. 1977. Analysis of contingency tables. London: Chapman and Hall.
- Fornoni J., Valverde P.L. y J. Núñez-Farfán 2003. Quantitative genetics of plant tolerance and resistance against natural enemies of two natural populations of *Datura stramonium*. *Evolutionary Ecology Research*, 5: 1049-1065.
- Fornoni J., Valverde P.L. y J. Núñez-Farfán. 2004. Population variation in the cost and benefit of tolerance and resistance against herbivory in *Datura stramonium*. *Evolution*, 58: 1696-1704.
- García E. 1988. Modificaciones al Sistema de clasificación climática de Köppen. Universidad Nacional Autónoma de México. Cuarta ed. D. F., México. 246 p.
- Gepts P. y R. Papa. 2002. Evolution during domestication. In *Encyclopedia of life Sciences*. (London: Macmillan Publishers, Nature Publishing Group), pp. 1-7.
- Goheen J. R., Young T.P., Keesing F. y T.M. Palmer. 2007. Consequences of herbivory by native ungulates for the reproduction of savanna tree. *Journal of ecology*, 95: 129-138.
- González-Insuasti M.S. y J. Caballero. 2007. Managing plant resources: How intensive can it be? *Human ecology*, 35: 303-314.
- Guillén S., Benítez J., Martínez-Ramos M. y A. Casas. 2009. Seed germination of wild, in situ-managed, and cultivated populations of columnar cacti in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *Journal of Arid Environments*, 73: 407-413.
- Harlan J. 1975. Crops and man. Madison, WI: American Society of Agronomy.
- Heiser C.B. 1988. Aspects of unconscious selection and the evolution of domesticated plants. *Euphytica*, 37: 77-81.
- Herms D. y W.J. Mattson. 1992. The dilemma of plants: to grow or defend. *Quarterly Review of Biology*, 67: 283-335.

- Hoffman M.T., James C.D., Kerley G.I.H. y W.G. Whitford. 1993. Rabbit herbivory and its effect on cladode, flower and fruit production of *Opuntia violacea* var *macrocentra* (Cactaceae) in the northern Chihuahuan desert, New Mexico. *The Southwestern naturalist*, 38(4):309-315.
- Kircher H.W., Heed W.B., Russell J.S. y J. Grove. 1967. Senita cactus alkaloids: Their significance to Sonoran Desert *Drosophila* ecology. *Journal of insect physiology*, 13 (12): 1869-1874.
- Letourneau D.K., Bothwell S.G., Kula R.R., Sharkey M.J. y J.O. Stireman. 2015. Habitat eradication and cropland intensification may reduce parasitoid diversity and natural pest control services in annual crop fields. *Elementa: Science of the Anthropocene*, 3:000069. Doi:10.12952/journal.elementa.000069 elementascience.org
- Luna-Morales C. del C. 2002. La Mixteca baja y las cactáceas columnares (Too/Tnu Dichi). *Revista de Geografía Agrícola*, 32: 25-42.
- Luna-Morales C. del C. 2004. Recolección, cultivo y domesticación de cactáceas columnares en la Mixteca baja, México. *Revista Chapingo serie horticultura*, 10(2): 95-102.
- Malo J.E., Acebes P., Giannoni S.M. y J. Traba. 2011. Feral livestock threatens landscapes dominated by columnar cacti. *Acta Oecologica*, 37: 249-255.
- Marquis R.J. 1991. Evolution of resistance in plants to herbivores. *Evolutionary Trends in Plants*. 5: 23-29
- Massei G. y S.E. Hartley. 2000. Disarmed by domestication? Induced responses to browsing in wild and cultivated olive. *Oecologia*, 122: 225-231.

- Maya Y., Palacios-Cardiel C. y M.L. Jiménez. 2011. El cardón *Pachycereus pringlei*, nuevo hospedero para *Scyphophorus acupunctatus* (Coleoptera: Curculionidae) en Baja California Sur, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82: 1041-1045.
- Medel R. 2001. Assessment of correlation selection on tolerance and resistance traits in a host plant-parasitic plant interaction. *Evolutionary Ecology*, 15: 37-52.
- Medel R., Méndez M.A., Ossa C.G. y C. Botto-Mahan. 2010. Arms race coevolution: the local and geographical structure of a host–parasite interaction. *Evolution: Education and Outreach*, 3:26–31.
- Monreal-Vargas C.T., Espitia M.E. y Q.O. Escandón. 2014. Hongos patógenos del garambullo *Myrtillocactus geometrizans* (Mart. Ex. Pfeiff.) Console en Mexquitic de Carmona, San Luis Potosí, México. *Revista Iberoamericana de Ciencias*, 1(6): 45-59.
- Mueller R.C., Wade B.D., Gehring C.A. y T.G. Whitham. 2005. Chronic herbivory negatively impacts cone and seed production, seed quality and seedling growth of susceptible pinyon pines. *Oecologia*, 143: 558-565.
- Nobel P.S. 1980. Morphology, nurse plants, and minimum apical temperatures for young *Carnegiea gigantea*. *Botanical Gazette*, 141 (2): 188-191.
- Núñez-Farfán J., Fornoni J. y P.L. Valverde. 2007. The Evolution of Resistance and Tolerance to Herbivores. *The Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 38:541–566.
- Otero-Arnaiz A., Casas A., Hamrick J.L. y J. Cruse-Sanders. 2005. Genetic variation and evolution of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) under domestication in the Tehuacan Valley, Central Mexico. *Molecular Ecology*, 14: 1603–1611.

- Parra F., Pérez-Nasser N., Lira R., Pérez-Salicrup D. y A. Casas. 2008. Population genetics and process of domestication of *Stenocereus pruinosus* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, México. *Journal of Arid Environments*, 72: 1997–2010.
- Parra F., Casas A., Peñaloza-Ramírez J.M., Cortés-Palomec A.C., Rocha-Ramírez V. y A. González-Rodríguez. 2010. Evolution under domestication: ongoing artificial selection and divergence of wild and managed *Stenocereus pruinosus* (Cactaceae) populations in the Tehuacán Valley, Mexico. *Annals of Botany*, 106: 483-496.
- Peco B., Borghi C.E., Malo J.E., Acebes P., Almirón M. y C.M. Campos. 2011. Effects of bark damage by feral herbivores on columnar cactus *Echinopsis (=Trichocereus) terscheckii* reproductive output. *Journal of Arid Environments*, 75: 981-985.
- Pilson D. 2000. The evolution of plant response to herbivory: simultaneously considering resistance and tolerance in *Brassica rapa*. *Evolutionary Ecology*, 14: 457-489.
- Pimienta B.E., Ovalle P.P. y L.D. Covarrubias. 1999. Descripción de los sistemas de producción de pitayo. In: El pitayo en Jalisco y especies afines en México. Pimienta B., E. (Ed.). Universidad de Guadalajara, 1999. Fundación produce Jalisco, A.C. Jalisco, México. pp 91-113.
- Rendón B. y J. Núñez-Farfan. 1998. Genética evolutiva del proceso de domesticación en plantas. *Boletín de la Sociedad botánica de México*, 63: 131-151.
- Rindos D. 1984. The origins of agriculture. An evolutionary perspective. Academic Press, Inc New York. 325pp.

