



UNIVERSIDAD AUTONOMA METROPOLITANA
UNIDAD IZTAPALAPA

“Efecto de la orientación preferencial sobre las estructuras reproductivas y vegetativas en *Myrtillocactus geometrizans*.”

Tesis que para obtener el grado de MAESTRA EN BIOLOGÍA

PRESENTA
BIOL. EVELYN MARLENE ROSAS GARCÍA

Director: Dr. Pedro Luis Valverde Padilla
Asesor interno: Dra. Cecilia L. Jiménez Sierra
Asesor externo: Dr. Alejandro Casas Fernández

MEXICO, D.F.

ABRIL 2010

“La Maestría en Biología de la Universidad Autónoma Metropolitana pertenece al Padrón de Postgrado de Excelencia del CONACyT con la categoría de Alto Nivel”

El jurado designado por la
División de Ciencias Biológicas y de la Salud
de la Unidad Iztapalapa aprobó la tesis que presentó

Biól. Evelyn Marlene Rosas García

El día 9 de abril del 2010.

Comité Tutoral

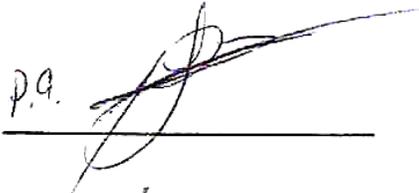
Tutor: Dr. Pedro Luís Valverde Padilla



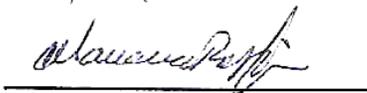
Asesor: Dra. Cecilia Leonor Jiménez Sierra



Asesor: Dr. Alejandro Casas Fernández

p.a. 

Sinodal: M en C. Mariana Rojas Aréchiga



Sinodal: Dr. José Alejandro Zavala Hurtado



AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por la beca otorgada para la realización de mi proyecto de tesis de Maestría.

De manera muy especial al Dr. Pedro Luis Valverde Padilla, por su tiempo, dedicación y apoyo económico para la realización del presente estudio. Así como por sus acertados comentarios en la revisión y por dirigir esta tesis.

A la Dra. Cecilia L. Jiménez Sierra por brindarme su gran apoyo y por la dedicación para la realización de la tesis.

Al Dr. Alejandro Casas Fernández por aceptar ser mi asesor, por sus consejos, comentarios, por su tiempo y atención para la revisión de la tesis.

Al Dr. José Alejandro Zavala Hurtado por sus acertadas sugerencias, consejos y comentarios en cada uno de los tutorales y por la revisión de la tesis.

A M en C. Mariana Rojas Aréchiga por aceptar ser parte del jurado y por brindarme su tiempo y atención para la revisión de la tesis.

“Muchas gracias profesores por todo y se que cuento con ustedes y ustedes cuentan conmigo”.

A mis amigos Esperanza Córdova, Iván Erick Sánchez, Gregory Charre, Araceli Camacho, Erick Sosa, Berenice Jarquín, Gilberto Alemán y a mis primos Sandra Huerta y Eduardo Muñiz, muchas gracias por su apoyo y acompañarme en ocasiones distintas al campo.

A Daniel E. Crisóstomo por su apoyo incondicional en el campo y por estar siempre conmigo.

A Arizbe Ponce, Iván Erick Sánchez , Esperanza Córdova, Monse Jiménez, Reyes Pérez, Lorena Chávez, Tania Lezama, Everardo Jiménez, Xazmín Morales y Gregory Charre; gracias amigos por brindarme su apoyo, por escucharme, por compartir grandes y valiosos momentos y por estar cuando mas los necesitaba. Gracias por esa gran amistad y que siga siempre ese apoyo entre nosotros.

A Everardo Jiménez por la traducción del resumen. ¡Gracias amigo!

Y por ultimo les agradezco por todo su apoyo a mis padres Evelin García y Arturo Rosas. Les dedico esta tesis con mucho cariño.

INDICE

RESUMEN	8
ABSTRACT	11
INTRODUCCION	13
ANTECEDENTES	17
JUSTIFICACION	19
HIPOTESIS	19
OBJETIVOS	21
METODOLOGIA	
Zona de Estudio.....	22
Determinación de la orientación preferencial de estructuras reproductivas.....	24
Seguimiento del desarrollo de las estructuras reproductivas.....	24
Determinación de la orientación y crecimiento de las ramas.....	27
Estudio de la vegetación circundante.....	29
Registro de la temperatura y humedad relativa.....	29
RESULTADOS	
Orientación preferencial de estructuras reproductivas.....	30
Seguimiento del desarrollo de las estructuras reproductivas.....	35
Estructura poblacional y orientación de las ramas entre laderas.....	45
Determinación del crecimiento de las ramas.....	46
Vegetación circundante.....	47
Registro de la temperatura y humedad relativa.....	48

DISCUSION

Orientación preferencial de estructuras reproductivas en *M. geometrizans*.....**50**

Desarrollo diferencial de las estructuras reproductivas en *M. geometrizans*.....**51**

Orientación y crecimiento de las ramas en *M. geometrizans*.....**55**

CONCLUSION.....**58**

BIBLIOGRAFIA.....**61**

ANEXO 1

Marcha de la Temperatura y Humedad Relativa.....**68**

RESUMEN

La orientación de estructuras reproductivas y vegetativas en cactáceas permite optimizar la captación de radiación fotosintéticamente activa (RFA) favoreciendo el crecimiento y desarrollo de ramas, minimizar el calentamiento excesivo que pudiera afectar al sistema fotosintético, exponer a las yemas florales a una temperatura adecuada para su desarrollo y favorecer la polinización. En este estudio se describen y analizan los efectos de la orientación preferencial en la producción de estructuras reproductivas (yemas, flores y frutos) y vegetativas (crecimiento y número de ramas) de *Myrtillocactus geometrizans* en dos laderas con orientación contrastante (*i.e.*, norte y sur) en la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán, Hidalgo, México. Asimismo, se describen las condiciones microambientales (temperatura y humedad relativa) para las dos laderas.

La mayoría de las estructuras reproductivas presentan una orientación preferencial hacia el sur, donde se registró la mayor temperatura y los valores más elevados de humedad relativa, sin embargo, las yemas florales mostraron una distribución más uniforme independientemente de la orientación. Entre laderas, las estructuras reproductivas se orientaron preferentemente hacia el sur y ésta orientación fue significativamente diferente entre laderas. El seguimiento de las estructuras reproductivas reveló que la mayor producción de yemas se presentó en la ladera sur. Entre sectores, las diferencias fueron menos evidentes aunque significativas. En los sectores sur y norte de los individuos produjeron más yemas que en el este, pero el oeste no difiere de ninguno de ellos. Este resultado coincide con la descripción previa de la distribución y orientación de las yemas. De

igual, manera la mayor producción de flores se presentó en la ladera sur y sector sur de los individuos. Sin embargo, la producción de frutos no fue diferente entre laderas, pero su producción dentro de los individuos se concentró en el sector sur al igual que las flores. El hecho de que, a diferencia de las flores y frutos, la distribución de yemas florales fuera más variable y uniforme, sugiere que las condiciones óptimas de temperatura y humedad relativa se restringen a las facetas sureñas de los tallos y ramas. Más aún, si la intercepción de RFA es mayor en las costillas y/o ramas con orientación sureña, las estructuras reproductivas que se producen en sectores distintos al sur, particularmente hacia el norte, experimentarían limitación de recursos. El patrón preferencial de flores y frutos hacia el sur podría ser una consecuencia de esta limitación. Sin embargo, otros factores podrían influir en el desarrollo diferencial de flores y frutos con distinta orientación. Atributos florales tales como la forma, tamaño y cantidad de recompensa, que influyen en la polinización, podrían variar con la orientación, y por lo tanto, afectar el éxito en la producción de frutos. Futuros estudios deberán explorar si tales factores están involucrados en el fenómeno de orientación preferencial observado en *M. geometrizans*. En este estudio también se encontró que el crecimiento y número de ramas fue diferente entre las dos laderas. Las ramas de los individuos de la ladera sur presentaron un mayor incremento en longitud. En la ladera norte, los individuos presentaron copas más amplias y mayor número de ramas que en la ladera sur. En ambas laderas, el sector sur presentó el mayor promedio del número de ramas. Las causas probables que podrían explicar las diferencias en la arquitectura de los individuos y el crecimiento anual de las ramas incluirían a las variaciones en los regímenes de intercepción de radiación

solar, la respuesta directa a las condiciones de su entorno microambiental y la competencia por luz con individuos de otras especies de plantas. Este trabajo de investigación representa una aportación original al estudio de la orientación de estructuras reproductivas y vegetativas de una cactácea con distribución intertropical.

ABSTRACT

Orientation of reproductive and vegetative structures in cacti optimizes the caption of photosynthetically active radiation (PAR) favoring the branch growth and development. It minimizes the excessive warming that could affect the photosynthetic system, and exposes the floral buds to an adequate temperature for their development, thus favoring pollination. This study describes and analyzes the preferential orientation effects in the production of reproductive (buds, flowers and fruits) and vegetative structures (branch number and growth) of *Myrtillocactus geometrizans* in two slopes with contrasting orientations (*i.e.* north and south) in The Barranca de Metztitlán Biosphere Reserve, Hidalgo, México. Also the microclimatic conditions (temperature and relative humidity) for both slopes are described.

The results showed that the majority of reproductive structures have a preferential southern orientation, where temperature and relative humidity were higher. Conversely floral buds showed a more uniform distribution. Orientation of reproductive structures was significantly different between slopes, and it showed a southern preference. The highest bud production was found in the south slope. Orientation among individual's sections, the differences were less evident but significant. South and north individual sections produced more buds than the east one, but the west section did not differ with anyone. This result coincided with a preliminary description of bud distribution and orientation. Similarly, the higher flower production was found in the south slope and the south individual section as well. However, fruit production was not different between slopes although it was

concentrated in the individuals south section, similarly to the observed flower pattern. The relatively uniform floral bud distribution contrasting with the distribution pattern observed for flowers and fruits, suggest that adequate temperature and relative humidity conditions were restricted to stems and branches with south orientation. Furthermore, if PAR interception is higher in ribs and/or branches with south orientation, the reproductive structures in the other sections, particularly the north one, could be under resources limitation. The preferential flower and fruit orientation pattern could be a consequence of this limitation. However, other factors might also influence the flower and fruit development in other orientations. Floral attributes such as form, size and amount of reward influencing pollination could vary with orientation, and therefore may affect the fruit production success. Future studies should explore if those factors could be involved in the observed orientation patterns in *M. geometrizans*. Branch development and branch number were different between both slopes. Individual branches in the southern slope showed a higher growth rate. In the north slope, individuals cover and branch number were larger than in the south one. In both slopes, the south section showed a larger average branch number. The probable causes of the individual architectural and annual branch growth differences include variations in the solar radiation interception regime, direct responses to microclimatic conditions and light competition with other plant species. This work is an original contribution to the study of reproductive and vegetative structures orientation in an intertropical cactus species.

INTRODUCCIÓN

Las zonas áridas y semiáridas constituyen cerca del 60% del territorio de México (Toledo y Ordóñez, 1993; Rzedowski, 1993; Cervantes, 2002). Estas zonas se caracterizan por una baja disponibilidad de agua y altos niveles de insolación y evapotranspiración (Noy-Meir, 1973) durante la mayor parte del año. El tipo de vegetación más común en estas regiones es el denominado matorral xerófilo, cuya flora es rica en endemismos y destaca por su gran diversidad fisonómica y estructural (Rzedowski, 1988). Las cactáceas, nativas del Continente Americano (Bravo-Hollis, 1978), se distribuyen principalmente en estos ambientes y son de los elementos más notables de la flora xerófila. De hecho, México es el principal centro de diversificación de esta familia, habiéndose reportado en su territorio cerca de 63 géneros y 669 especies, de las cuales, 518 especies son endémicas de México (Guzmán *et al.*, 2003).

Al igual que otras plantas xerófilas, las cactáceas han desarrollado diferentes adaptaciones a las condiciones adversas que imperan en las zonas áridas y semiáridas. Así por ejemplo, la fotosíntesis, la respiración y el crecimiento sólo son óptimas dentro de cierto rango de condiciones ambientales (temperatura, luz y humedad) (Street y Opik, 1984; Cano-Santana *et al.*, 1992; Larcher 1995). Las cactáceas presentan una gran variedad de hábitos y han desarrollado estructuras altamente especializadas que representan soluciones morfológicas, fisiológicas y ecológicas a la sequía y las temperaturas extremas (Gibson y Nobel, 1986; Nobel, 1988; Nobel y Loik, 1999; Valverde *et al.*, 2007). Dichos atributos incluyen tallo suculento, cubierta de espinas, pubescencia apical y/o lateral,

costillas y tubérculos (Gibson y Noble, 1986; Nobel y Loik 1999). También destacan la orientación e inclinación no aleatorias o preferenciales de las estructuras reproductivas (yemas, flores y frutos; *i.e.*, Johnson, 1924; Zavala-Hurtado et al., 1998; Tinoco-Ojanguren y Molina-Freaner, 2000; Aguilar de la Paz y Zavala-Hurtado, 2002) y vegetativas (tallos, ramas o cladodios; *e.g.*, Ehleringer et al., 1980; Nobel, 1988; Cano-Santana et al., 1992; Valverde et al., 2006, 2007), cuyo estudio es el tema de la presente investigación.

El estudio de la orientación de estructuras reproductivas y vegetativas en cactáceas ha sido de gran interés por sus implicaciones en la regulación de la temperatura y pérdida de agua; esto, como consecuencia de alterar los patrones de intercepción de radiación solar (Ehleringer et al. 1980; Yeaton et al., 1980; Geller y Nobel, 1986; Nobel 1988; Cano-Santana et al., 1992; Nobel y Loik 1999; Drezner, 2003; Valverde et al., 2006). La modificación de la exposición de estructuras reproductivas y vegetativas a través de la orientación preferencial permiten: 1) optimizar la captación de radiación fotosintéticamente activa (RFA), 2) minimizar el calentamiento excesivo que pudiera afectar al sistema fotosintético o incrementar la evaporación a niveles letales y 3) exponer las yemas florales a una temperatura adecuada para su desarrollo (Johnson, 1924; Zavala-Hurtado et al., 1998; Tinoco-Ojanguren y Molina Freaner, 2000). Por otro lado, la orientación de las flores podría tener efectos en la polinización y en los eventos posteriores a ésta (Dafni, 1994; Patiño et al., 2002; Ushimaru et al., 2006). Aunque no existen reportes para cactáceas, en otros grupos de plantas se ha reportado que el aumento en la temperatura interna de las flores puede funcionar como

recompensa para visitantes florales (Hocking y Sharplin 1965; Kudo 1995; Patiño *et al.*, 2002). También pueden favorecer la fecundación, ya que las temperaturas ligeramente más elevadas con respecto a la temperatura del ambiente aceleran los procesos posteriores a la polinización; y finalmente, también pueden favorecer la maduración de frutos y semillas (Stanton y Galen 1989; Totland, 1996).

Myrtillocactus geometrizans (Mart. ex Pfeiff.) Console, el “garambullo” (Figura 1) es un cacto arborescente que mide entre 2.0 - 5.0 m de alto. Posee un tallo principal corto bien definido. Presenta ramas de 6.0 -10.0 cm de ancho, ascendentes, arqueadas, verde claras o verde azulosas cuando jóvenes; costillas 5-6 (7), de 2.0-3.0 cm de altura, margen redondeado; aréolas de 0.5-1.0 cm de largo. Las areolas son orbiculares a obovadas, con cúmulos de lana o sin ellos, son distantes entre sí de 1.5-3.5 cm. Espinas radiales 4-5 (-9), de 0.2-1.0 cm de largo, rígidas, tubuladas, grises, rojas cuando jóvenes. Sus flores miden de largo de 2.0 – 3.0 cm, de 2.5 – 3.5 cm de ancho, son de color blanco, diurnas y se desarrollan varias en la misma areola. Frutos de 1.0 – 2.0 cm de largo, 0.8 – 2.0 cm de ancho, globosos a elipsoides, púrpura oscuros, pulpa púrpura; semillas de 1.5 – 2.0 mm de largo (Arias *et al.*, 1997) El periodo de floración se presenta en el mes de febrero y marzo, sus principales polinizadores son abejas y sus dispersores son las aves; sin embargo, en observaciones personales en el campo registran que algunos insectos como las avispas y hormigas consumen los frutos y por lo tanto podrían ser también dispersores de semillas. Esta especie es endémica de México (Guzmán *et al.*, 2003), distribuyéndose en los estados de Hidalgo, Querétaro, San Luís Potosí, Guanajuato, Aguascalientes, Durango,

Guerrero, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Tamaulipas, Tlaxcala, Veracruz y Zacatecas. Observaciones personales, indican que en la mayoría de los individuos, las flores, frutos y ramas no presentan una orientación uniforme por lo que se sugiere que el fenómeno de orientación preferencial de estructuras reproductivas y vegetativas es un rasgo que caracteriza a individuos adultos de *M. geometrizans* en la Barranca de Metztitlán (Hidalgo). Por esta razón, en el presente proyecto de investigación se describe este fenómeno en *M. geometrizans* y se analizan los efectos de la orientación en el desarrollo de las estructuras reproductivas y vegetativas en esta especie.



Figura 1. Individuo adulto de *Myrtillocactus geometrizans* en la Barranca de Metztitlán, Hidalgo.

ANTECEDENTES

Algunos estudios en cactus columnares que habitan zonas extratropicales (*i.e.*, al norte del Trópico de Cáncer o al sur del Trópico de Capricornio), reportan una orientación preferencial de las estructuras reproductivas hacia el Ecuador, coincidiendo con los sectores del tallo o ramas en donde se presenta la mayor incidencia de radiación solar y las temperatura más elevadas (Gibson y Nobel, 1986; Nobel, 1988; Zavala *et al.*, 1998; Nobel y Loik, 1999; Tinoco-Ojanguren y Molina-Freaner, 2000). Así, por ejemplo, Johnson (1924) presentó el primer registro de desarrollo preferencial de yemas y flores en *Carnegiea gigantea*, encontrando que dichas estructuras son más frecuentes en los sectores este y sureste del ápice. Para *Pachycereus pringlei*, en Sonora, la mayoría de las estructuras reproductivas mostraron orientaciones este, sur y oeste (Tinoco-Ojanguren y Molina-Freaner, 2000). De igual forma, Rundel (1974) reporta que en *Trichocereus chilensis* y *T. litoralis*, dos especies de cactus columnares del hemisferio sur, la mayor producción de flores se presenta en el sector norte del tallo. En general, se ha sugerido que este patrón de orientación ecuatorial permite que la temperatura de los tejidos de la regiones meristemática y florífera en el ápice del tallo, se incremente durante el invierno y primavera, favoreciendo el crecimiento y la floración (Ehleringer *et al.*, 1980; Nobel, 1994).

Tinoco-Ojanguren y Molina-Freaner (2000) formularon una hipótesis para explicar el patrón de orientación sureño de la flores en *P. pringlei*. Los autores propusieron que la intercepción de RFA, y su influencia en la captura de CO₂ y en la temperatura del tallo, es el factor responsable de la orientación de las flores en

esta especie. Su planteamiento supone que la ganancia de carbono difiere entre costillas con diferente azimut y que no existe translocación entre ellas. Los autores sugieren que si la inducción de las aréolas para la producción de flores depende de la acumulación de carbohidratos, aquellas costillas con orientación más sureña serán las únicas capaces de acumular suficientes carbohidratos que permitan la producción de flores (Tinoco-Ojanguren y Molina-Freaner, 2000).

En el caso de las estructuras vegetativas, la orientación preferencial de los tallos o la dirección de las ramas de algunas especies de cactáceas también pueden influir en la temperatura, en la intercepción de RFA y, consecuentemente, en la captura de CO₂ (Geller y Nobel, 1986; Nobel y Loik, 1999). En un estudio realizado en el Desierto Sonorense, Drezner (2003) encontró que las ramas de individuos de *Carnegiea gigantea* (saguaro) tienen una dirección preferencial hacia el sur cuando no existe interferencia (sombreado) de grandes arbustos nodriza. Este patrón ya había sido reportado anteriormente en otras poblaciones de *Carnegiea gigantea* (Yeaton *et al.* 1980; Geller y Nobel, 1986). Así también, *Ferocactus covillei* y *F. wislizenii* en Arizona (Nobel, 1994) y *Copiapoa* spp. en Chile (Ehleringer *et al.*, 1980) muestran una evidente orientación e inclinación del tallo hacia el Ecuador, lo que les confiere claros beneficios en términos de la intercepción de luz. Al igual que en el caso de las estructuras reproductivas, la orientación preferencial de tallos o ramas permite maximizar la intercepción de RFA y mejorar la captura de CO₂ durante la temporada de crecimiento (Geller y Nobel, 1986; Nobel y Loik, 1999; Drezner, 2003). La RFA no sólo puede ser una limitante sino también puede variar marcadamente con la orientación debido a la

trayectoria del sol (Geller y Nobel, 1986). Si las ramas aumentan la superficie del tallo (Yeaton *et al.*, 1980), incrementando así la intercepción de RFA y la captura de CO₂ (Drezner, 2003), la orientación de las ramas que maximice estos procesos tendría claros beneficios en términos del crecimiento y reproducción.

JUSTIFICACIÓN

En términos generales, el patrón de distribución no aleatorio de estructuras reproductivas y vegetativas ha sido estudiado para especies extratropicales. Sin embargo, aunque escasos, otros estudios han reportado este fenómeno en especies intertropicales, al menos para el caso de estructuras reproductivas (Zavala-Hurtado *et al.*, 1998; Aguilar de la Paz y Zavala-Hurtado, 2002; Valverde *et al.*, 2006; Córdova-Acosta *et al.*, 2007; Valverde *et al.*, 2007). Observaciones personales en el campo, sugieren que *Myrtillocactus geometrizans*, una especie con distribución intertropical, también muestra evidencias que las flores, frutos y ramas muestran una orientación sureña, y de las cuales no existen estudios sobre este fenómeno. Así, el presente proyecto de tesis aborda un fenómeno no investigado anteriormente en *M. geometrizans* y del cual existen muy pocos reportes en cactáceas intertropicales.

HIPÓTESIS

Las hipótesis propuestas para explicar el fenómeno de orientación no aleatorio de estructuras reproductivas y vegetativas, reportado principalmente para cactus extratropicales, plantean que: (1) la orientación ecuatorial de yemas, flores y frutos garantiza que las condiciones de temperatura e intercepción de RFA sean

las adecuadas para su desarrollo (e.g., Ehleringer *et al.*, 1980; Nobel, 1981; Tinoco-Ojanguren y Molina-Freaner, 2000); y (2) la orientación ecuatorial de ramas maximiza la interceptación de RFA y minimiza el auto-sombreado (Geller y Nobel, 1986), factores esenciales en los procesos de crecimiento y reproducción (Drezner 2003). Con base en estos argumentos, en el presente estudio del fenómeno en *M. geometrizans* se plantearon las siguientes hipótesis específicas:

1. La producción de estructuras reproductivas (*i.e.*, yemas, flores y frutos) se concentrará en el sector sur de las ramas de individuos de *M. geometrizans* presentes en laderas con orientación norte y sur.
2. Durante la época reproductiva, la cantidad de yemas y flores que alcanzan el estadio de fruto, será mayor en el sector sur de las ramas de individuos de *M. geometrizans* presentes al pie de dos laderas con orientación norte y sur.
3. Si las características topográficas del terreno (pendiente y aspecto de la ladera), influyen en la interceptación de RFA (Nobel y Loik, 1999), esperamos diferencias en el patrón de distribución sureño de las estructuras reproductivas, así como en la cantidad de yemas y flores que alcanzan el estadio de fruto entre poblaciones en laderas con orientación norte y sur.
4. En términos de las estructuras vegetativas, esperamos que el crecimiento y número de ramas será mayor en el sector sur de los individuos de *M. geometrizans* presentes en laderas con orientación norte y sur. De igual forma, esperamos diferencias en el patrón de distribución sureño en el

crecimiento y número de ramas entre poblaciones ubicadas al pie de laderas con orientación norte y sur.

OBJETIVO GENERAL

Determinar el efecto de la orientación preferencial en la producción de estructuras reproductivas, crecimiento y número de ramas de *M. geometrizans* en laderas con orientación norte y sur en la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán, Hidalgo, México.

OBJETIVOS PARTICULARES

1. Determinar la orientación preferencial de la producción de estructuras reproductivas (yemas, flores y frutos) de *M. geometrizans* en laderas con orientación norte y sur.
2. Hacer un seguimiento del desarrollo de estructuras reproductivas para determinar la cantidad de yemas y flores que alcanzan el estadio de fruto en facetas y ramas que varían en su orientación (*i.e.*, norte, sur, este y oeste) en laderas con orientación norte y sur.
3. Determinar el crecimiento y número diferencial de ramas en individuos de *M. geometrizans* expuestas a diferentes orientaciones en laderas con orientación norte y sur.

En el sitio de estudio se desarrolla un matorral xerófilo crasicale dominado por las cactáceas *Stenocereus dumortieri* (órgano), *Myrtillocactus geometrizans* (garambullo), así como por los árboles *Prosopis laevigata* (Leguminosae) o mezquite y *Senna wislizeni* (Leguminosae). El clima es semicálido seco, con una temperatura media anual de 18° a 22°C y una precipitación pluvial anual de 427 mm (Semarnap, 1999; Jiménez-Sierra y Jiménez-González 2003; Jiménez-Sierra y Reyes-Santiago 2003). Esta localidad está constituida por una pequeña elevación con una ladera orientada al norte y otra al sur. La ladera norte presenta una inclinación de 5° y la ladera sur tiene una inclinación de 15° (Jiménez-Sierra y Jiménez-González 2003) (Figura 3 y 4).



Figura 3. Ladera norte en el sitio de estudio “La Casita”



Figura 4. Ladera sur en el sitio de estudio "La Casita"

Determinación de la orientación preferencial de estructuras reproductivas

Para determinar la orientación preferencial de las estructuras reproductivas, en cada ladera se eligieron 30 individuos al azar. Para facilidad en el muestreo, la copa de cada individuo se dividió en dos sectores, norte y sur. Dentro de cada sector se seleccionaron cuatro ramas en función de su accesibilidad, para un total de ocho ramas por individuo, las cuales fueron marcadas en marzo del 2008.

Durante la época reproductiva (principios de marzo), se determinó la orientación de cada costilla y el número de las distintas estructuras reproductivas (yemas, flores y frutos) de cada una de las ocho ramas seleccionadas. La orientación de las estructuras reproductivas fue aquella registrada para la costilla en la que están presentes. Esto se realizó utilizando una brújula Brunton. Los

datos obtenidos se analizaron con estadística circular (Zar, 1999) utilizando el programa ORIANA v.2.02a (Kovach, 2004) para determinar si existe una orientación preferencial para cada una de las estructuras reproductivas.

Seguimiento del desarrollo de las estructuras reproductivas

Para el seguimiento del desarrollo de estructuras reproductivas y la evaluación de la cantidad de yemas y flores que alcanzan la etapa de fruto, se eligieron al azar 40 individuos en la ladera norte y todos los individuos de la ladera sur ($n = 32$). La copa de cada individuo se dividió en cuatro sectores, en relación con su orientación: norte, sur, este y oeste (Figura 5). Para cada individuo se consideró sólo un sector de observación. De esta forma se cuenta con 10 individuos para cada sector en la ladera norte y 8 en la sur. Para cada sector seleccionado por individuo, se marcaron de 3 a 5 ramas accesibles y se eligió, por rama, la costilla cuyo azimut coincidiera con la orientación del sector (Figura 6). En marzo de 2008 se marcaron 10 areolas apicales reproductivas en cada costilla. A través de censos consecutivos realizados aproximadamente cada 15 días, se registró el número de estructuras reproductivas (botón, flor, fruto inmaduro y fruto maduro) presentes por areola (Figura 7). En el mes de julio se realizó el último censo. Se obtuvieron los promedios de cada una de las estructuras reproductivas por areola (10 areolas) y posteriormente por ramas (3 a 4 ramas por individuo). Con los promedios se realizó un análisis de varianza de medidas repetidas (Zar, 1999) para los efectos de ladera (*i.e.*, norte y sur) y sector (*i.e.*, norte, sur, este y oeste) como factores fijos, y tiempo (ocho censos), como factor de repetición. Previo a los análisis, los datos fueron transformados a $\log_{10}(x + 1)$ para cumplir con

los supuestos de normalidad (Sokal y Rohlf, 1981). Los análisis se realizaron con el programa NCSS (Hintze, 2001).

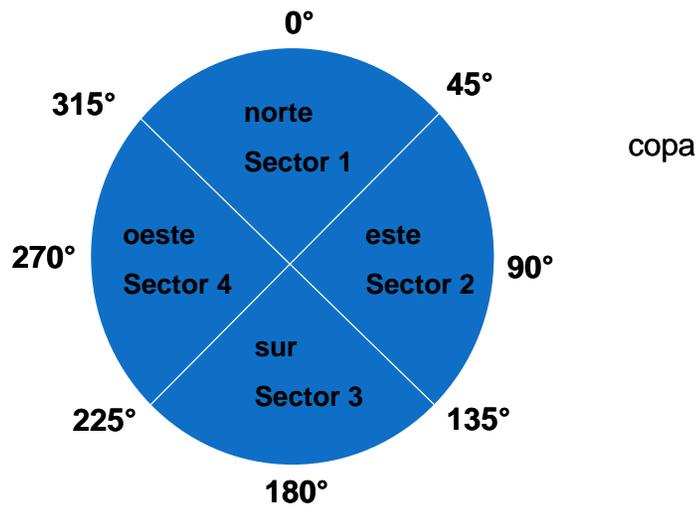


Figura 5. Esquema que muestra los sectores con diferentes orientaciones de la copa de cada individuo.

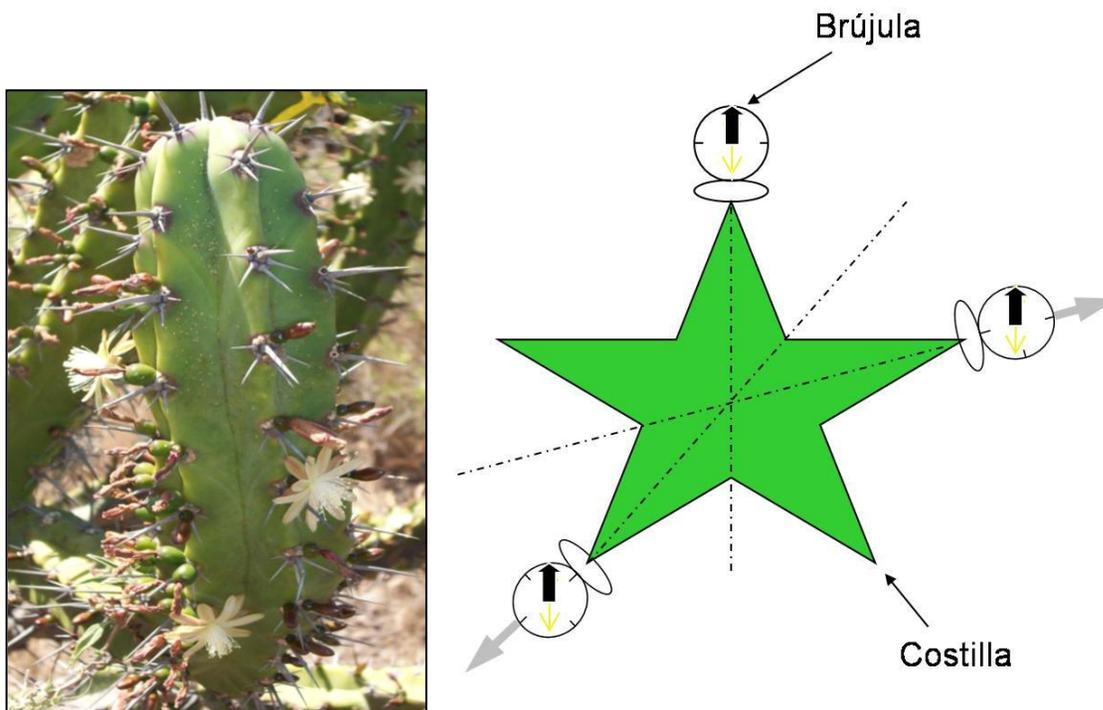


Figura 6. Esquema del registro de la orientación de cada costilla de las ramas seleccionadas para el seguimiento.