- Rojas-Aréchiga M., Casas A. y C. Vázquez-Yañez. 2001. Seed germination of wild and cultivated *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) from the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Central México. *Journal of Arid Environments*, 49: 279-287.
- Rosas-García E.M. En proceso. Efecto del manejo y las características del suelo en los niveles de daño por herbivoría en *Stenocereus stellatus* y *S. pruinosus*. Tesis doctoral Universidad Autónoma Metropolitana Iztapalapa.
- Rosenthal J.P. y R. Dirzo. 1997. Effects of life history, domestication and agronomic selection on plant defence against insects: evidence from maizes and wild relatives. *Evolutionary Ecology*, 11: 337-355.
- Rosenthal J.P. y P.M. Kotanen. 1994. Terrestrial plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology and Evolution*, 9: 145-148.
- Roy B.A. y J.W. Kirchner. 2000. Evolutionary dynamics of pathogen resistance and tolerance. *Evolution*, 54(1):51-63.
- Rzedowski J. 1978. Vegetación de México. 1ra. Edición digital, Comisión Nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad, México, 504 pp.
- Schwanitz F. 1966. The origin of cultivated plants. Harvard University Press. Cambridge, Mas.
- Silva A. y R.C. Martínez. 1996. Effects of the mistletoe *Tristerix aphyllus* (Loranthaceae) on the reproduction of its cactus host *Echinopsis chilensis*. *Oikos*, 75 (3): 437-442.
- Simms E.L. y J. Triplett. 1994. Costs and benefits of plant responses to disease. *Evolution*, 48: 1973-1985.
- Smith C.E. 1965. Flora, Tehuacán Valley. *Fieldiana: Botany* 31: 101-143.

- Smith C.E. 1967. Plant remains. In Byers D.S. (Ed.) The prehistory of the Tehuacán Valley. University of Texas Press. Austin, Texas. USA. Pp. 220-225.
- Soares M.G., Batista J.C., Da Silva L.C., Luis D.M., Soares L.L, Ferreira M.V. y D.S. Cordeiro. 2010. Anatomy of different forage cacti with contrasting insect resistance. *Journal of Arid Environments*, 74: 718–722.
- Strauss S.Y. y A.A. Agrawal. 1999. The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology and Evolution*, 14: 179-185.
- Stearns S.C. 1989. Trade-offs in life-history evolution. *Functional ecology*. (3): 259-268.
- Tinoco A., Casas A., Luna R. y K. Oyama. 2005. Population genetics of *Escontria chiotilla* in wild and silvicultural managed populations in the Tehuacan Valley, Central México. *Genetic Resources and Welter Crop Evolution*, 52: 525–538.
- Tooker J.F. y S.D. Frank. 2012. Genotypically diverse cultivar mixtures for insect pest management and increased crop yields. *Journal of Applied ecology*, (49): 947-985.
- Turcotte M.M., Turley E.N. y T.M. Johnson. 2014. The impact of domestication on resistance to two generalist herbivores across 29 independent domestication events. *New Phytologist*, 204: 671-681.
- Valiente-Banuet A. 2002. Vulnerabilidad de los sistemas de polinización de cactáceas columnares de México. *Revista Chilena de Historia Natural*, 75: 99-104.
- Valverde P.L., Fornoni, J. y Núñez-Farfán, J. 2001. Defensive role of leaf trichomes in resistance to herbivorous insects in *Datura stramonium*. *Journal of Evolutionary Biology*, 14: 424-432.
- Van Der Meijden E., Wijn M. y H.J. Verkaar. 1988. Defense and regrowth, alternative plant strategies in the struggle against herbivores. *Oikos*, 51:355-363.

- Welter S.C. y J.W. Steggall. 1993. Contrasting the tolerance of wild and domesticated tomatoes to herbivory: agroecological implications. *Ecological Applications*, 3(2) 271-278.
- William I.S. 1999. Slow-growth, high-mortality: a general hypothesis, or is it? *Ecological Entomology*, 24: 490-495.
- Winter M. 1996. Cerro de las minas, arqueología de la Mixteca baja. Ediciones de la casa de la cultura de Huajuapán. Oaxaca, Oax. México. 64 p.
- Zangerl A.R y F.A Bazzaz. 1992. Theory and pattern in plant defense allocation. En R.S. Fritz y E.L. Simms (eds.). *Plant Resistance to Herbivores and Pathogens. Ecology, Evolution and Genetics*, pp. 363-391. Chicago University Press, Chicago.

Capítulo III:

Primer reporte de *Cactophagus spinolae* (Coleoptera: Curculionidae) en dos especies de *Stenocereus* (Cactaceae) en el centro de México

First report of *Cactophagus spinolae* (Coleoptera: Curculionidae) in two species of *Stenocereus* (Cactaceae) in Central Mexico

David Bravo-Aviles^{1*}, Beatriz Rendón-Aguilar², José Alejandro Zavala-Hurtado³, Juan Fornoni⁴

^{1, 2, 3} Departamento de Biología. Universidad Autónoma Metropolitana. Av. San Rafael Atlixco No. 186, Col. Vicentina, Delegación Iztapalapa, C. P. 09340 México, D.F.

liramartell@gmail.com^{1*}, bra@xanum.uam.mx², jazh@xanum.uam.mx³.

⁴ Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, A.P. 70-275. Distrito Federal 04510, México.

jfornoni@ecologia.unam.mx

Artículo publicado en: **REVISTA MEXICANA DE BIODIVERSIDAD 85(3):972-974** · Agosto, 2014

Impact Factor: 0.46 · DOI: **10.7550/rmb.43764**

RESUMEN. Se registra la presencia de *Cactophagus spinolae* sobre dos cactáceos huéspedes no reportadas previamente: *Stenocereus pruinosus* y *S. stellatus* (“pitayas”) en dos regiones del centro de México. El daño en los tallos lo provocan las larvas de este curculiónido. En general se presenta en baja frecuencia, aunque es significativamente mayor en *S. stellatus* y en la región del valle de Tehuacán. Sin embargo, cuando se extiende a la rama principal puede matar a la planta, lo que representa una seria amenaza para las pitayas del centro de México, cuya importancia ecológica, cultural y económica es reconocida. Aunque el curculiónido es considerado una plaga muy dañina en especies del género *Opuntia* y pocos son los reportes para otras cactáceas, nuestras observaciones

indican que es posible que *C. spinolae* haya adquirido nuevas plantas huéspedes, por lo que es necesario realizar un seguimiento de su presencia en las cactáceas de México.