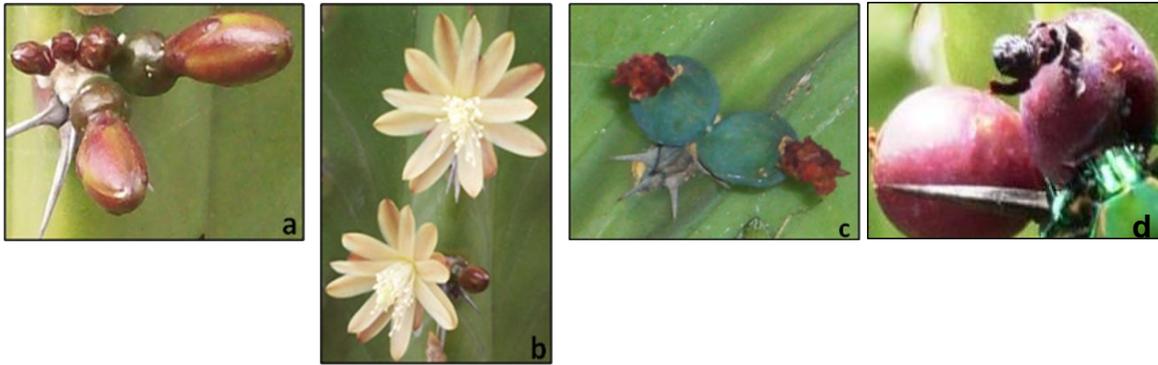


Figura 7. Distintas fases de desarrollo de las estructuras reproductivas de *Myrtillocactus geometrizans*: a) Yemas, b) Flores, c) Frutos inmaduros y d) Frutos maduros.

Determinación de la orientación y crecimiento de las ramas

Con la finalidad de obtener una descripción general de la estructura poblacional de *M. geometrizans*, en agosto del 2007 todos los individuos de las dos laderas ($n = 101$ en la ladera norte y $n = 32$ en la ladera sur) fueron censados. Para cada uno de ellos se determinó la altura, cobertura y número de ramas. Las diferencias entre laderas para cada una de estas características se analizaron con pruebas de t para dos muestras independientes (Zar, 1999) utilizando el programa NCSS (Hintze, 2001).

En Marzo de 2009 se realizó un nuevo muestreo para probar diferencias en el número de ramas entre sectores. En cada ladera se eligieron 30 individuos al azar para este propósito. Nuevamente, la copa de cada individuo se dividió en cuatro sectores, en relación con su orientación: norte, sur, este y oeste (Figura 5). Para cada individuo se consideró sólo un sector para el conteo de ramas. Se consideraron 8 individuos para el sector norte, 8 para el sector sur, 7 para el sector

este y 7 para el sector oeste ($n = 30$ individuos por ladera). Los posibles efectos de ladera y sector (factores fijos) en el número de ramas se evaluaron por medio de un análisis de varianza de dos vías. Previo a los análisis, los datos fueron transformados a $\log_{10}(x + 1)$ para cumplir con los supuestos de normalidad (Sokal y Rohlf, 1981). El análisis se realizó con el programa NCSS (Hintze, 2001).

La estimación del crecimiento de las ramas se determinó en la totalidad de los individuos presentes en cada ladera ($n = 101$ en la ladera norte y $n = 32$ en la ladera sur). Para facilitar el muestreo, la copa de cada individuo se dividió en dos sectores, norte y sur. Dentro de cada sector se seleccionaron cuatro ramas terminales en función de su accesibilidad, las cuales fueron marcadas en agosto de 2007. Para cada rama marcada se midió la longitud total y se marcó la aréola apical más cercana a la medición (Figura 8). Esto último con la finalidad de realizar la segunda medición en el mismo lugar.

En agosto de 2008 se realizó la segunda medición para estimar el crecimiento anual. Los valores de incremento fueron promediados para cada individuo y comparados entre laderas por medio de una prueba de t para dos muestras independientes. Por otro lado, los valores de incremento fueron promediados por sector y comparados dentro de individuos por medio de pruebas de t pareadas por ladera. Los análisis se realizaron con el programa NCSS (Hintze, 2001).



Figura 8. Medición de la longitud total de las ramas.

Estudio de la vegetación circundante

Debido a que la vegetación circundante podría también tener un efecto en la distribución y número de ramas (e.g., Drezner, 2003). En febrero de 2009 se realizó un estudio donde se determinó la altura, cobertura y distancia de los arbustos más cercanos a individuos de *M. geometrizans* en ambas laderas.

En el sitio dominan los arbustos *Prosopis laevigata* (mezquite) y *Senna wislizeni*, los cuales crean un ambiente adecuado en sus copas y pueden influir en el desarrollo de otras plantas. Se seleccionaron 30 individuos de *M. geometrizans* al azar en cada ladera. Para cada individuo seleccionado se registró la altura, cobertura y distancia del arbusto circundante más cercano. Las diferencias entre la altura, cobertura y distancia a los arbustos más cercanos se analizaron con

pruebas de t de dos muestras independientes. Los análisis se realizaron con el programa NCSS (Hintze, 2001).

Registro de la Temperatura y Humedad Relativa

El registro de la temperatura externa (*i.e.*, ambiental) y humedad relativa se realizó durante la época de floración y fructificación (febrero, abril y mayo del 2009). Para las mediciones de estos parámetros se utilizaron 16 dispositivos automatizados de registro de datos ambientales (HOBO[®] Modelo H08-004-02). Se seleccionaron dos individuos al azar en cada ladera. Cada individuo se dividió en cuatro sectores (norte, sur, este y oeste) y se seleccionó al azar una rama por sector. En cada rama seleccionada se colocó un HOBO, en la parte media-superior sobre el costado externo (Figura 9). Los dispositivos fueron programados para realizar las lecturas de temperatura externa y humedad relativa cada dos minutos durante tres días consecutivos. Los datos obtenidos fueron promediados y graficados en Excel.



Figura 9. Detalle de la colocación de los HOBOS.

Resultados

Orientación preferencial de estructuras reproductivas

Los análisis de la orientación de las estructuras reproductivas muestran una orientación preferencial hacia el sur tanto en la población de la ladera norte (media \pm desviación estándar: $176.99^\circ \pm 72.38$) como en la del sur ($170.08^\circ \pm 65.52$) (Tablas 1 y 2). Sin embargo, aunque sólo de 7° , la diferencia entre estas orientaciones fue significativamente diferente entre laderas (F de Watson-Williams = 23.02; $p < 0.001$).

En la población de la ladera norte destaca la baja concentración y longitud del vector medio en la distribución de yemas, en comparación con la población de la ladera sur (Tablas 1 y 2). La concentración en la distribución de la orientación de flores y frutos es alta en ambas poblaciones. Esto indica que aunque la distribución de yemas es más uniforme, las condiciones que favorecen la producción de frutos parecen estar limitadas en aquellas costillas con orientación sur (Figuras 10,11 y 12).

Tabla 1. Estadísticos circulares básicos y prueba de uniformidad de las orientaciones de las estructuras reproductivas en la ladera Norte.

Estructuras reproductivas	Estructuras reproductivas	Yemas	Flores	Frutos
Observaciones (n)	8752	3654	792	4306
Media circular (μ)	176.995°	184.502°	179.696°	175.098°
Longitud del vector medio (r)	0.45	0.151	0.631	0.672
Concentración	1.007	0.306	1.641	1.847
Varianza circular	0.55	0.849	0.369	0.328
Desviación estándar circular	72.379°	111.329°	55.01°	51.059°
Error estándar	0.909°	-----	2.001°	0.784°
Intervalo de confianza al 95%	175.212°- 178.778°	-----	175.773°- 183.619°	173.562°- 176.634
Prueba de uniformidad de Rayleigh (p)	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001

En la ladera norte se encontraron diferencias significativas en la orientación de yemas y frutos ($F = 15.32$; $p < 0.001$), así como en la orientación de frutos y flores ($F = 4.95$; $p = 0.026$) (Tabla 3). Sin embargo, no se detectaron diferencias significativas entre la orientación preferencial de yemas y flores ($F = 2.139$; $p = 0.144$). Por otro lado, en la ladera sur no se encontraron diferencias significativas en la orientación de estructuras reproductivas (Tabla 3). Esto sugiere que la orientación de estructuras reproductivas muestra menor variación y existe una orientación promedio común en la ladera sur (Figura 12; Tablas 2 y 3)

Tabla 2. Estadísticos circulares básicos y prueba de uniformidad de las orientaciones de las estructuras reproductivas en la ladera Sur.

Estructuras reproductivas	Estructuras reproductivas	Yemas	Flores	Frutos
Observaciones (<i>n</i>)	3472	1876	420	1176
Media circular (μ)	170.078°	170.747°	173.029°	168.459°
Longitud del vector medio (<i>r</i>)	0.52	0.390	0.651	0.681
Concentración	1.212	0.847	1.736	1.896
Varianza circular	0.48	0.61	0.349	0.319
Desviación estándar circular	65.521°	78.616°	53.105°	50.203°
Error estándar	1.225°	2.301°	2.63°	1.47°
Intervalo de confianza al 95%	167.677°- 172.478°	166.236°- 175.258°	167.873°- 178.185°	165.577°- 171.341°
Prueba de uniformidad de Rayleigh (<i>p</i>)	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001

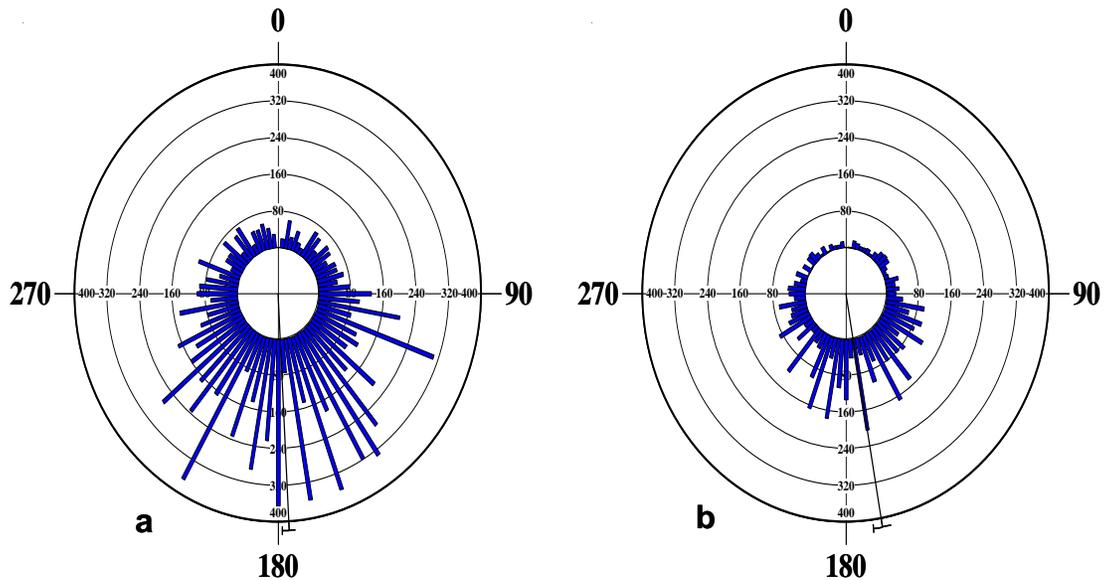


Figura 10. Distribución de frecuencias circulares de las estructuras reproductivas; a) ladera norte y b) ladera sur. La longitud de las barras indica las frecuencias de las estructuras y su dirección la orientación, cada uno de los círculos concéntricos representa un nivel de frecuencia, la línea gris indica la media circular y la roja el error estándar

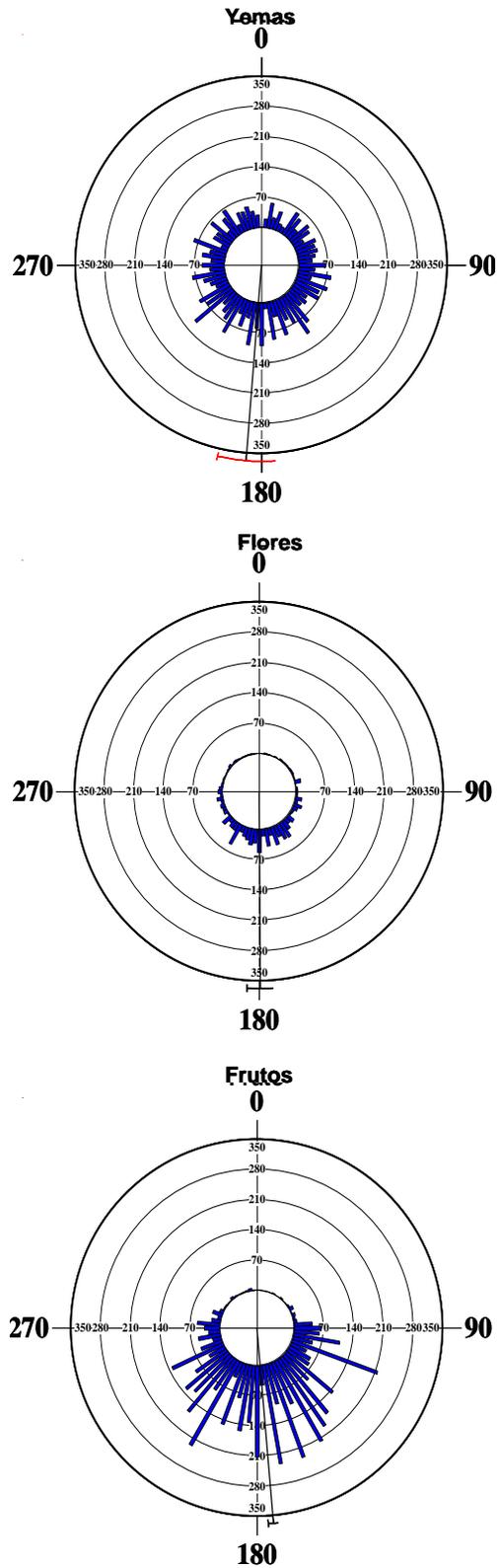


Figura 11. Distribución de frecuencias circulares de yemas, flores y frutos en la ladera norte. La longitud de las barras indica las frecuencias de las estructuras y su dirección la orientación, cada uno de los círculos concéntricos representa un nivel de frecuencia, la línea gris indica la media circular y la roja el error estándar.

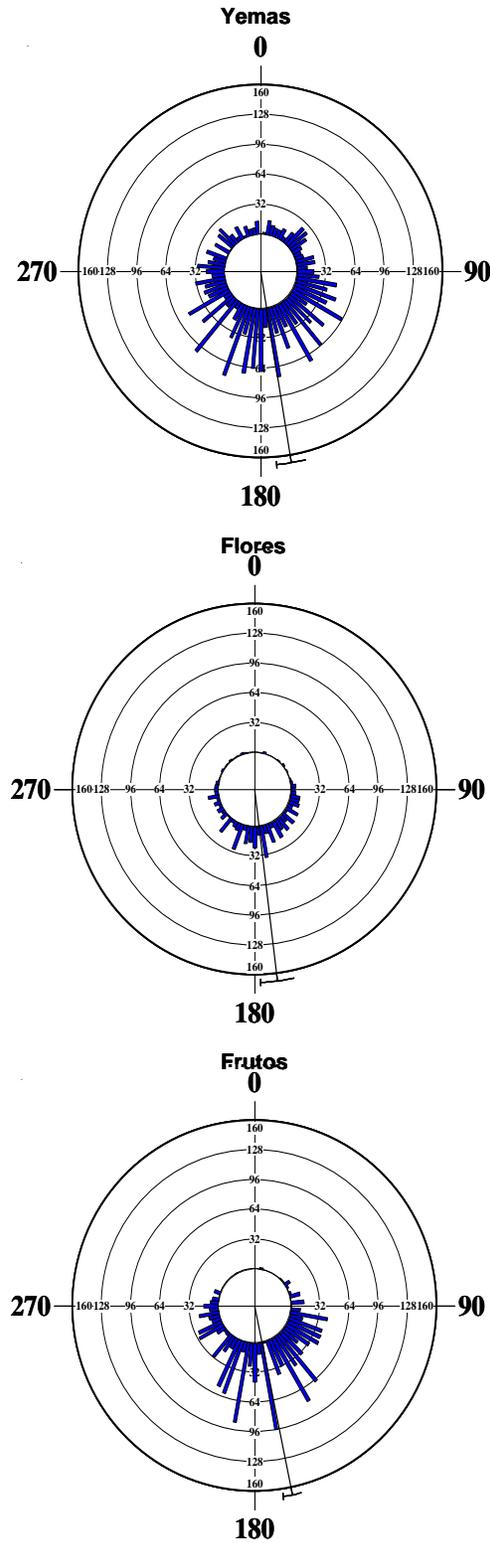


Figura 12. Distribución de frecuencias circulares de yemas, flores y frutos en la ladera sur. La longitud de las barras indica las frecuencias de las estructuras y su dirección la orientación, cada uno de los círculos concéntricos representa un nivel de frecuencia, la línea gris indica la media circular y la roja el error estándar.

Tabla 3. Pruebas de *F* de Watson-Williams para la comparación de la orientación de estructuras reproductivas entre ladera norte y sur.

Ladera norte	<i>F</i>	<i>p</i>
Yemas (n = 3654) vs Frutos (n = 4306)	15.324	< 0.001
Yemas (n = 3654) vs Flores (n = 792)	2.139	0.144
Frutos (n = 4306) vs Flores (n = 792)	4.952	0.026

Ladera sur	<i>F</i>	<i>p</i>
Yemas (n = 1876) vs Frutos (n = 1176)	0.811	0.368
Yemas (n = 420) vs Flores (n = 1876)	0.389	0.533
Frutos (n = 1176) vs Flores (n = 420)	2.382	0.123

Seguimiento del desarrollo de las estructuras reproductivas

El número promedio de yemas fue significativamente diferente entre laderas (Tabla 4). El promedio total de yemas en la ladera sur fue mayor (1.86 ± 0.16) que el de la ladera norte (1.05 ± 0.14) (Figura 13). Entre sectores, las diferencias fueron menos evidentes aunque significativas (Tabla 4). Los sectores sur (2.21 ± 0.21) y norte (1.61 ± 0.21) presentaron un promedio significativamente mayor que el sector este (0.95 ± 0.21), pero el sector oeste (1.06 ± 0.21) no difiere de ninguno de ellos (Figura 14). Las interacciones ladera x tiempo y sector x tiempo fueron significativas (Tabla 4). En ambos casos, reflejando el hecho de que al final de la época reproductiva la producción de yemas disminuye y tiende a cero entre laderas y sectores (Figura 15 y 16). Como era de esperarse, el factor tiempo fue significativo, indicando un cambio en la producción de yemas durante los ocho censos.

Tabla 4. Resultados del análisis de varianza de medidas repetidas de la producción promedio total de yemas entre laderas y sectores en el tiempo.

	g.l.	F	p
Ladera	1	14.04	0.0003
Sector	3	2.87	0.0433
Ladera x Sector	3	0.86	0.4676
Tiempo	7	330.40	< 0.0001
Ladera x Tiempo	7	9.55	0.0029
Sector x Tiempo	21	3.56	0.0189
Ladera x Sector x Tiempo	21	1.25	0.2982

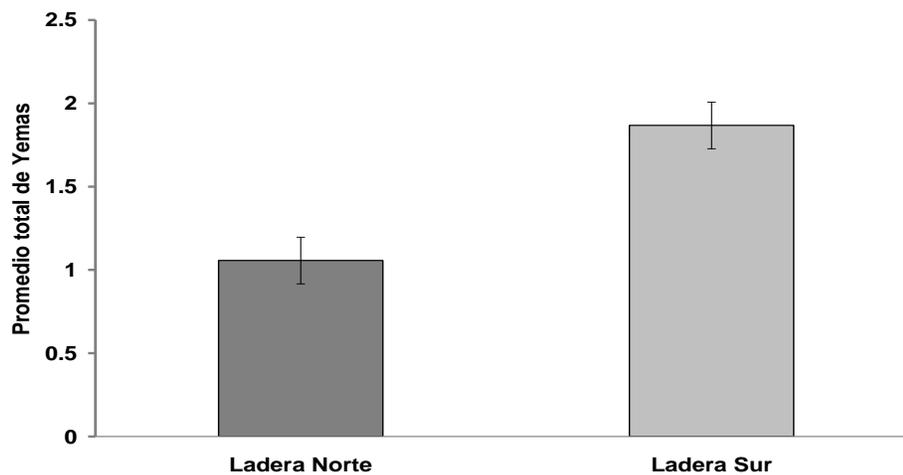


Figura 13. Promedio total de yemas/rama en ladera norte y ladera sur. Las barras representan ± 1 error estándar.

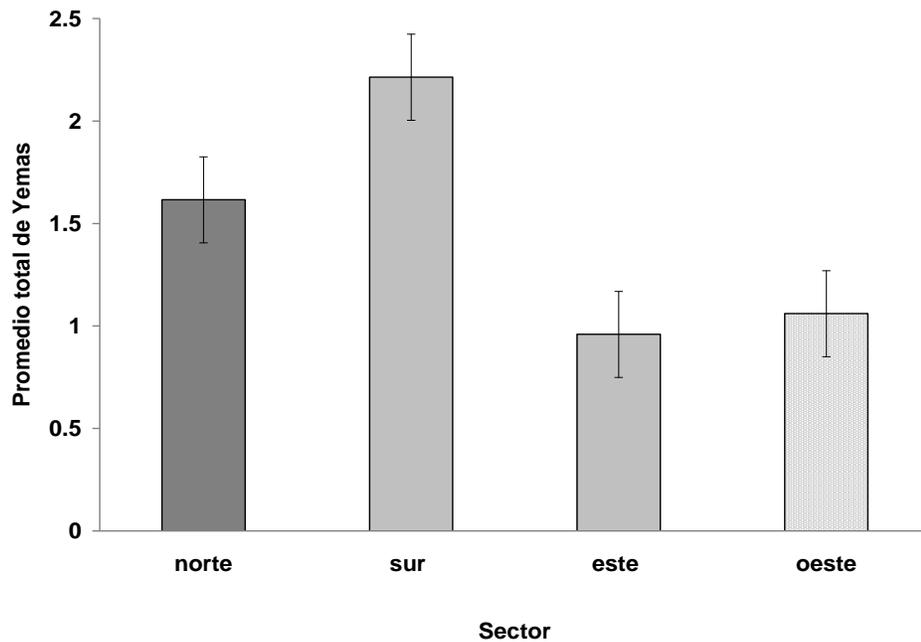


Figura 14. Promedio total de yemas/ramas por sectores. Las barras representan ± 1 error estándar.

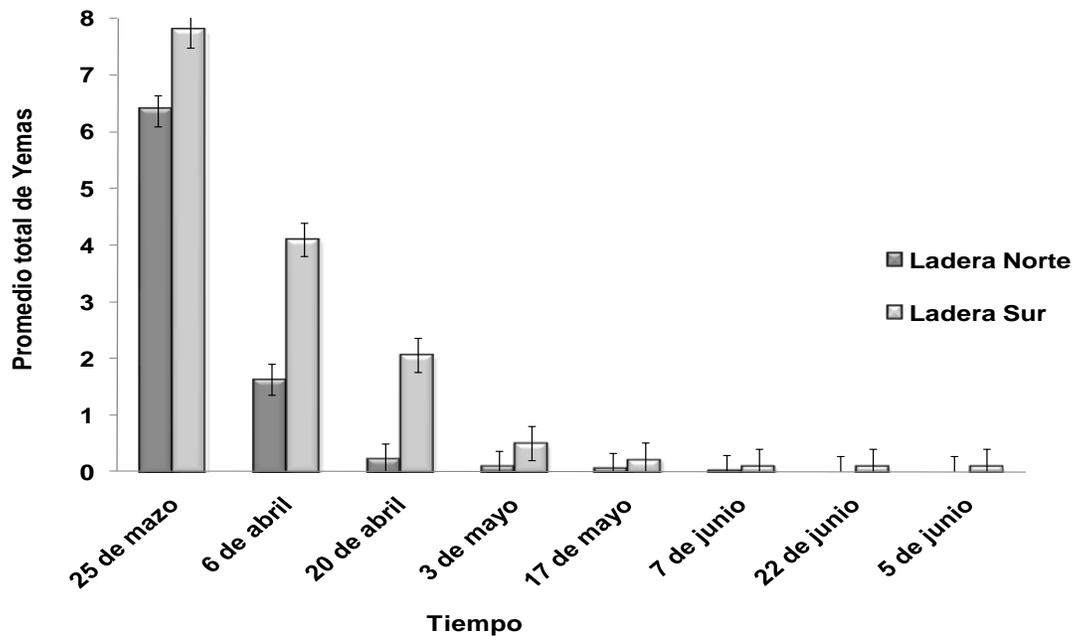


Figura 15. Cambio en el promedio total de yemas por ladera en el tiempo. Las barras representan ± 1 error estándar.

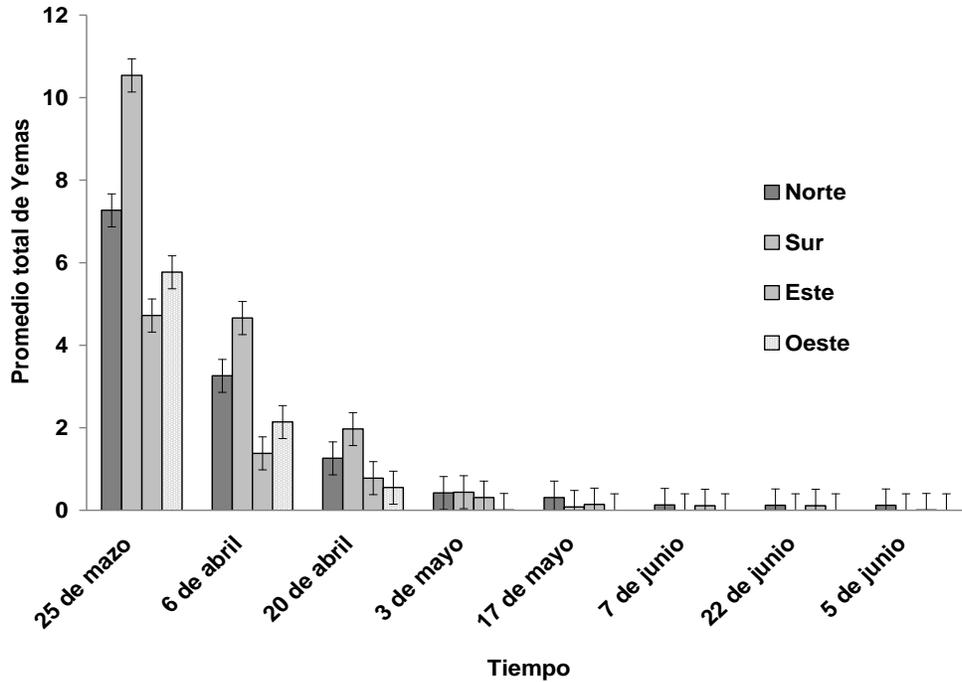


Figura 16. Cambio en el promedio total de yemas en cada sector en el tiempo. Las barras representan ± 1 error estándar.

La producción promedio total de flores en la ladera sur fue significativamente mayor (0.79 ± 0.006) que en la ladera norte (0.45 ± 0.005) (Tabla 6; Figura 17). Entre sectores, el sector sur mostró un promedio total de flores significativamente mayor (1.41 ± 0.008) que el resto (Tabla 6; Figura 18). La interacción ladera x sector fue significativa (Tabla 5) debido a que el promedio total de flores en el sector sur de la ladera norte fue menor respecto al de la ladera sur (Figura 19). El factor tiempo fue significativo, indicando un cambio en la producción de flores durante los ocho censos (Tabla 5). Las interacciones ladera x tiempo y sector x tiempo fueron significativas (Tabla 5). En ambos casos, reflejando el hecho de que al final de la época reproductiva la producción de flores disminuye y tiende a cero en laderas y sectores (Figura 20 y 21). La interacción

significativa ladera x sector x tiempo refleja que la interacción ladera x sector varía en el tiempo (Tabla 5).

Tabla 5. Resultados del análisis de varianza de medidas repetidas de la producción promedio total de flores entre laderas y sectores en el tiempo.

	g.l.	F	p
Ladera	1	21.75	< 0.0001
Sector	3	47.39	< 0.0001
Ladera x Sector	3	8,12	< 0.0001
Tiempo	7	93.89	< 0.0001
Ladera x Tiempo	7	5.38	0.0235
Sector x Tiempo	21	7.91	0.0001
Ladera x Sector x Tiempo	21	3.04	0.0352

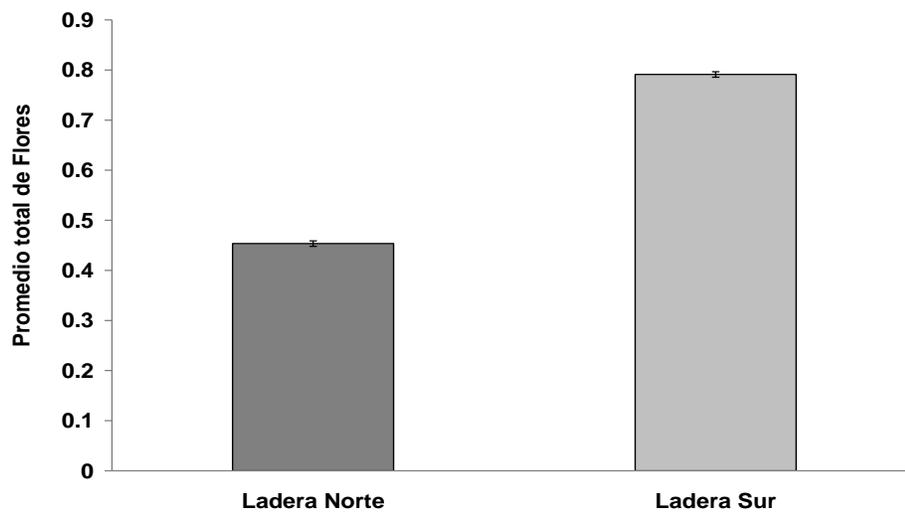


Figura 17. Promedio total de flores/rama en la ladera norte y sur. Las barras representan \pm 1 error estándar.

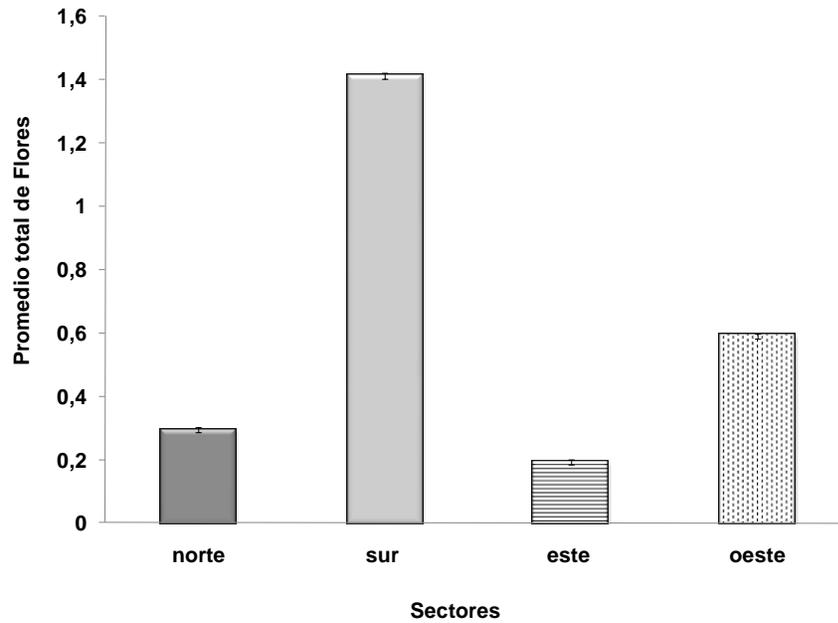


Figura 18. Promedio total de flores/rama por sectores. Las barras representan ± 1 error estándar.