Palabras clave: Picudo del nopal, pitayas, daño, valle de Tehuacán, Mixteca baja.

ABSTRACT. Presence of *Cactophagus spinolae* in two host cactaceae not previously recorded is reported here: *Stenocereus pruinosus* and *S. stellatus* (“pitayas”) in two regions of central Mexico. Damage on stems is produced by larvae of this curculionid. In general, damage is exhibited in low frequency. Nevertheless, it is statistically higher in *S. stellatus*, and in the Tehuacán Valley region. When it attacks the main branch, the whole plant dies. This damage represents a serious threat to “pitayas” of central Mexico, because of their recognized ecological, cultural, and economical values. Despite this curculionid is considered a strong pest in many species of *Opuntia*, and there are few records of its presence in other cacti, our field records indicate the possibility that *C. spinolae* has adopted new hosts. This stresses the necessity to continue recording its presence in other cacti in Mexico.

Key words: prickly pear weevil, pitayas, damage, Tehuacán Valley, Low Mixteca.

INTRODUCCIÓN. Las cactáceas columnares del género *Stenocereus* son conocidas como “pitayas” y representan una fuente de recursos alimenticios rica en nutrientes. Una investigación arqueológica en Tehuacán, Puebla (Smith, 1967) registra el consumo de frutos y semillas de *Stenocereus* desde tiempos prehispánicos. El uso comestible se ha conservado y diversificado a productos procesados como mermeladas, aderezos, paletas, bebidas fermentadas y colorantes naturales; además, en diversas regiones se utilizan como combustible, madera, cercas vivas y para la retención de suelo (Luna-Morales, 2004). Si bien las pitayas han sido ampliamente estudiadas desde el punto de vista ecológico y etnobotánico, no hay reportes previos sobre herbívoros, por lo que éste es el primer reporte y cuantificación de daño provocado por larvas de *Cactophagus spinolae* (Gyllenhal) sobre dos especies de cactáceas columnares: *Stenocereus pruinosus* (Otto)

Buxb. y *Stenocereus stellatus* (Pfeiff.) Riccob. en dos regiones del centro de México: valle de Tehuacán y Mixteca baja.

Cactophagus spinolae, conocido como “picudo del nopal” o “barrenador”, es un insecto con amplia distribución en México, principalmente en el centro del país (Jones y Luna-Cozar, 2007; Romo y Morrone, 2012). Es considerado una plaga para diversas especies de *Opuntia* en el Distrito Federal, Estado de México, Hidalgo, Jalisco, San Luis Potosí y Tlaxcala (Angeles-Núñez *et al.*, 2014; Badii y Flores, 2001). En el estado de Morelos se ha registrado la presencia de daño causado por las larvas en especies de *Hylocereus* (Ramírez-Delgadillo *et al.*, 2011). También se ha reportado su presencia en *Carnegiea gigantea* (Anderson, 2002) y en especies de *Cereus*, *Ferocactus* (Vaurie, 1967) y *Agave* (Romo y Morrone, 2012).

MÉTODOS. Para identificar al causante del daño, en enero de 2012 se observaron y capturaron escarabajos adultos alimentándose del tejido externo en ambas especies, que se identificaron como *C. spinolae* (Figura 1). También se recolectaron 2 ramas dañadas con larvas en su interior (Figura 2), las cuales se almacenaron durante 4 meses a temperatura ambiente en un recipiente de plástico, hasta que las larvas completaran su desarrollo para su posterior identificación. De las ramas emergieron individuos adultos identificados como *C. spinolae*. El daño que provocan las larvas se manifiesta en el exterior con una coloración marrón, mientras el tejido interno de los tallos se pudre, la rama se deforma, hincha y emite un olor desagradable; en algunos casos se presenta escurrimiento de un líquido viscoso, color marrón (Figura 3).

Para cuantificar el daño, de cada especie de *Stenocereus* se muestrearon individuos ubicados en 6 poblaciones localizadas en 6 municipios de los estados de Puebla y Oaxaca, pertenecientes a dos regiones: valle de Tehuacán: Santiago Miahuatlán, Ajalpán, y Coxcatlán; y Mixteca baja: San Pedro y San Pablo Tequixtepec, Acatlán de Osorio, y Cosoltepec. Se contó el total de ramas por individuo y el número de ramas afectadas para establecer el porcentaje de daño, que fue comparado entre especies y regiones mediante un ANOVA.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN. *Stenocereus stellatus* ($4.81 \pm 0.8 \%$, N=179) presenta significativamente mayor daño que *S. pruinosus* ($2.01 \pm 0.9 \%$, N=168); (Prob > F = 0.012). El daño es significativamente mayor en el valle de Tehuacán ($4.89 \pm 0.9 \%$, N = 174) que en la Mixteca baja ($2.01 \pm 0.9 \%$, N = 173); (Prob > F = 0.009). Aunque la incidencia del daño no es muy elevada, la infestación causada por las larvas tiene el potencial de afectar a la rama principal poniendo en riesgo la supervivencia de la planta (Bravo-Avilez, observación personal). Si bien la mayor frecuencia de ramas dañadas se asocia a la presencia de este coleóptero, no se descarta que larvas de otros insectos como lepidópteros y dípteros de las familias Scytodidae y Sirphidae (A. García-Gómez y J. Morrone com. pers.), respectivamente, puedan contribuir al daño.

Debido a que este coleóptero forrajea principalmente opuntias, sería importante evaluar si la presencia o ausencia de nopales en los sitios muestreados, está asociada con un menor o mayor daño en ambas especies de *Stenocereus*, o si solo actúan como huéspedes ocasionales. En caso de que se comporten como huéspedes, es necesario evaluar los riesgos

de esta interacción debido a que puede ser vector de enfermedades y representar un riesgo potencial sobre los servicios que ofrecen las especies de *Stenocereus*.

Agradecimientos. Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por el financiamiento con la beca doctoral otorgada y al Posgrado del Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud, Departamento de Biología de la Universidad Autónoma Metropolitana Iztapalapa. Al Dr. Juan José Morrone de la Universidad Nacional Autónoma de México por el apoyo en la identificación del curculiónido. A las autoridades y personas de los municipios del valle de Tehuacán y la Mixteca baja por permitirnos trabajar en sus terrenos.

LITERATURA CITADA

- Anderson R. S. 2002. Family 131. Curculionidae Latreille 1802. *In*: American Beetles volume 2. Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea, Arnett R. H. Jr., M. C., Thomas P.E., Skelley y J.H. Frank (eds), CRC Press, Boca Raton, Florida. P. 722-815.
- Angeles-Núñez J.G., Anaya-López J.L., Arévalo-Galarza M. de L., Leyva-Ruelas G., Anaya S. y T.O. Martínez-Martínez. 2014. Análisis de la calidad sanitaria de nopal verdura en Otumba, Estado de México. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 5(1):129-141.
- Badii M.H. y A.E. Flores. 2001. Prickly pear cacti pests and their control in Mexico. *The Florida Entomologist*, 84(4):503-505.
- Jones R.W. y J. Luna-Cozar. 2007. Lista de las especies de Curculionoidea (Insecta: Coleoptera) del estado de Querétaro, México. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)*, 23(3): 59-77.