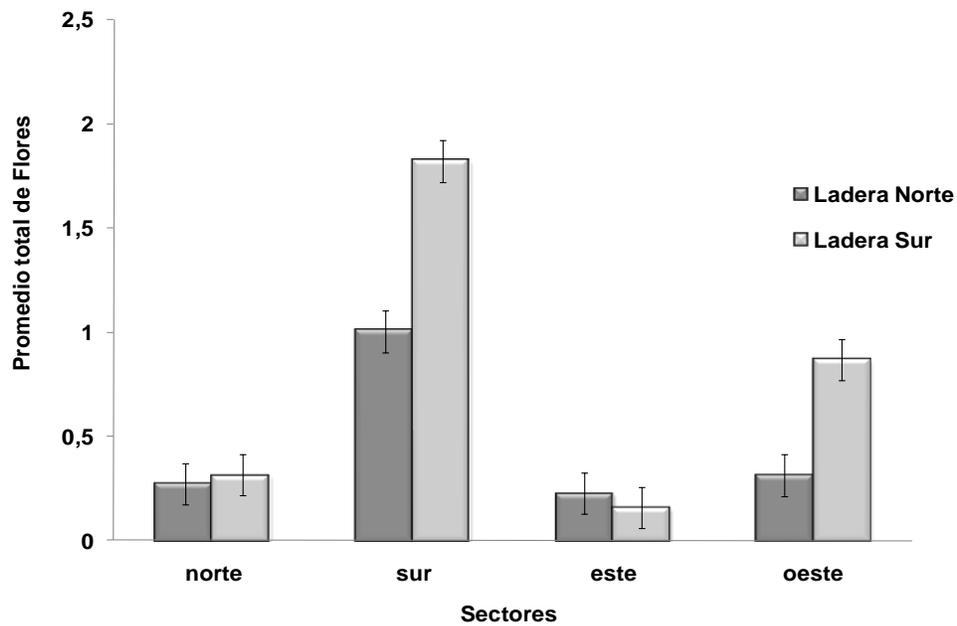


Figura 19. Promedio total de flores/rama por sector entre laderas norte y sur. Las barras representan ± 1 error estándar.

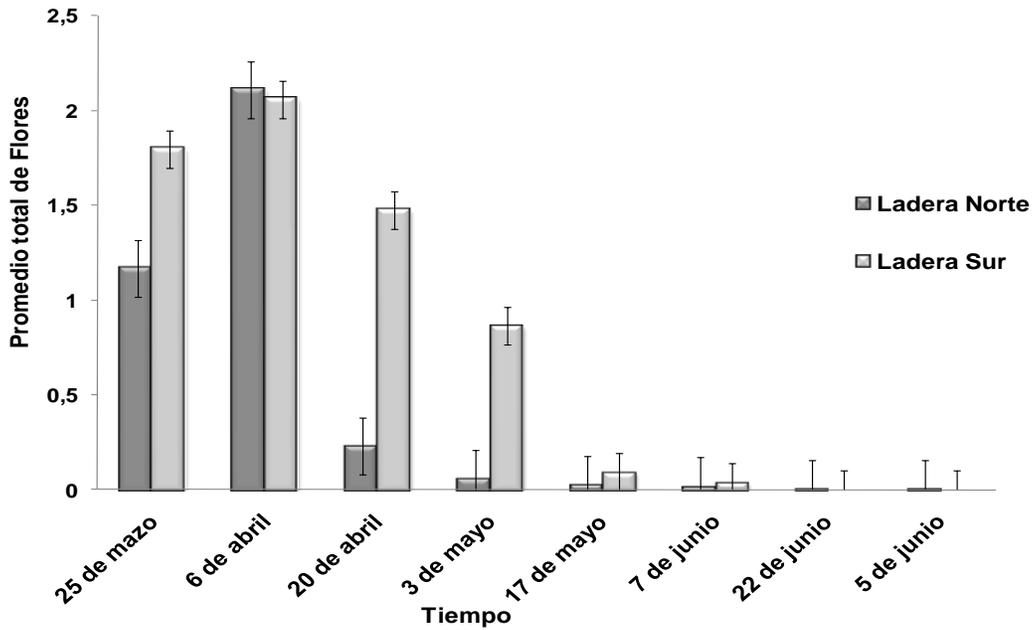


Figura 20. Cambio en el promedio total de flores de cada ladera en el tiempo. Las barras representan ± 1 error estándar.

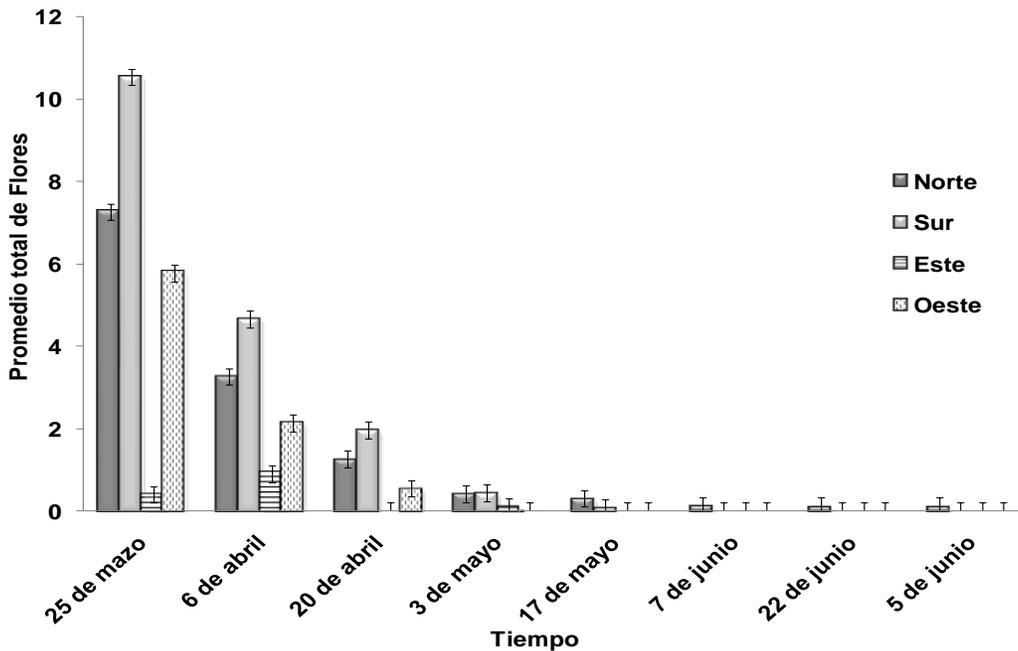


Figura 21. Cambio en el promedio total de flores de cada sector en el tiempo. Las barras representan ± 1 error estándar.

El promedio total de frutos producidos no fue significativamente diferente entre ladera norte (10.17 ± 0.73) y sur (13.12 ± 0.73) (Tabla 6; Figura 22). Sin embargo, se detectaron diferencias significativas entre sectores (Tabla 6; Figura 23). El sector sur presentó el mayor promedio total de frutos (21.75 ± 0.97) (Figura 24). La interacción ladera x sector fue significativa (Tabla 6; Figura 24). Lo anterior refleja el hecho de que la producción de frutos del sector sur fue mayor en la ladera sur con respecto a la ladera norte (Figura 24). El factor tiempo fue significativo, indicando un cambio en la producción de frutos durante los ocho censos (Tabla 6). La interacción sector x tiempo también fue significativa (Tabla 6), indicando que en el sector sur el incremento en la producción de frutos es mayor, en comparación con los otros sectores (Figura 25).

Tabla 6. Resultados del análisis de varianza de medidas repetidas de la producción promedio total de frutos entre laderas y sectores en el tiempo.

	g.l.	F	p
Ladera	1	2.13	0.1495
Sector	3	35.48	< 0.0001
Ladera x Sector	3	8,71	< 0.0001
Tiempo	7	15.47	0.0002
Ladera x Tiempo	7	1.50	0.2258
Sector x Tiempo	21	8.20	0.0001
Ladera x Sector x Tiempo	21	2.27	0.0887

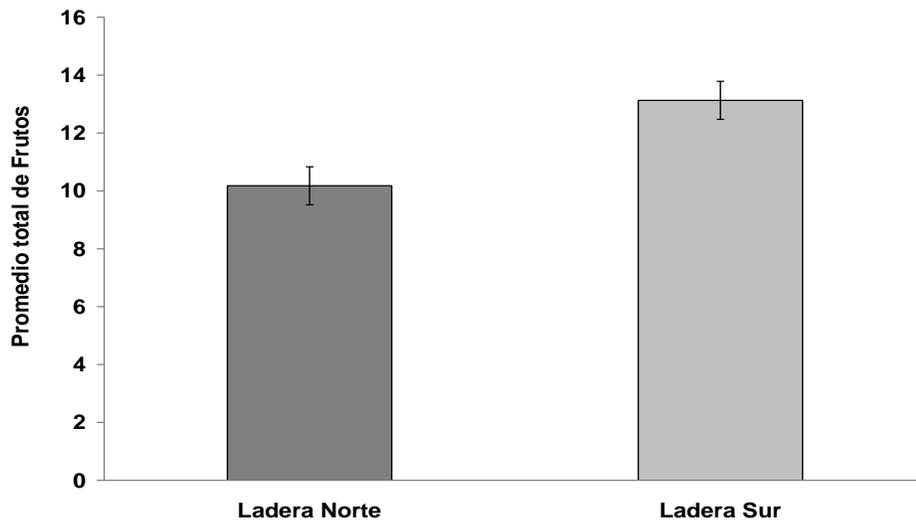


Figura 22. Promedio total de frutos/rama en la ladera norte y sur. Las barras representan ± 1 error estándar.

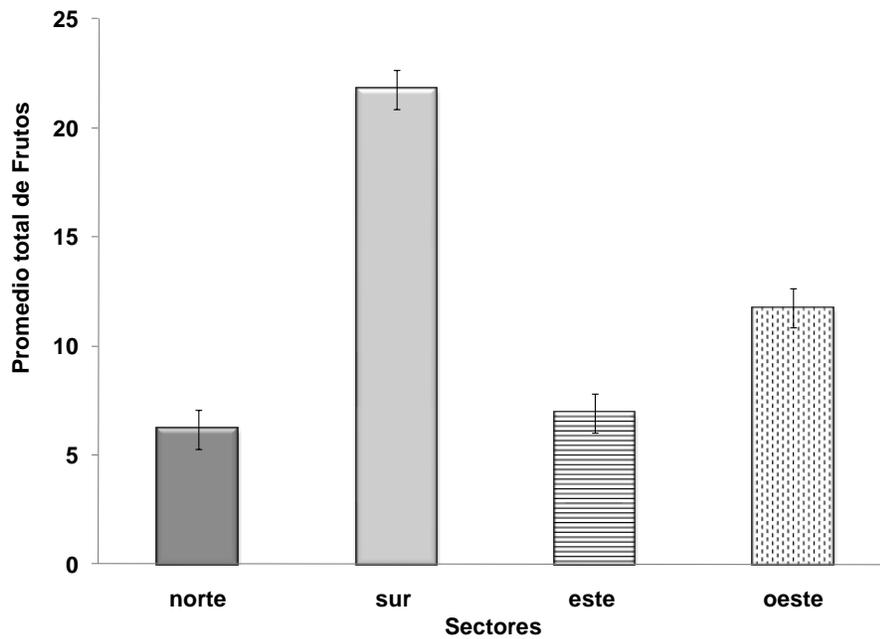


Figura 23. Promedio total de frutos/rama por sectores. Las barras representan ± 1 error estándar.

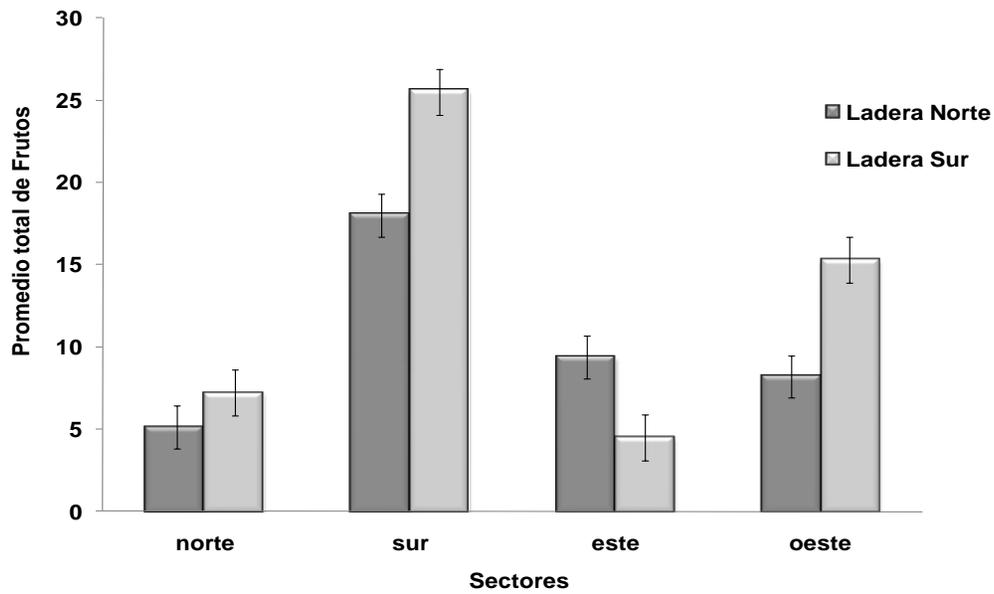


Figura 24. Promedio total de frutos por sector entre laderas norte y sur. Las barras representan ± 1 error estándar.

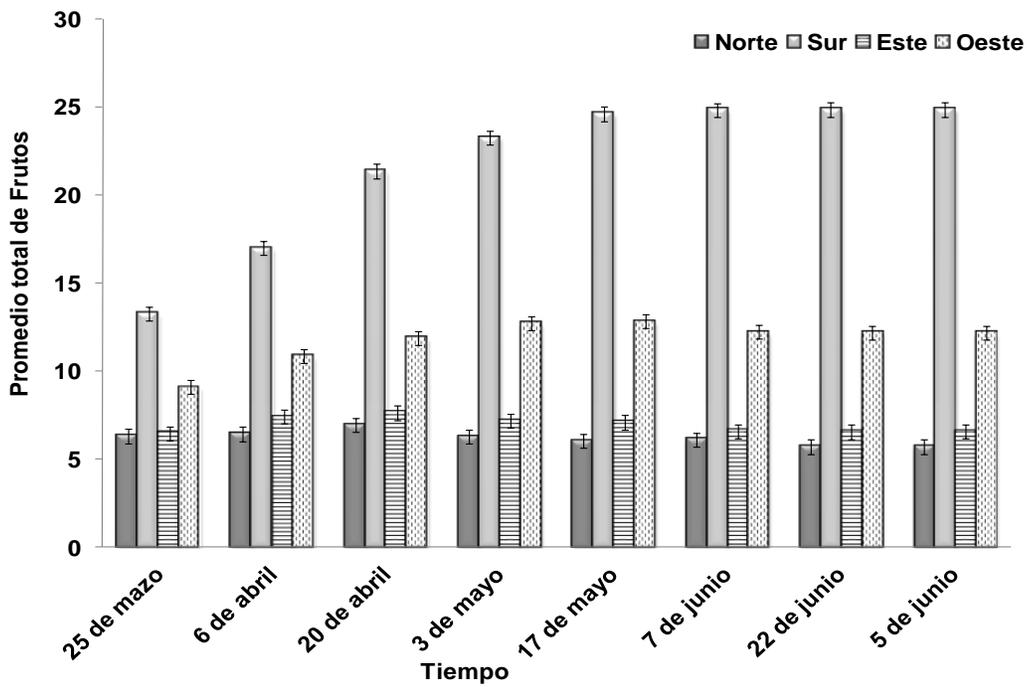


Figura 25. Cambio en el promedio total de frutos de cada sector en el tiempo. Las barras representan ± 1 error estándar.