- Luna-Morales, C. 2004. Recolección, cultivo y domesticación de cactáceas columnares en la Mixteca baja, México. *Revista Chapingo serie horticultura*, 10(2): 95-102.
- Ramírez-Delgadillo J.J., Rodríguez-Leyva E., Livera-Muñoz M., Pedroza-Sandoval A., Bautista-Martínez N. y C. Nava-Díaz. 2011. Primer informe de *Cactophagus spinolae* (Gyllenhal) (Coleoptera: Curculionidae) en tres especies de *Hylocereus* (Cactaceae) en Morelos, México. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)*, 27(3): 863-866.
- Romo A. y J.J. Morrone. 2012. Especies mexicanas de Curculionidae (Insecta: Coleoptera) asociadas con agaves (Asparagaceae: Agavoideae). *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83: 1025-1035.
- Smith C.E. 1967. Plant remains. *In: The Prehistory of the Tehuacan Valley*. The Byers D., S. (ed). University of Texas Press, Austin, pp. 220-225.
- Vaurie P. 1967. A revision of the Neotropical genus *Metamasius* (Coleoptera: Curculionidae: Rhynchophorinae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 136: 177-268.

Figura 1. Individuos adultos de *C. spinolae* forrajeando sobre: *S. pruinosus* (A), y *S. stellatus* (B).



Figura 2. Larvas de *Cactophagus spinolae*, forrajeando en ramas de *Stenocereus*.



Figura 3. Daño ocasionado por larvas de *C. spinolae*. Ramas dañadas de *S. pruinosus* (A), *S. stellatus* (B); aspecto del interior de una rama dañada de *S. stellatus* (C), individuo muerto (D).



DISCUSIÓN GENERAL

El estado de conocimiento del daño en cactáceas es escaso. Solo existe reporte en aproximadamente 58 especies, de las cerca de 1500 existentes. En la presente tesis presentamos resultados de la observación de daño en 13 especies de cactáceas columnares de las cuales al menos ocho no estaban documentadas previamente, además de aportar información científica acerca de un organismo causante del daño: *Cactophagus spinolae*, para las dos especies de *Stenocereus* analizadas (Bravo-Aviles *et al.*, 2014) y otros probables cusantes.

Nuestras evidencias muestran que éstas especies de cactáceas columnares del centro de México presentan daño por pudrición, el cual se inicia en una rama y se extiende, al punto de causar la muerte de individuos jóvenes, adultos e incluso muy longevos. De estas especies reportadas, algunas son endémicas en distintos grados (Centro de México, Valle de Tehuacán), dos de ellas están consideradas en “The IUCN Red List of Threatened Species” (<http://www.iucnredlist.org/>) como: 1. especie cuyas poblaciones se encuentran en decremento (*P. weberi*) y 2. vulnerable (*P. grandis*), y la mayoría de las especies están sujetas a alguna forma de manejo, ya que de ellas se obtienen recursos útiles (Casas, 2002; Luna-Morales, 2004).

En *S. pruinosus* y *S. stellatus* el daño se manifiesta en diversos y complejos tipos que se agruparon en cuatro categorías, resaltando el daño interno biológico por pudrición que llega a causar la muerte a individuos aparentemente sanos. Se observó más daño y mayor mortalidad en *S. stellatus*, lo que podría estar correlacionado con la menor diversidad genética observada para esta especie (Casas *et al.*, 2005), contrastando con *S. pruinosus*

(Parra *et al.*, 2008). El proceso de evolución bajo domesticación incluye la selección de fenotipos que presenten rasgos de utilidad humana. Esta selección fenotípica tiene efectos a nivel genético, donde ocurre la selección de variantes alélicas de los genes que codifican para dichas características. En general, los genes seleccionados son pleiotropicos, es decir que el gen es responsable de efectos fenotípicos en caracteres distintos y no relacionados. Al seleccionar una variante agronómica del gen, se modifican otras expresiones que pueden estar ligadas a la defensa, tal como se ha reportado en *Zea mays* (Ordas *et al.*, 2010). Probablemente algo similar está ocurriendo en *S. stellatus*, mientras se seleccionan fenotipos que producen frutos de calidad, el gen puede ser pleiotrópico y estar ligado a la reducción de la resistencia, hecho que se expresa en una disminución de la diversidad genética en plantas y mayor presencia de daño.

Entre regiones no existen datos comparativos de los niveles de daño en estas especies, aunque nuestros hallazgos muestran diferencias entre ellas. El daño es mayor en la Mixteca baja para *S. pruinosus*, lo cual puede estar relacionado con el aumento de la demanda y comercialización actual de los frutos de esta especie, que ocurre principalmente en esta región, donde se tendría que analizar las prácticas de manejo y el nivel de propagación clonal que se llevan a cabo. En *S. stellatus* el daño es mayor en el valle de Tehuacán; para esta especie coincide que las poblaciones de esa región presentan menor diversidad genética (Casas *et al.*, 2005), esto podría relacionarse con el manejo ancestral de la especie en el valle de Tehuacán (Smith, 1967) y por tal motivo se expresa en la actualidad el manejo ancestral con presencia de una menor diversidad y en consecuencia más daño. Estos son los primeros registros de cuantificación de daño en ambas especies en las dos regiones.

Entre las formas de manejo dentro de cada especie, las poblaciones cultivadas presentaron menor resistencia, pero solo en *S. stellatus* el daño fue mayor en estas poblaciones, lo que concuerda con uno de los síndromes de domesticación relacionados con la disminución de la resistencia y por consecuencia el aumento en la susceptibilidad a patógenos, plagas y enfermedades (Chaudhary, 2013). Hecho probablemente relacionado con el uso ancestral de *S. stellatus*.

La resistencia basada en presencia de espinas que estimamos para *S. stellatus* coincide con los valores de resistencia estimados a partir de los datos de espinas reportados por Casas *et al.*, (1999), donde la mayor resistencia se expresa en la Mixteca baja, región que, además fue la que presentó menor cantidad de daño. *S. pruinosus* no presenta diferencias significativas entre regiones y no hay datos publicados para comparar entre éstas.

La presencia de espinas aporta resistencia a las plantas. Sin embargo, el hecho de encontrar una gran variedad de tipos de daño nos permite proponer que hay otros componentes de resistencia que son necesarios analizar, tales como el grosor de la cutícula (Falcão *et al.*, 2012; Soares *et al.*, 2010) y los metabolitos secundarios (Bruhn y Sánchez-Mejorada, 1977; Braz y Silva, 2003) para poder diferenciar cuál de éstos aporta resistencia y contra qué enemigos naturales.