Estructura poblacional y orientación de las ramas entre laderas

La altura promedio de los individuos no difiere entre laderas ($t = 0.848$, $p = 0.397$; media \pm EE; 1.79 ± 0.41 m y 1.72 ± 0.73 m, en la ladera norte y sur, respectivamente). Sin embargo se detectaron diferencias significativas en la cobertura promedio de los individuos entre laderas ($t = 2.269$; $p = 0.024$). Los individuos de la ladera norte presentan copas más amplias (2.42 ± 0.22 m²) que los individuos de la ladera sur (1.61 ± 0.22 m²). Además se encontraron diferencias significativas en el número total de ramas por individuo entre laderas ($t = 2.10$; $p = 0.037$). Los individuos en la ladera norte tienen un promedio de 85.07 ± 8.2 ramas totales, mientras que en la ladera sur el promedio es de 52.18 ± 5.2 ramas totales.

El análisis de varianza de dos vías confirmó que los individuos de la ladera norte presentan significativamente más ramas (Tablas 7 y 8). El mismo análisis reveló que el número promedio de ramas entre sectores fue significativamente diferente (Tablas 7 y 8). El número promedio de ramas en el sector sur fue significativamente mayor que en el sector norte (Tabla 8). Sin embargo, los sectores este y oeste, con valores intermedios no difieren significativamente de aquellos de los sectores norte y sur (Tabla 8). La interacción ladera x sector, por otro lado, no resultó significativa (Tabla 7).

Tabla 7. Resultados del análisis de varianza de dos vías del número de ramas entre laderas y sectores.

	g.l.	F	p
Ladera	1	109.30	0.0000
Sector	3	3.99	0.0124
Ladera x Sector	3	0.88	0.4577

Tabla 8. Número promedio de ramas (\pm e.e.) por sector y ladera.

Ladera			
Sector	norte	sur	Promedio por sector
norte	35.87 \pm 5.17	12.00 \pm 5.17	23.93 \pm 3.65
sur	63.75 \pm 5.17	17.62 \pm 5.17	40.68 \pm 3.65
este	59.42 \pm 5.52	14.57 \pm 5.52	37.00 \pm 3.90
oeste	38.71 \pm 5.52	17.14 \pm 5.52	27.92 \pm 3.90
Promedio por ladera	49.46 \pm 2.67	15.3 \pm 2.67	

Determinación del crecimiento de las ramas

El crecimiento anual de las ramas fue significativamente diferente entre laderas ($t = 14.93$, $p < 0.001$). El incremento promedio anual de las ramas registrado en la ladera sur, fue cerca de 5 veces mayor que el registrado en la ladera norte (4.74 ± 0.37 cm y 1.03 ± 0.01 cm, respectivamente). Sin embargo, pruebas de t pareadas no revelaron diferencias en el crecimiento entre sectores norte y sur dentro de individuos en ninguna de las laderas (Tabla 9).

Tabla 9. Pruebas de *t*-pareadas para la comparación del crecimiento de las ramas entre sectores (norte y sur) dentro de individuos en la ladera norte y sur.

	Sector norte	Sector sur	<i>t</i> -pareada	<i>p</i>
Ladera norte	1.04 ± 0.01	1.02 ± 0.11	0.15	0.8700
Ladera sur	4.90 ± 0.44	4.58 ± 0.60	0.62	0.5300

Vegetación circundante

La distancia promedio entre *M. geometrizans* y el arbusto más cercano no difiere entre laderas ($t = 0.050$; $p = 0.9602$). Sin embargo, la altura y cobertura de los arbustos más cercanos a individuos de *M. geometrizans* difiere significativamente entre laderas (Tabla 10). En la ladera norte, los arbustos más cercanos son más altos y presentan coberturas más amplias, en comparación con aquellos de la ladera sur (Tabla 10).

Tabla 10. Promedio de la altura y cobertura de los arbustos circundantes más cercanos a 30 individuos de *M. geometrizans*, elegidos al azar, en ambas laderas.

	Ladera		<i>t</i>	<i>p</i>
	norte	sur		
Altura	3.10 ± 0.88 m	1.78 ± 0.14 m	3.84	0.0006
Cobertura	7.54 ± 0.88 m ²	3.83 ± 0.14 m ²	2.56	0.0161

Registro de la Temperatura y Humedad Relativa

La temperatura externa y humedad relativa se registró en los meses de febrero, abril y mayo del 2009, coincidiendo con las épocas de producción de yemas, flores y frutos, respectivamente. Durante los tres periodos de medición, las temperaturas externas más altas se registraron en el sector sur en ambas laderas (Tabla 11). Sin embargo, entre laderas, el sector sur de la ladera sur presentó temperaturas externas ligeramente más altas (Tabla 11). Contrariamente, las temperaturas externas en el sector norte fueron consistentemente las más bajas en ambas laderas (Tabla 11), aunque ligeramente más bajas en la ladera norte (Tabla 11). Las temperaturas externas promedio de los sectores este y oeste presentaron valores intermedios en ambas laderas (Tabla 11). En los gráficos de la marcha de temperatura externa promedio del Anexo 1, se aprecia que las diferencias entre sectores son más notables durante los meses de febrero y mayo, particularmente en la ladera sur (Figuras A1-A3).

Los valores promedio de humedad relativa más bajos se registraron en el sector norte durante los tres periodos de medición, particularmente en la ladera norte (Tabla 12). Por el contrario, en los sectores sur, este y oeste se registraron los valores promedio más altos, particularmente en el sector sur y este durante el mes de mayo en la ladera norte (Tabla 12). En los gráficos de la marcha de humedad relativa promedio del Anexo 1, se aprecia que las diferencias entre sectores y laderas son más notables durante los meses de febrero y abril (Figuras A4-A6). Sin embargo, las menores diferencias entre sectores se registraron en la ladera sur en el mes de mayo (Figuras A6).

Tabla 11. Temperaturas externas ($^{\circ}$ C; media \pm 1 E.E.) registradas en los cuatro sectores (*i.e.* norte, sur, este y oeste) en la ladera norte y sur en febrero, abril y mayo.

	Febrero		Abril		Mayo	
	Ladera		Ladera		Ladera	
	norte	sur	norte	sur	norte	sur
norte	15.34 \pm 1.10	16.93 \pm 1.44	16.78 \pm 1.22	17.25 \pm 1.45	15.23 \pm 0.65	17.92 \pm 0.97
sur	19.16 \pm 1.19	20.59 \pm 1.41	18.72 \pm 1.39	19.05 \pm 1.61	18.81 \pm 0.74	19.43 \pm 1.55
este	16.52 \pm 1.23	18.67 \pm 1.55	17.48 \pm 1.36	19.43 \pm 1.55	16.64 \pm 0.77	17.55 \pm 0.97
oeste	16.68 \pm 1.31	18.40 \pm 1.51	16.98 \pm 1.28	18.28 \pm 1.53	16.57 \pm 0.70	17.49 \pm 0.91

Tabla 12. Humedad relativa (%; media \pm 1 E.E.) registradas en los cuatro sectores (*i.e.* norte, sur, este y oeste) en la ladera norte y sur en febrero, abril y mayo.

	Febrero		Abril		Mayo	
	Ladera		Ladera		Ladera	
	norte	sur	norte	sur	norte	sur
norte	41.76 \pm 2.35	42.16 \pm 3.20	39.69 \pm 2.21	47.27 \pm 3.76	54.29 \pm 2.15	74.46 \pm 4.45
sur	55.56 \pm 4.81	52.69 \pm 4.58	58.92 \pm 4.72	57.07 \pm 4.86	79.76 \pm 3.77	76.59 \pm 4.65
este	53.79 \pm 4.18	53.09 \pm 4.50	57.06 \pm 4.83	56.42 \pm 4.87	79.79 \pm 3.81	77.07 \pm 4.47
oeste	53.95 \pm 4.51	51.70 \pm 4.34	57.23 \pm 4.85	55.87 \pm 4.89	67.52 \pm 3.59	75.26 \pm 4.37

DISCUSION

Orientación preferencial de estructuras reproductivas en *M. geometrizans*

Las estructuras reproductivas de *M. geometrizans* en ambas poblaciones tienen una orientación preferencial hacia el sur, en donde se presentan las temperaturas más altas al igual que los valores más altos de humedad relativa. A pesar de esta marcada orientación sureña, la distribución de las yemas es más uniforme y muestran una concentración menor. Dicho patrón fue más evidente en la población de la ladera norte. Las flores y frutos, mostraron una clara orientación hacia el sur y una alta concentración en ambas poblaciones. Este patrón podría deberse a las condiciones óptimas de temperatura en el sur, así como a otros factores. Diversos estudios sobre cactáceas proponen que la orientación hacia el sur garantiza las temperaturas óptimas para el desarrollo de los meristemas florales y para el crecimiento de estructuras vegetativas de la planta (tallos y ramas) (Ehleringer *et al.*, 1980; Nobel, 1981; Tinoco-Ojanguren y Molina Freaner, 2000). Si bien *M. geometrizans* es un cacto con distribución intertropical, la orientación preferencial de sus estructuras reproductivas hacia el Ecuador es similar al los reportados en otras especies de cactos extratropicales. Con base en esta información, se puede argumentar que las hipótesis propuestas para explicar este patrón también podrían ser invocadas para explicar el caso de *M. geometrizans*. En particular, Tinoco-Ojanguren y Molina-Freaner (2000) han propuesto que la intercepción de radiación fotosintéticamente activa (RFA) es el factor responsable de la orientación de las flores en *Pachycereus pringlei*, suponiendo que la ganancia de carbono difiere entre costillas con diferente azimut y que no existe translocación entre ellas. También proponen que si la inducción de

las areolas para la producción de flores depende de la acumulación de carbohidratos, aquellas areolas con la orientación hacia el sur serán las únicas capaces de acumular suficientes carbohidratos que permitan la producción de flores. Lo mismo pasa para especies como *Carnegiea gigantea* que se distribuye en el Hemisferio Norte y para *Copiapoa* spp. y *Trichocereus* spp. que se distribuyen en el Hemisferio Sur. En ambos casos, el incremento en las temperaturas alcanzadas por la orientación ecuatorial mejora el desarrollo de las estructuras reproductivas y por lo tanto favorece la actividad meristemática (Nobel, 1981). De esta manera la orientación preferencial de estructuras reproductivas en cactáceas ha sido interpretada como una adaptación de dichas plantas al aumento considerable de la temperatura e intercepción de RFA en los meristemas florales, provocando un incremento en la producción y desarrollo de estructuras reproductivas (Ehleringer *et al.*, 1980; Yeaton *et al.*, 1980; Geller y Nobel, 1986).

Desarrollo diferencial de las estructuras reproductivas en *M. geometrizans*

En la ladera sur se presentó mayor producción de yemas que en la ladera norte. Entre sectores, el sector sur mostró el mayor promedio total, pero no fue diferente estadísticamente a los sectores norte y oeste, siendo sólo diferente al sector este. Sin embargo este resultado coincide con la orientación de las yemas ya que éstas se distribuyen más uniformemente. Aunque durante las ocho fechas de seguimiento la mayor producción promedio total de yemas se presentó en la ladera sur y en el sector sur, las interacciones ladera x tiempo y sector x tiempo fueron significativas. En ambos casos se refleja el hecho de que, conforme avanza la temporada, la producción de yemas disminuye progresivamente. De esta forma,

al final de la época reproductiva la producción de yemas tiende a cero entre laderas y sectores.

Durante los seguimientos, la mayor producción de flores se presentó en la ladera sur. A diferencia de las yemas, cuya producción se distribuyó más uniformemente entre sectores, en el sector sur se registró la mayor cantidad de flores. Esto concuerda con los resultados obtenidos en el estudio de orientación, en el cual se encontró que las flores presentan una distribución preferencial hacia el sur y en el que se registró la mayor temperatura y humedad relativa en la época de floración. Sin embargo, el promedio total de flores producidas en el sector sur de la ladera sur fue mayor que el de la ladera norte. Nuevamente, las interacciones ladera x tiempo y sector x tiempo fueron significativas. Al igual que en caso de las yemas, la producción de flores disminuye progresivamente y al final de la época reproductiva, la presencia de flores es casi nula, independientemente de la laderas o sector.

Contrariamente a las diferencias en la producción de yemas y flores entre laderas, la producción de frutos no fue diferente entre laderas, no obstante que su producción continúa concentrándose en los sectores sur de las ramas. Esto significa que no existe un efecto de la ladera sobre el número de frutos producidos. Aunque la orientación sureña de las estructuras reproductivas difiere significativamente entre laderas, la diferencia de poco menos de 7° podría representar un ajuste mínimo que garantiza el régimen óptimo de radiación e intercepción de RFA para el desarrollo y maduración de los frutos. Esto también es

consistente con el hecho de que no se detectó una interacción significativa ladera x tiempo y ladera x sector x tiempo. En este sentido, Zavala-Hurtado y colaboradores (1998) han sugerido que en *Cephalocereus columna-trajani*, las variaciones en la orientación del pseudocefalio (región de areolas floríferas cubiertas por pelo, Gibson y Nobel, 1986) permiten un ajuste fino del ambiente térmico y de radiación que experimentan las plantas.

La distribución y producción no aleatoria de estructuras reproductivas en *M. geometrizans* también han sido reportadas para otras cactáceas. Inclusive, los reportes de este patrón incluyen a especies cuya producción de estructuras reproductivas es apical, subapical, lateral y/o dentro de un cefalio o pseudocefalio (Gibson y Nobel 1986). Así, por ejemplo, en algunas especies con floración apical, las flores se producen en costillas con orientación este y sureste como es el caso de *Carnegiea gigantea* (Johnson, 1924). En otras especies como *Pachycereus pringlei*, con floración subapical lateral, las flores están presentes en las costillas con azimut este, sur y oeste, es decir, están presentes principalmente en la cara del tallo que recibe mayor RFA (Tinoco-Ojanguren y Molina-Freaner, 2000). Es de destacar que en esta tesis se reporta el primer estudio sobre este fenómeno en *M. geometrizans*.

No obstante, otros factores además de la temperatura e intercepción de radiación solar, pueden influir en el desarrollo diferencial de flores y frutos con distinta orientación en *M. geometrizans*. Atributos florales tales como la forma, el tamaño y la cantidad de recompensa, que influyen en la polinización, podrían

variar con la orientación y, por lo tanto, afectar el éxito en la producción de frutos. Para algunas especies, por ejemplo, la orientación de las estructuras reproductivas también puede estar relacionada con la atracción de los polinizadores (Patiño *et al.*, 2002). Ushimaru *et al.* (2006) subrayan que la orientación de las flores es otro de los atributos involucrados en la atracción de polinizadores, y por lo mismo, sujeto a evolución por selección natural. Los mismos autores mencionan que la orientación de las flores incluye dos dimensiones: 1) ángulo de la flor (*i.e.*, arriba, abajo, vertical o inclinada) y 2) dirección de las flores (*i.e.* norte, sur, este y oeste). Ambos componentes de la orientación de las flores podrían haber evolucionado bajo la presión de la selección de los polinizadores o en virtud de la selección natural debido a los factores ambientales abióticos, tales como la lluvia y la temperatura (ver Ushimaru *et al.*, 2006). En algunas especies, el ángulo y la dirección de las flores están estrechamente relacionados con la temperatura, ya que un aumento en la temperatura interna de la flor favorece una mayor producción de néctar y polen, promoviendo mayor atracción de polinizadores (Hocking y Sharplin, 1965; Kevan, 1972, 1975; Kudo, 1995; Patino *et al.* 2002; Galen y Stanton, 2003). Así, la orientación puede afectar la atracción de los polinizadores y, por lo tanto, reducir o aumentar el atractivo de una flor (Dafni, 1994; Ushimaru *et al.* 2006). Así también, la maduración de los órganos reproductores masculinos y femeninos se acelera con el aumento de la temperatura (Percival, 1955; Young, 1984; Van Herpen, 1986; Murcia, 1990; Thomson y Thomson, 1992, Totland, 1996). Futuros estudio deberán avocarse a explorar si estos factores están involucrados en el fenómeno de orientación preferencial observado en *M. geometrizans*.