La tolerancia como respuesta al daño fue evidente en *S. pruinosus*, aunque sólo difiere por el manejo en la Mixteca baja, donde las poblaciones cultivadas son las que presentan mayor capacidad tolerante. Las personas de ésta región favorecen fenotipos tolerantes en el cultivo, el cual es más intenso en esta región, debido a que se desea una buena producción de frutos. Sin embargo, las ramas tienen un límite de producción, por lo que al parecer se ha

favorecido esta respuesta, que el hombre aprovecha como una vía para obtener más frutos, ya que, aunque aumente el número de ramas, no hay efecto negativo en la adecuación.

La adecuación medida en número de frutos producidos en ambas especies fue mayor en poblaciones cultivadas, similar a lo reportado previamente para ambas especies (Casas *et al.*, 1997; Luna-Morales, 2004). El hecho de que las poblaciones cultivadas produzcan mayor cantidad de frutos está asociado al proceso de domesticación. En las poblaciones silvestres y de manejo *in situ* de *S. pruinosus* no se encontró un efecto negativo del daño sobre la adecuación, mientras que en la población cultivada sí, lo que sugiere que la disminución en la resistencia por el posible efecto del manejo sí provoca una disminución en la adecuación. Por otra parte, en todas las poblaciones de *S. stellatus* se observó que en las plantas más dañadas existe una reducción en la adecuación, pero la presencia de resistencia incrementa los valores de adecuación. Esto sugiere que la resistencia es un atributo que ha evolucionado en esta especie, independientemente del manejo.

Parte de los resultados de la presente tesis se explican por un efecto del manejo por el proceso de domesticación, moldeado por un manejo histórico y reciente, los patrones observados son muy diversos y variables por lo que no se puede explicar los resultados exclusivamente en términos de la selección humana. Así, las condiciones ambientales actuales también pueden estar influyendo en la evolución de los mecanismos de defensa y, consecuentemente, del daño que afecta a ambas especies.

Un aspecto que no se ha mencionado en esta tesis pero que ha prevalecido como un punto de reflexión a lo largo del trabajo de campo, es que existen eventos históricos relacionados con el movimiento de las poblaciones humanas y la flora y fauna asociada, que hace que la

clasificación de las poblaciones “*silvestres*” no sea tan precisa, sobre todo es *S. pruinosus*, debido a que muchas poblaciones en realidad pueden pertenecer a poblaciones cultivadas o de manejo *in situ* abandonadas (Luna-Morales *et al.*, 2001), para este estudio las poblaciones silvestres fueron aquellas que estaban creciendo, preferentemente lejos de las poblaciones humanas, y que no se llevara a cabo ninguna otra práctica de manejo a excepción de la cosecha de los frutos. Aún así, esto puede explicar que los cambios esperados no sean contundentes.

Los estudios previos con cactáceas columnares mencionan que *S. pruinosus* es la especie con mayor grado de manejo. Sin embargo, a partir del presente estudio se propone que dicho manejo es relativamente más reciente, mientras que, en el pasado, *S. stellatus* fue más manejada. Los hallazgos de uso del fruto de hace 5400 años (Smith, 1967) y nuestras evidencias relativamente más asociadas a los síndromes de domesticación en *S. stellatus* refuerzan esta propuesta.

Los reportes sobre los herbívoros en las cactáceas son escasos (capítulo III de esta tesis) y es necesaria su colecta e identificación debido a que cada vez se observa más el daño que provocan, así como el estudio de sus interacciones y efectos sobre las cactáceas. El estudio que se llevó a cabo con *Cactophagus spinolae* es muy importante porque hace referencia a herbívoros que están provocando daño a diferentes cactáceas y que sigue aumentando la lista, desde los años 40's a la fecha (*Carnegiea gigantea*, *Cereus* sp, *Cylindropuntia* sp. *Ferocactus* sp, *Hylocereus* spp., *Opuntia* spp. y *Stenocereus* spp.) además de *Agave* spp. (Anderson, 1948; Badii y Flores, 2001; Angeles-Núñez *et al.*, 2014; Bravo-Aviles *et al.*, 2014; López-Martínez *et al.*, 2016 a y b). Es decir, este curculionido había sido reportado previamente como un insecto con amplia distribución en México (Jones y Luna-Cozar,

2007; Romo y Morrone, 2012), y actualmente está ampliando su espectro de especies de las que se está alimentando. Es necesario evaluar los riesgos de esta interacción debido a que puede ser vector de enfermedades y representar un riesgo potencial sobre los servicios que ofrecen las especies vegetales, ya sea silvestres o sujetas a las diferentes formas de domesticación (López-Martínez *et al.*, 2016 b).

CONCLUSIONES FINALES

- El estado de conocimiento del daño en cactáceas columnares es escaso. Aún más escasos son los estudios que analizan los mecanismos de defensa que presenta este grupo de plantas contra sus enemigos naturales.
- Trece especies de cactáceas columnares, algunas en riesgo, otras endémicas y la mayoría sujetas a alguna forma de manejo del centro de México presentan daño por pudrición, por lo que es necesario desarrollar más proyectos de investigación que aborden las causas del daño y efectos en la supervivencia y reproducción.
- En *Stenocereus pruinosus* y *S. stellatus* el daño se manifiesta en diversos y complejos tipos, de los cuales resalta el daño interno biológico por pudrición que llega a causar la muerte a individuos aparentemente sanos.
- Se observó mayor daño y mortalidad en la especie *S. stellatus*, también el daño fue mayor en poblaciones cultivadas para esta especie. En el caso de *S. pruinosus* todas las poblaciones tuvieron el mismo nivel de daño. A nivel regional, el daño en *S. pruinosus* es

mayor en la Mixteca baja, contrariamente para *S. stellatus* es mayor en el valle de Tehuacán.

- La especie más resistente es *S. stellatus*. La resistencia es mayor en las poblaciones silvestres y manejadas *in situ* de ambas especies. La presencia de espinas aporta resistencia a las plantas. Sin embargo, otros componentes, como el grosor de la cutícula y los metabolitos secundarios pueden estar aportando resistencia a este grupo de plantas. También, es importante considerar aspectos intrínsecos tales como la arquitectura de la planta, la morfología de las ramas (número de costillas, forma y distribución de areolas) de las especies estudiadas que puedan explicar la variación en la resistencia.

- La tolerancia solo se observó en *S. pruinosus* y sólo en las poblaciones de la Mixteca baja se muestran diferencias por el manejo, donde las poblaciones cultivadas son más tolerantes. Por lo tanto, se considera que *S. pruinosus* es una especie tolerante.

- Si bien los componentes de adecuación son caracteres que han sido modificados por la selección humana, no se observa una correspondencia total con las formas de manejo, posiblemente debido a las restricciones establecidas por las correlaciones con los mecanismos de defensa. En *S. pruinosus* no existe un efecto negativo del daño sobre la adecuación en poblaciones silvestres y manejadas *in situ*, mientras que en *S. stellatus*, se observó que las plantas más dañadas exhiben una reducción en la adecuación. En consecuencia, la resistencia en esta especie es la vía para mantener el éxito en la adecuación.

- Parte de los resultados de este trabajo se explican por el proceso de la domesticación, moldeado por un manejo histórico y reciente, pero los patrones observados son diversos y

variables por lo que no se puede explicar los resultados exclusivamente en términos de la selección humana. Las condiciones ambientales actuales pueden estar influyendo en la evolución de los mecanismos de defensa y consecuentemente en los niveles de daño detectado en ambas especies.

- Se propone que el mayor grado de manejo observado y reportado para *S. pruinosus* es relativamente reciente, mientras que *S. stellatus* ha sido manejada desde tiempos ancestrales. El índice de intensidad de manejo propuesto previamente (González-Insuasti y Caballero, 2007) para ambas especies refleja precisamente este manejo actual, pero no necesariamente la intensidad de la selección humana a través del tiempo.

- El insecto *Cactophagus spinolae*, presenta amplia distribución en México, por lo que resulta necesario evaluar los riesgos que puede desencadenar, ya que puede ser vector de enfermedades y representar un riesgo potencial sobre los servicios que ofrecen las especies vegetales, en especial las cactáceas. Sin embargo, es solo uno de los herbívoros que pudieran estar generando estos daños, por lo que se sugiere desarrollar investigaciones sobre otros herbívoros en las cactáceas, el daño que producen, así como el papel de los mecanismos de defensa que presentan este grupo de plantas. Adicionalmente, se debe desarrollar el enfoque poblacional de estos estudios para poder entender la variación en el daño, mecanismos de defensa y adecuación desde un enfoque geográfico y también en relación a las formas de manejo bajo el proceso de domesticación.

PERSPECTIVAS

En el ámbito científico, es necesario desarrollar investigación para determinar los patógenos que están asociados al daño en las cactáceas columnares enfocándose no sólo en plantas silvestres, sino también a las poblaciones sujetas a manejo.

En relación al manejo de las poblaciones, resulta necesario aumentar algunas prácticas que incluyan un control biológico de plagas, así como la destrucción manual de los insectos y larvas, eliminación y separación de ramas dañadas de las plantas sanas, para disminuir el efecto de estos organismos en las dos especies de pitayas.

Se sugiere fomentar la propagación sexual de plantas vía semilla como un resguardo de material genético a futuro y así asegurar poblaciones que conserven su variación genética. Finalmente, se propone el intercambio de ramas por propagación asexual entre productores, a nivel regional. En el caso particular de *S. pruinosus*, se sugiere la introducción de plantas provenientes del manejo *in situ* al cultivo debido a que la cantidad de ramas que presentan no afecta la adecuación.

LITERATURA CITADA

- Angeles-Núñez, J.G., Anaya-López J.L., Arévalo-Galarza M. de L., Leyva-Ruelas G., Anaya S. y T.O. Martínez-Martínez. 2014. Análisis de la calidad sanitaria de nopal verdura en Otumba, Estado de México. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 5(1):129-141.
- Badii M.H. y A.E. Flores. 2001. Prickly pear cacti pests and their control in Mexico. *The Florida Entomologist*, 84(4):503-505.
- Bravo-Avilez D., Rendón-Aguilar B., Zavala-Hurtado J.A. y J. Fornoni. 2014. Primer registro de *Cactophagus spinolae* (Coleoptera: Curculionidae) sobre dos especies de *Stenocereus* (Cactaceae) en el centro de México. *Revista Mexicana de biodiversidad*, 85(4): 972-974.
- Braz O.A.J. y M.F.M. Silva. 2003. Alkaloid production by callous tissue cultures of *Cereus peruvianus* (Cactaceae). *Applied Biochemistry and Biotechnology*, (104): 149-155.
- Bruhn J.G. y H. Sánchez-Mejorada. 1977. Phenethylamines from *Echinocereus cinerascens* and *Pilosocereus chrysacanthus*. *Phytochemistry*, Vol 16. 622-623.
- Casas A., Caballero J., Valiente-Banuet A., Soriano J.A. y P. Dávila. 1999. Morphological variation and the process of domestication of *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) in central Mexico. *American Journal of Botany*. 86(4): 522-533.
- Casas A. 2002. Uso y manejo de cactáceas columnares mesoamericanas. *Conabio. Biodiversitas*, 40:18-23.

- Casas A., Cruse-Sanders J., Morales E., Otero-Arnaiz A. y A. Valiente-Banuet. 2005. Maintenance of phenotypic and genotypic diversity in managed populations of *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) by indigenous peoples in Central Mexico. *Biodiversity and Conservation*, 1-20.
- Chaudhary B. 2013. Plant Domestication and Resistance to Herbivory. *International Journal of Plant Genomics*. 2013;2013:572784. doi:10.1155/2013/572784.
- Falcão H.M., Oliveira M.T., Mergulhão A.C., Silva M.V. y M.G. Santos. 2012. Ecophysiological performance of three *Opuntia ficus-indica* cultivars exposed to carmine cochineal under field conditions. *Scientia Horticulturae*, 150: 419-424.
- Jones R.W. y J. Luna-Cozar. 2007. Lista de las especies de Curculionoidea (Insecta: Coleoptera) del estado de Querétaro, México. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)*, 23(3): 59-77.
- López-Martínez V., Escudero-Ganem F. y R.W. Jones. 2016a. New ornamental host record for the cactus weevil, *Cactophagus spinolae* (Gyllenhall) (Coleoptera: Curculionidae) in Morelos, Mexico. *The Coleopterists Bulletin*, 70(2): 274-275.
- López-Martínez V., Pérez de la O N.B., Ramírez-Bustos I.I., Alía-Tejacal I. y D. Jiménez-García. 2016b. Current and potential distribution of the cactus weevil, *Cactophagus spinolae* (Gyllenhall) (Coleoptera: Curculionidae), in Mexico. *The Coleopterists Bulletin*, 70(2): 327-334.
- Luna-Morales C del C., Aguirre R.J.R. y C.B. Peña-Valdivia. 2001. Cultivares tradicionales mixtecos de *Stenocereus pruinosus* y *S. stellatus* (Cactaceae). *Anales del*

Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica, 72(2): 131-155.

- Luna-Morales C. del C. 2004. Recolección, cultivo y domesticación de cactáceas columnares en la Mixteca baja, México. *Revista Chapingo serie horticultura*, 10(2): 95-102.

- Medel R. 2001. Assessment of correlation selection on tolerance and resistance traits in a host plant-parasitic plant interaction. *Evolutionary Ecology*, 15: 37-52.

- Ordas B., Malvar R.A., Santiago R. y A. Butron. 2010. QTL mapping for Mediterranean corn borer resistance in European flint germplasm using recombinant inbred lines. *BMC Genomics*, 11:(174).