Orientación y crecimiento de las ramas en *M. geometrizans*

En este estudio no se detectaron diferencias significativas en el crecimiento de las ramas entre sectores (*i.e.*, norte y sur) dentro de individuos, pero sí entre laderas. En la ladera sur se detectó el mayor incremento en longitud. Este resultado es razonable si consideramos el efecto de ladera, es decir, los individuos de la ladera sur reciben mayor radiación solar debido al ángulo y trayectoria del sol en este hemisferio (Geller y Nobel, 1986). Sin embargo, esto es contradictorio si consideramos que los individuos en la ladera norte están más expuestos al efecto de sombreado por la mayor altura y cobertura de la vegetación circundante. Algunas hipótesis plantean que la competencia por luz que enfrentan las cactáceas con otros arbustos genera respuestas tales como el aumento de la tasa de crecimiento para disminuir el tiempo que están sombreadas, y así poder maximizar la eficiencia en la intercepción de RFA (Gibson y Nobel, 1986). Sin embargo, las copas de los individuos que se encuentran en la ladera norte son más amplias y presentan mayor número de ramas que los individuos que se encuentran en la ladera sur. Estas diferencias notables en la arquitectura de *M. geometrizans* entre laderas podrían ser la explicación. La respuesta de los individuos en la ladera norte, ante estas condiciones, parece ser el aumento en la producción de ramas más que el incremento en la longitud de las mismas. Si el presupuesto energético está limitado, las tasas de crecimiento apical de las ramas disminuyen en la medida que la asignación de la energía es destinada a la producción de ramas (Steenbergh y Lowe, 1983). Así también, esto explicaría la mayor cobertura alcanzada por los individuos en la ladera norte. El sombreado determinado por la vegetación circundante afecta la dirección y la incidencia máxima del RFA (Cody,

1986; Nobel, 1986). Si las ramas aumentan la superficie de exposición (Yeaton *et al.*, 1980), un aumento en el número de ramas resultaría en un incremento en la intercepción de RFA y captura de CO₂ (Drezner, 2003). Otra explicación podría ser aquella propuesta por Yeaton *et al.* (1980) en su estudio de dos poblaciones de saguaro, *Carnegiea gigantea*, habitando los ambientes extremos de un gradiente de humedad. Ellos encontraron que en el ambiente más xérico, los individuos careciendo de ramas eran más frecuentes en contraste con el sitio más mésico, en donde los individuos altamente ramificados fueron comunes. Los autores proponen que el hábito “ramoso” es una adaptación para incrementar el potencial reproductivo en los sitios más húmedos, mientras que el hábito no ramificado representa una adaptación que reduce la superficie del tallo expuesta a pérdida de agua por transpiración (Yeaton *et al.*, 1980). Si consideramos que, en el Hemisferio Norte las laderas con exposición norte son más mésicas en comparación con aquellas de exposición sur (Valverde, 2002), estas hipótesis también podrían ser una explicación al patrón detectado en este estudio.

La orientación de las superficies fotosintéticas afecta la intercepción de RFA y, por lo tanto, influye en la captura de CO₂ (Gary *et al.*, 1987). En el caso de las cactáceas, las superficies fotosintéticas están limitadas a los tallos, ramas o cladodios. Así, la orientación preferencial de tallos o ramas en cactáceas, constituye un rasgo que permite maximizar la intercepción de RFA y mejorar la captura de CO₂ (Geller y Nobel, 1986; Nobel y Loik, 1999; Drezner, 2003). Los resultados de este estudio en *M. geometrizans* revelaron que el número promedio de ramas entre sectores dentro de individuos es diferente. Independientemente de

la ladera, en el sector sur se producen significativamente más ramas en comparación con el sector norte, mientras que los sectores este y oeste presentaron promedios intermedios. Estas diferencias podrían estar relacionadas con los regímenes de radiación solar y ser una respuesta directa a las condiciones de su entorno microambiental. La RFA varía fuertemente con la dirección o azimut debido a la trayectoria solar (Geller y Nobel, 1986) y, por lo tanto, tiende a distribuirse de forma diferente sobre la superficie del cactus (Nobel, 1980, Geller y Nobel, 1984, Gary *et al*, 1987). Consecuentemente, algunas superficies del cactus reciben más fotones que pueden ser utilizados, mientras que otras se ven limitadas (Gary *et al*, 1987). En el caso de *M. geometrizans*, la mayor concentración de ramas en el sector sur de las copas coincide con la dirección de máxima intercepción de radiación solar en este hemisferio. Si las ramas aumentan la superficie de exposición del tallo (Yeaton *et al.*, 1980), resultando en un incremento en la intercepción de RFA y captura de CO₂ (Drezner, 2003), la orientación preferencial hacia el sur de las ramas de *M. geometrizans* podrían maximizar ambos procesos con claros beneficios en términos del crecimiento. Así, por ejemplo, la orientación preferencial de cladodios terminales en platyopuntias maximiza la intercepción RFA durante la temporada de crecimiento (Rodríguez *et al.*, 1976; Nobel, 1980, 1981, 1982 a, b). Los resultados de este estudio en *M. geometrizans* sugieren, de igual forma, que la orientación preferencial hacia el sur también ofrece beneficios en términos del éxito reproductivo.

CONCLUSION

Myrtillocactus geometrizans es una cactácea arborescente común en la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztlán, en el Estado de Hidalgo, México. Sus flores y frutos se desarrollan y producen preferentemente en las costillas y ramas con orientación sur. Las temperaturas más altas en el día al igual que los valores más altos de humedad relativa también se registraron en el sector sur de los individuos de *M. geometrizans*. El hecho de que, a diferencia de las flores y frutos, la distribución de yemas florales fuera más variable y uniforme, sugiere que las condiciones óptimas de temperatura y humedad relativa se restringen a las facetas sureñas de los tallos y ramas. Más aún, si la intercepción de RFA es mayor en las costillas y/o ramas con orientación sureña (*i.e.*, sur, sureste y suroeste), las estructuras reproductivas que se producen en sectores distintos al sur, particularmente hacia el norte, experimentarían limitación de recursos (*i.e.*, acumulación de carbohidratos; Tinoco-Ojanguren y Molina-Freaner, 2000). El patrón preferencial de flores y frutos hacia el sur podría ser una consecuencia de esta limitación.

Los resultados del estudio sobre estructuras vegetativas revelaron que la arquitectura de los individuos y crecimiento anual de las ramas fue diferente entre laderas. Esto sugiere que el efecto de ladera fue compensado con diferentes respuestas. En la ladera norte, por ejemplo, los individuos experimentaron menor crecimiento apical pero presentaron mayor número de ramas y, por lo tanto, copas más amplias. Diferencias en los regímenes de intercepción de radiación solar y competencia por luz con otras plantas entre laderas podrían explicar estas

diferencias. Sin embargo, el patrón de ramificación de *M. geometrizans* fue asimétrico. El número promedio de ramas entre sectores dentro de individuos, fue mayor en el sector sur. Estos resultados sugieren que el patrón observado de orientación de las ramas hacia el sur en *M. geometrizans* permitiría maximizar la interceptación de RFA y, en consecuencia, aumentar la captura de CO₂. Si en promedio, las ramas con orientación sur producen más flores y frutos, un mayor número de ramas producidas en el sector sur tendría claros beneficios en términos de éxito reproductivo en *M. geometrizans*.

Este trabajo representa una aportación original al estudio de la orientación de estructuras reproductivas y vegetativas de una cactácea con distribución intertropical. Todavía restan muchos aspectos por estudiar para poder explicar este fenómeno en *M. geometrizans*. Estos incluyen el estudio de la radiación fotosintéticamente activa que reciben ramas con azimut contrastante, los eventos previos y posteriores a la polinización en flores con distinta orientación, así como las diferencias morfológicas de las flores que difieren en orientación. Finalmente, una aportación adicional importante del presente estudio fue mostrar la variedad de respuestas que presentan las cactáceas para resolver los retos que les impone el ambiente. Las diferencias en crecimiento y arquitectura entre laderas, aunado a las diferencia en orientación y producción de estructuras reproductivas, resultaron en el mismo éxito reproductivo, estimado como número de frutos, en ambas poblaciones con condiciones contrastantes. Así, la vinculación de los resultados sobre estructuras reproductivas, por un lado, y vegetativas, por el otro, es natural e

inevitable para entender como las cactáceas enfrentan la heterogeneidad del ambiente en dónde se desarrollan.

BIBLIOGRAFIA

- Arias. M. S, Gama. L. S y Guzmán. C. L. U. 1997. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Fascículo 14. Cactaceae A.L. Juss. Universidad Nacional Autónoma de México. Pp 85.
- Aguilar de la Paz. A. y A. Zavala-Hurtado. 2002. Intercepción de radiación solar y patrones de orientación de estructuras reproductivas en *Neobuxbaumia mezcalensis*. III Congreso Mexicano y II Latinoamericano del Caribe sobre Cactáceas y otras plantas Suculentas 23-27 de septiembre, 2002. Cd Victoria, Tamaulipas, México.
- Bravo-Hollis, H. y Sánchez-Mejorada, H. 1978. Las cactáceas de México. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. Volumen I.
- Bravo-Hollis, H. y Sánchez-Mejorada, H. 1991a. Las cactáceas de México. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. Volumen II.
- Bravo-Hollis, H. y Sánchez-Mejorada, H. 1991b. Las cactáceas de México. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. Volumen III.
- Cano-Santana, Z., Cordero, C. y Ezcurra, E. 1992. Termorregulación y eficiencia de intercepción de luz en *Opuntia pilifera* Weber (Cactaceae). Acta Botánica Mexicana 19: 63-72.
- Cody, M.L. 1986. Distribution and morphology of columnar cacti in tropical deciduous woodland, Jalisco, México. Vegetation 66:137-145.
- Cordova-Acosta, E., Pérez, M., Valverde P.L y Vite F. 2007. Orientación de estructuras reproductivas en *Pachycereus weberi* (J.Coulter) Backeb en la Región de Tehuacan-Cuicatlán. Memorias de XVII Congreso Mexicano de Botánica, Zacatecas, México. Pp. 213.

- Cervantes, R. M. 2002. Plantas de importancia económica en las zonas áridas y semiáridas de México. Instituto de Geografía, UNAM. México, D.F.
- Dafni, A. 1994. Note on side advertisement in flowers. *Functional Ecology* 8, 136–138.
- Drezner, T. D. 2003. Branch direction in *Carnegiea gigantea* (Cactaceae): Regional patterns and the effect of nurse plants. *Journal of Vegetation Science* 14:907-910.
- Ehleringer, J. R., Money, H. A., Gulmon, S. L., y Rundel, P. 1980. Orientation and its consequences for *Copiapoa* (Cactaceae) in Atacama Desert. *Oecologia* 46: 63-67.
- Galen, C. y Stanton, M.L. 2003. Sunny-side up: flower heliotropism as a source of parental environmental effects on pollen quality and performance in the snow buttercup, *Ranunculus adoneus* (Ranunculaceae). *American Journal of Botany* 90, 724–729.
- Geller, G. N. y Nobel, P. S. 1984. Cactus ribs: influence on PAR interception and CO₂ uptake. *Photosynthetica* 18: 482-494.
- Geller, G. N. y Nobel, P. S. 1986. Branching patterns of columnar cacti: influences of PAR interception and CO₂ uptake. *American Journal of Botany* 73: 1193-1200.
- Geller, G. N. y Nobel, P. S. 1987. Comparative cactus architecture and PAR interception. *American Journal of Botany* 74(7): 998-1005.
- Gibson, A. C. y Nobel, P. S. 1986. *The cactus primer*. Harvard University Press, Cambridge.

- Guzmán, U., Arias, S. y Dávila, P. 2003. Catalogo de Cactáceas Mexicanas. Universidad Nacional Autónoma de México. Comisión Nacional para el conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F. pág 169
- Hintze, J. 2001. NCSS and PASS. Number Cruncher Statistical Systems (Kaysvill, Utah).
- Hocking, B. y Sharplin, C.D. 1965. Flower basking by arctic insects. *Nature* 206, 215.
- Jiménez-Sierra, C. y Jiménez-González, C. 2003. Heterogeneidad ambiental y distribución de cactáceas en una zona semiárida. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 48: 4-17.
- Jiménez-Sierra, C. y Reyes-Santiago, J. 2003. Las cactáceas de la Barranca de Metztitlán. En M.A. Armella V., L. Yáñez L. y E. Sandoval P. (Comp): Metztitlán. Universidad Autónoma Metropolitana. México. D.F. México. 53-77.
- Johnson, D. S. 1924. The influence of insolation on the distribution and on developmental sequence of flowers of giant cactus of Arizona. *Ecology* 5: 70-82.
- Kevan, P.G. 1975. Sun-trucking solar furnaces in high arctic flowers: significance for pollination and insects. *Science* 189, 723–726.
- Kovach, W. L. 2004. Kovach Computing Services. Pentraeth, Gales.
- Kudo, G. 1995. Ecological significance of flower heliotropism in the spring ephemeral *Adonis ramosa* (Ranunculaceae). *Oikos* 72, 14–20.
- Larcher, W. 1995. Physiological plant ecology: Ecophysiology and stress physiology of functional groups. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg.

- Murcia, C. 1990. Effect of floral morphology and temperature on pollen receipt and removal in *Ipomoea trichocarpa*. *Ecology* 71: 1098-1109.
- Nobel, P.S.1980. Morphology, nurse plants, and minimum apical temperatures for young *Carnegiea gigantea*. *Bot. Gaz.* 141:188-191.
- Nobel, P. S. 1981. Influences of photosynthetic active radiation on cladode orientation, stem tilting, and height of cacti. *Ecology* 62: 982-990.
- Nobel, P. S. 1982a. Orientation, PAR interception and nocturnal acidity increases for terminal cladodes of a widely cultivated cactus, *Opuntia ficus-indica*. *American Journal of Botany.* 69:1462-1469.
- Nobel, P. S. 1982b. Orientation of terminal cladodes of platyopuntias. *Bot. Gaz.* 143:219-224.
- Nobel, P. S. 1986. Form and orientation in relation to PAR interception by cacti and agaves. En: *On the economy of plant form and function*. Edited by T.J. Givnish. Cambridge University Press, Cambridge, U.K. PP 83-103.
- Nobel, P. S.1988. *Environmental biology of agave and cacti*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Nobel, P. S. 1994. *Remarkable agaves and cacti*. Oxford University Press, New York.
- Nobel, P. S. y Loik, M. E. 1999. Form and function of cacti. En: Robiehaux, R.H. (Ed.). *Ecology of Sonoran Desert Plants and Plant Communities*. The University of Arizona Press. Tucson. U.S.A. pp. 143-163.
- Noy-Meir. 1973. Deserts ecosystems: environments and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4: 25-51.