- Parra F., Pérez-Nasser N., Lira R., Pérez-Salicrup D. y A. Casas. 2008. Population genetics and process of domestication of *Stenocereus pruinosus* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, México. *Journal of Arid Environments*, 72: 1997–2010.

- Romo A. y J.J. Morrone. 2012. Especies mexicanas de Curculionidae (Insecta: Coleoptera) asociadas con agaves (Asparagaceae: Agavoideae). *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83:1025-1035.

- Smith C.E. 1967. Plant remains. In Byers D.S. (Ed.) *The prehistory of the Tehuacán Valley*. University of Texas Press. Austin, Texas. USA. Pp. 220-225.

- Soares M.G., Batista J.C., Da Silva L.C., Luis D.M., Soares L.L., Ferreira M.V. y D.S. Cordeiro. 2010. Anatomy of different forage cacti with contrasting insect resistance. *Journal of Arid Environments*, 74: 718–722.



Nota científica

Primer registro de *Cactophagus spinolae* (Coleoptera: Curculionidae) sobre dos especies de *Stenocereus* (Cactaceae) en el centro de México
First report of *Cactophagus spinolae* (Coleoptera: Curculionidae) on two species of *Stenocereus* (Cactaceae) in Central Mexico

 David Bravo-Avilez^{1*}, Beatriz Rendón-Aguilar¹, José Alejandro Zavala-Hurtado¹ y Juan Fornoni²
¹Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud, Departamento de Biología, Universidad Autónoma Metropolitana. Av. San Rafael Atlitico 186, Col. Vicentina, Delegación Iztapalapa, 09340 México, D. F., México.

²Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-275, 04510 México, D. F., México.

✉ lramartell@gmail.com

Resumen. Se registra la presencia, no documentada previamente, de *Cactophagus spinolae* sobre 2 cactáceas, las pitayas *Stenocereus pruinosus* y *S. stellatus*, en 2 regiones del centro de México. El daño en los tallos lo provocan las larvas de este curculiónido. En general, se presenta en baja frecuencia, aunque es significativamente mayor en *S. stellatus*, así como en la región del valle de Tehuacán. Cuando se extiende a la rama principal puede matar a la planta, lo que representa una seria amenaza para las pitayas del centro de México, cuya importancia ecológica, cultural y económica es reconocida. Aunque el curculiónido es considerado una plaga muy dañina en especies del género *Opuntia* y pocos son los registros para otras cactáceas, es posible que haya adquirido nuevas plantas huéspedes, por lo que es necesario realizar un seguimiento de su presencia en las cactáceas de México.

Palabras clave: picudo del nopal, pitayas, daño, valle de Tehuacán, Mixteca baja.

Abstract. The presence of *Cactophagus spinolae* in 2 Cactaceae not previously recorded is reported here: pitayas *Stenocereus pruinosus* and *S. stellatus* in 2 regions of central Mexico. Damage on stems is produced by larvae of this weevil. In general, damage is exhibited in low frequency, but it is statistically higher in *S. stellatus*, and in the Tehuacán Valley region. When it attacks the main branch, the whole plant dies. This damage represents a serious threat to pitayas of central Mexico, because of their recognized ecological, cultural, and economical values. Despite this weevil is considered a strong pest in many species of *Opuntia*, and there are few records of its presence in other cacti, it is possible that it has adopted new hosts. This stresses the necessity to continue recording its presence in other cacti in Mexico.

Key words: prickly pear weevil, pitayas, damage, Tehuacán Valley, Low Mixteca.

Las cactáceas columnares del género *Stenocereus* son conocidas como "pitayas" y representan una fuente de recursos alimenticios rica en nutrientes. Una investigación arqueológica en Tehuacán, Puebla (Smith, 1967) registra el consumo de frutos y semillas de *Stenocereus* desde tiempos prehispánicos. El uso comestible se ha conservado y diversificado a productos procesados como mermeladas, aderezos, paletas, bebidas fermentadas y colorantes naturales; además, en diversas regiones se utilizan como combustible, madera, cercas vivas y para la retención de suelo (Luna-Morales, 2004). Si bien las pitayas han sido ampliamente estudiadas desde el punto de vista ecológico

y etnobotánico, no hay registros previos sobre herbívoros, por lo que éste es el primer registro y cuantificación de daño provocado por larvas de *Cactophagus spinolae* (Gyllenhal) sobre 2 especies de cactáceas columnares: *Stenocereus pruinosus* (Otto) Buxb. y *Stenocereus stellatus* (Pfeiff.) Riccob. en 2 regiones del centro de México: valle de Tehuacán y Mixteca baja.

Cactophagus spinolae (Coleoptera: Curculionidae), conocido como "picudo del nopal" o "barrenador", es un insecto con amplia distribución en México, principalmente en el centro del país (Jones y Luna-Cozar, 2007; Romo y Morrone, 2012). Es considerado una plaga para diversas especies de *Opuntia* en el Distrito Federal, Estado de México, Hidalgo, Jalisco, San Luis Potosí y Tlaxcala

Recibido: 23 diciembre 2013; aceptado: 28 febrero 2014

(Badii y Flores, 2001; Ángeles-Núñez et al., 2014). En el estado de Morelos se ha registrado la presencia de daño causado por las larvas en especies de *Hylocereus* (Ramírez-Delgado et al., 2011). También se ha documentado su presencia sobre *Carnegiea gigantea* (Anderson, 2002), especies de *Cereus* y *Ferocactus* (Vaurie, 1967) y *Agave* (Romo y Morrone, 2012).

Para identificar al causante del daño, en enero del 2012 se observaron y capturaron escarabajos adultos alimentándose del tejido externo en ambas especies, que se identificaron como *C. spinolae* (Fig. 1). También se recolectaron 2 ramas dañadas con larvas en su interior (Fig. 2), las cuales se almacenaron durante 4 meses a temperatura ambiente en un recipiente de plástico, hasta que las larvas completaran su desarrollo para su posterior identificación. De las ramas emergieron individuos adultos de *C. spinolae*. El daño que provocan las larvas se manifiesta en el exterior con una coloración marrón, mientras el tejido interno de los tallos se pudre, la rama se deforma, hincha y emite un olor desagradable; en algunos casos se presenta escurrimiento de un líquido viscoso, color marrón (Fig. 3).

Para cuantificar el daño, de cada especie de *Stenocereus* se muestrearon individuos ubicados en poblaciones localizadas en 6 municipios de Puebla y Oaxaca,



Figura 1. Individuos adultos de *Cactophagus spinolae* forrajendo sobre *S. pruinosus* (A) y *S. stellatus* (B).



Figura 2. Larvas de *Cactophagus spinolae* forrajendo en ramas de *Stenocereus*.



Figura 3. Daño ocasionado por larvas de *Cactophagus spinolae*. Ramos dañados de *Stenocereus pruinosus* (A); *S. stellatus* (B); aspecto del interior de una rama dañada de *S. stellatus* (C); individuo muerto (D).

pertenecientes a 2 regiones: valle de Tehuacán: Santiago Miahuatlán, Ajalpán y Coxcatlán; y Mixteca Baja: San Pedro y San Pablo Tequixtepec, Acatlán de Osorio y Cosoltepec. Se contó el total de ramas por individuo y el número de ramas afectadas para establecer el porcentaje de daño, que fue comparado entre especies y regiones mediante un Anova. *Stenocereus stellatus* ($4.81 \pm 0.8\%$, $N=179$) presenta significativamente mayor daño que *S. pruinosus* ($2.01 \pm 0.9\%$, $N=168$) ($p > F=0.012$). El daño es significativamente mayor en el valle de Tehuacán ($4.89 \pm 0.9\%$, $N=174$) que en la Mixteca baja ($2.01 \pm 0.9\%$, $N=173$) ($p > F=0.009$). Aunque la incidencia del daño no es muy elevada, la infestación causada por las larvas tiene el potencial de afectar a la rama principal, poniendo en riesgo la supervivencia de la planta (Bravo-Avilé, obs. pers.). Si bien, la mayor frecuencia de ramas dañadas se asocia a la presencia de este coleóptero, no se descarta que larvas de otros insectos como lepidópteros Scytodidae y dípteros Sirphidae (A. García-Gómez, com. pers.) puedan contribuir al daño.

Debido a que este coleóptero forrajea principalmente opuntias, sería importante evaluar si la presencia o ausencia de nopales en los sitios muestreados, está asociada con un menor o mayor daño en ambas especies de *Stenocereus*, o si sólo actúan como huéspedes ocasionales. En caso de que se comporten como huéspedes, es necesario evaluar los riesgos de esta interacción, debido a que puede ser vector de enfermedades y representar un riesgo potencial sobre los servicios que ofrecen las especies de *Stenocereus*.

Agradecemos al Conacyt por el financiamiento de la beca doctoral otorgada, así como al Posgrado del doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud, Departamento de Biología, Universidad Autónoma Metropolitana Iztapalapa. A Juan J. Morrone de la UNAM por el apoyo en la identificación del curculiónido. A las autoridades y personas de los municipios del valle de Tehuacán y la Mixteca baja por permitirnos trabajar en sus terrenos.

Literatura citada

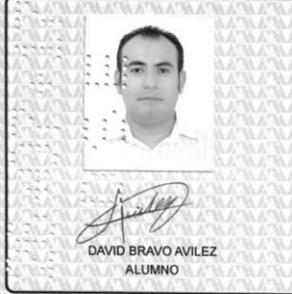
- Anderson, R. S. 2002. Family 131. Curculionidae Latreille 1802. In American beetles. Polyphaga: scarabaeoidea through Curculionioidea. Vol. 2, R. H. Jr. Arnett, M. C. Thomas, P. E. Skelley y J. H. Frank (eds.). CRC Press, Boca Raton. p. 722-815.
- Ángeles-Núñez, J. G., J. L. Anaya-López, M. de L. Arévalo-Galarza, G. Leyva-Ruelas, S. Anaya y T. O. Martínez-Martínez. 2014. Análisis de la calidad sanitaria de nopal verdura en Otumba, Estado de México. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas* 5:129-141.
- Badii, M. H. y A. E. Flores. 2001. Prickly pear cacti pests and their control in Mexico. *The Florida Entomologist* 84:503-505.
- Jones, R. W. y J. Luna-Cozar. 2007. Lista de las especies de Curculionioidea (Insecta: Coleoptera) del estado de Querétaro, México. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* 23:59-77.
- Luna-Morales, C. 2004. Recolección, cultivo y domesticación de cactáceas columnares en la Mixteca baja, México. *Revista Chapingo serie Horticultura* 10:95-102.
- Ramírez-Delgado, J. J., E. Rodríguez-Leyva, M. Livera-Muñoz, A. Pedroza-Sandoval, N. Bautista-Martínez y C. Nava-Díaz. 2011. Primer informe de *Cactophagus spinolae* (Gyllenhal) (Coleoptera: Curculionidae) en tres especies de *Hylocereus* (Cactaceae) en Morelos, México. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* 27:863-866.
- Romo, A. y J. J. Morrone. 2012. Especies mexicanas de Curculionidae (Insecta: Coleoptera) asociadas con agaves (Asparagaceae: Agavoideae). *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83:1025-1035.
- Smith, C. E. 1967. Plant remains. In *The prehistory of the Tehuacán valley*, D. S. Byers D. S. (ed.). University of Texas Press, Austin. p. 220-225.
- Vaurie, P. 1967. A revision of the Neotropical genus *Metamasius* (Coleoptera: Curculionidae: Rhynchophorinae). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 136:177-268.



EFFECTO DE LA FORMA DE MANEJO EN LOS NIVELES DE DAÑO, MECANISMOS DE DEFENSA Y ADECUACIÓN EN DOS CACTÁCEAS COLUMNARES DEL CENTRO DE MÉXICO

En la Ciudad de México, se presentaron a las 11:00 horas del día 24 del mes de julio del año 2017 en la Unidad Iztapalapa de la Universidad Autónoma Metropolitana, los suscritos miembros del jurado:

DR. JOSE ALEJANDRO ZAVALA HURTADO
DR. JUAN ENRIQUE FORNONI AGNELLI
DR. JOSE JUAN BLANCAS VAZQUEZ
DRA. EK DEL VAL DE GORTARI
DRA. BEATRIZ RENDON AGUILAR



DAVID BRAVO AVILEZ
ALUMNO

Bajo la Presidencia del primero y con carácter de Secretaria la última, se reunieron a la presentación de la Disertación Pública cuya denominación aparece al margen, para la obtención del grado de:

DOCTOR EN CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD
DE: DAVID BRAVO AVILEZ

y de acuerdo con el artículo 78 fracción IV del Reglamento de Estudios Superiores de la Universidad Autónoma Metropolitana, los miembros del jurado resolvieron:

Aprobar

REVISÓ

LIC. JULIO CÉSAR DE LARA ISASSI
DIRECTOR DE SISTEMAS ESCOLARES

Acto continuo, el presidente del jurado comunicó al interesado el resultado de la evaluación y, en caso aprobatorio, le fue tomada la protesta.

DIRECTORA DE LA DIVISIÓN DE CBS

DRA. EDITH PONCE ALCÚRCIGA

PRESIDENTE

DR. JOSE ALEJANDRO ZAVALA HURTADO

VOCAL

DR. JUAN ENRIQUE FORNONI AGNELLI

VOCAL

DR. JOSE JUAN BLANCAS VAZQUEZ

VOCAL

DRA. EK DEL VAL DE GORTARI

SECRETARIA

DRA. BEATRIZ RENDÓN AGUILAR