- Patiño, S., Jeffree, C y Grace, J. 2002. The ecological role of orientation in tropical convolvulaceous flowers. *Oecologia* 130:373-379.
- Percival, M. S. 1955. The presentation of pollen in certain angiosperms and its collection by *Apis mellifera*. *New Phytologist* 54: 353-368.
- Rodríguez, S. B., Pérez, F. B, y Montenegro, D. D. 1976. Eficiencia fotosintética del nopal (*Opuntia* spp) en relación con la orientación de sus cladodios. *Agrociencia* 24:67-77.
- Rundel. P.W. 1974. *Trichocereus* in the Mediterranean zone of central Chile. *Cactus Succulent Journal*. 46: 86-88
- Rzedowski, J. 1988. Vegetación de México. Limusa, México, D. F.
- Rzedowski, J. 1993. Diversity and origins of phanerogamic Flora of México. En: T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (editors). *Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution*. pp. 129-148. Oxford University Press, Nueva York.
- Semarnap, Delegación Hidalgo. 1999. Documento Técnico justificativo para la creación de la "Reserva de la Biósfera Barranca de Metztitlán".
- Sokal, R. R y Rohlf, F. J. 1981. *Biometry*. 2nd Edition. Freeman, Ny.
- Stanton, M. y Galen, C. 1989. Consequences of flower heliotropism for reproduction in an alpine buttercup (*Ranunculus adoneus*). *Oecologia* 78:477-485.
- Steenbergh, W. F. y Lowe, C.H. 1983. Ecology of the saguaro III: growth and demography. *Natl. Park Serv. Sci. Monogr. Ser. No.17*.
- Street, H.E y Opik, H. 1984. *The physiology of flowering plants, Their Growth and Development*. 3rd edition. Edward Arnold (London) Pp.279.

- Tinoco-Ojanguren, C. y Molina-Freaner, F. 2000. Flower orientation in *Pachycereus pringlei*. *Canadian Journal of Botany* 78: 1489-1494.
- Thomson, J. D., y Thomson, B. A. 1992. Pollen presentation and viability schedules in animal-pollinated plants: consequences for reproductive success. En R. Whyatt (ed), *Ecology and evolution of plant reproduction: new approaches*, 1-24. Chapman and Hall, New York, NY.
- Toledo, V. M. y Ordoñez, J. M. 1993. The biodiversity of Mexico: a review of terrestrial habitats. En: T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (editors). *Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution*. pp. 757-777. Oxford University Press, Nueva York.
- Totland, Ö. 1996. Flowers heliotropism in an alpine population of *Ranunculus acris* (Ranunculaceae): effects on flowers temperature, insect visitation, and seed production. *American Journal of Botany* 83 (4): 452-458.
- Ushimaru, A., Kawase D. & Imamura A. 2006. Flowers adaptively face down-slope in 10 forest-floor herbs. *Functional Ecology* 20, 585-591.
- Van Harpen, M. M. A. 1986. Biochemical alteration in the sexual partners resulting from environmental conditions before pollination regulates processes after pollination. In D. L. Mulcahy, G. B. Mulcahy, and E. Ottaviano (eds.), *Biotechnology and ecology of pollen*. 131-135. Springer Verlag, New York, NY.
- Valverde, P. L. 2002. Cambios en la abundancia, dominancia y diversidad de formas de vida vegetales entre laderas norte y sur en el valle semiárido de Zapotitlán, Puebla. *Contactos* 45 Pp 45-50.

- Valverde, P. L., Vite, F. y Rodríguez-Salinas, Y. 2006. Evaluación de la función termorreguladora del pseudocefalio en *Cephalocereus columna-trajani* (Kart. ex Pfeiff.) K. Schum. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 51: 52-63.
- Valverde, P. L., Vite, F., Pérez-Hernández, M. A. y Zavala-Hurtado, J. A. 2007. Stem tilting, pseudocephalium orientation, and stem allometry in *Cephalocereus columna-trajani* along a short latitudinal gradient. *Plant Ecology* 188: 17-27.
- Yeaton, R. I., Karban, R. y Wagner, H. B. 1980. Morphological growth patterns of Saguaro (*Carnegiea gigantea*: Cactaceae) on flats and slopes in Organ Pipe Cactus National Monument, Arizona. *Southwestern Naturalist* 25: 339-349.
- Young, T.P. 1984. Solar irradiation increases floral development rates in afro-alpine *Lobelia telekii*. *Biotropica* 16: 243-245.
- Zavala-Hurtado, J. A., Vite, F. y Ezcurra, E. 1998. Stem tilting and pseudocephalium orientation in *Cephalocereus columna-trajani* (Cactaceae): a functional interpretation. *Ecology* 79: 340-348.
- Zar, J. H. 1999. *Bioestadistical Analysis*. Prentice Hall, Upper Saddle River.

Anexo 1

Marcha de la Temperatura y Humedad Relativa

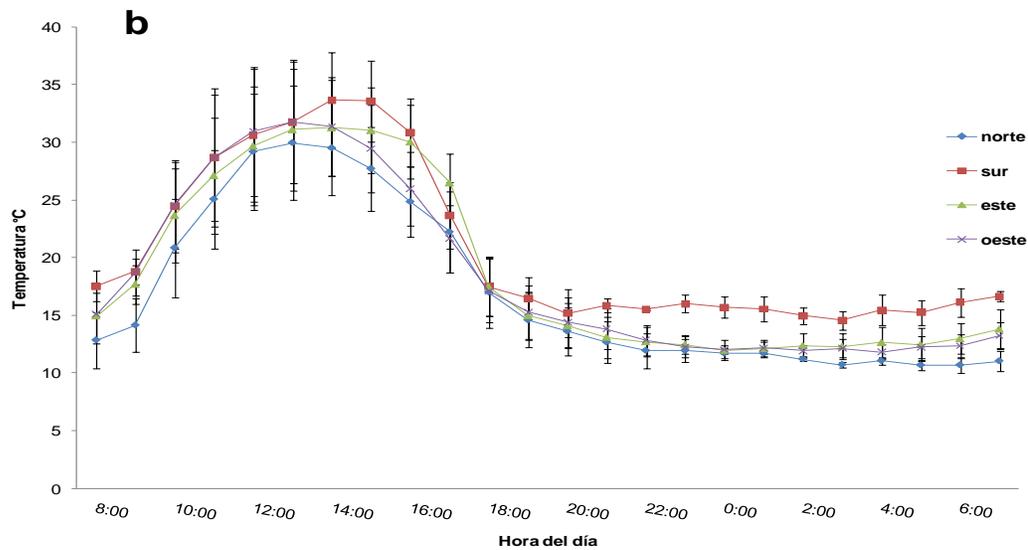
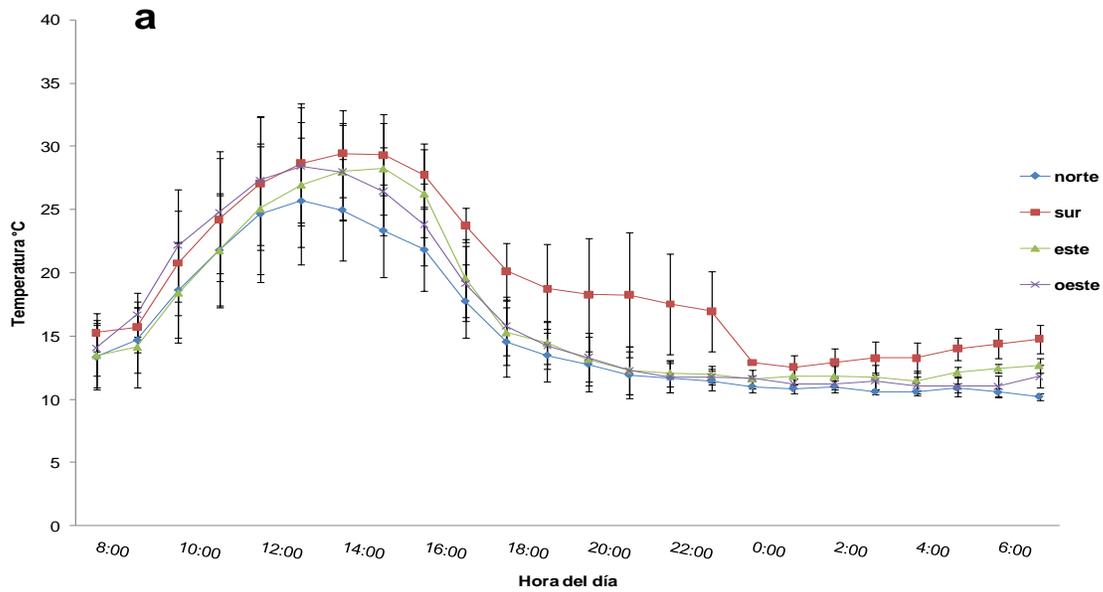


Figura A1. a) Marcha de la temperatura en los cuatro sectores (norte, sur, este y oeste) en la ladera Norte y b) ladera Sur. Los datos son el promedio de tres días durante el mes de febrero del 2009.

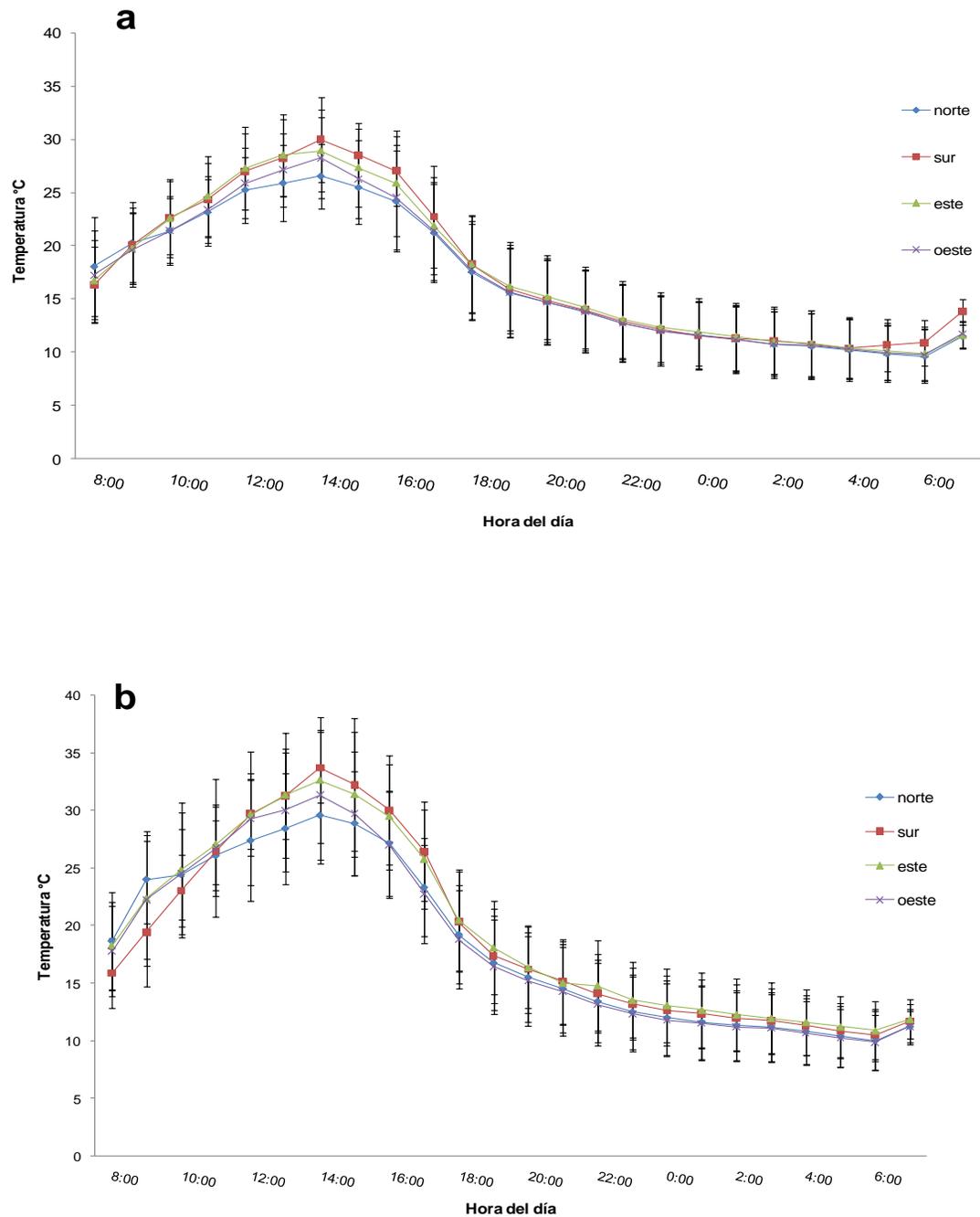


Figura A2. a) Marcha de la temperatura en los cuatro sectores (norte, sur, este y oeste) en la ladera Norte y b) en la ladera Sur. Los datos son el promedio de tres días durante el mes de abril del 2009.

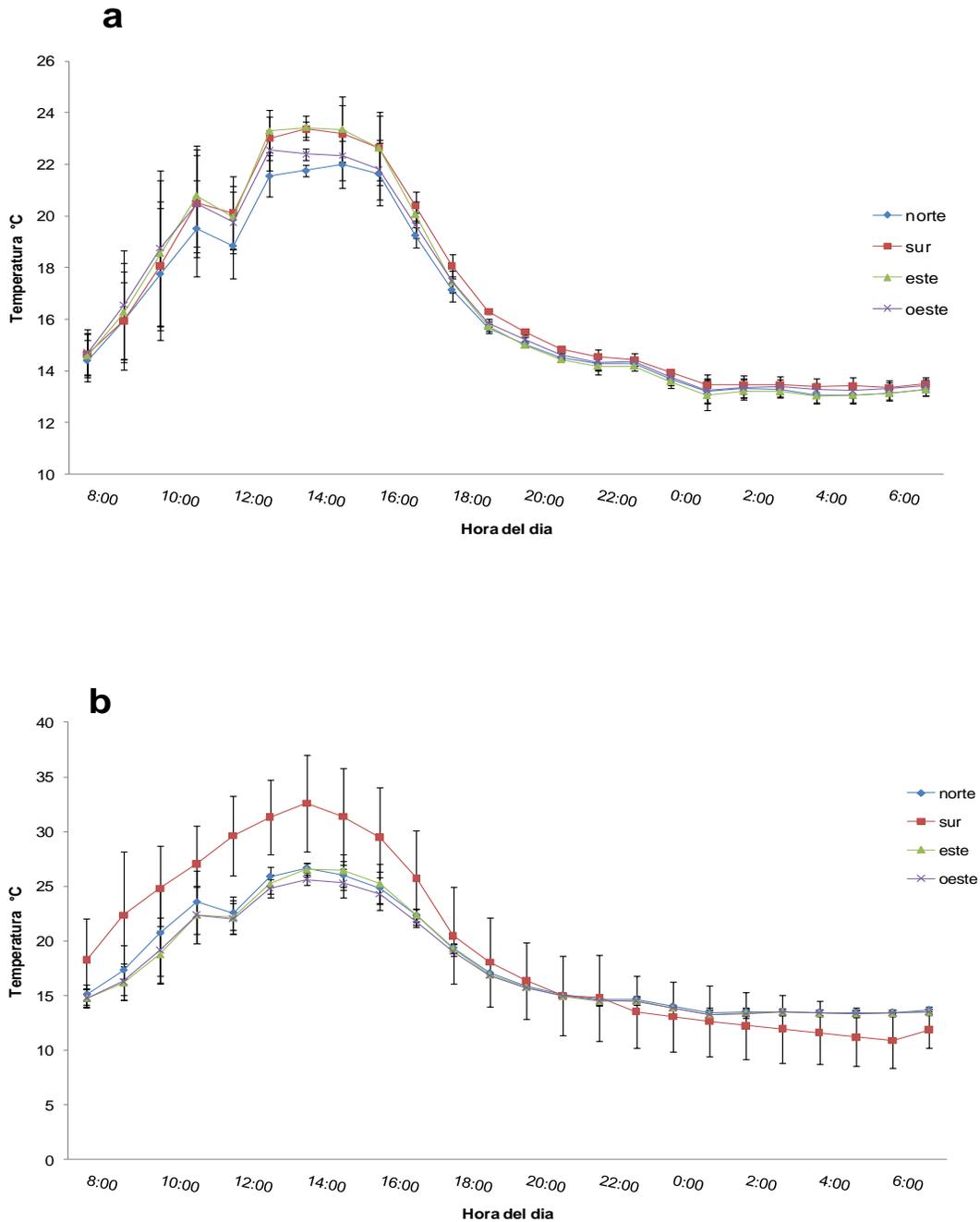


Figura A3. a) Marcha de la temperatura en los cuatro sectores (norte, sur, este y oeste) en la ladera Norte y b) en la ladera Sur. Los datos son el promedio de tres días durante el mes de mayo del 2009.

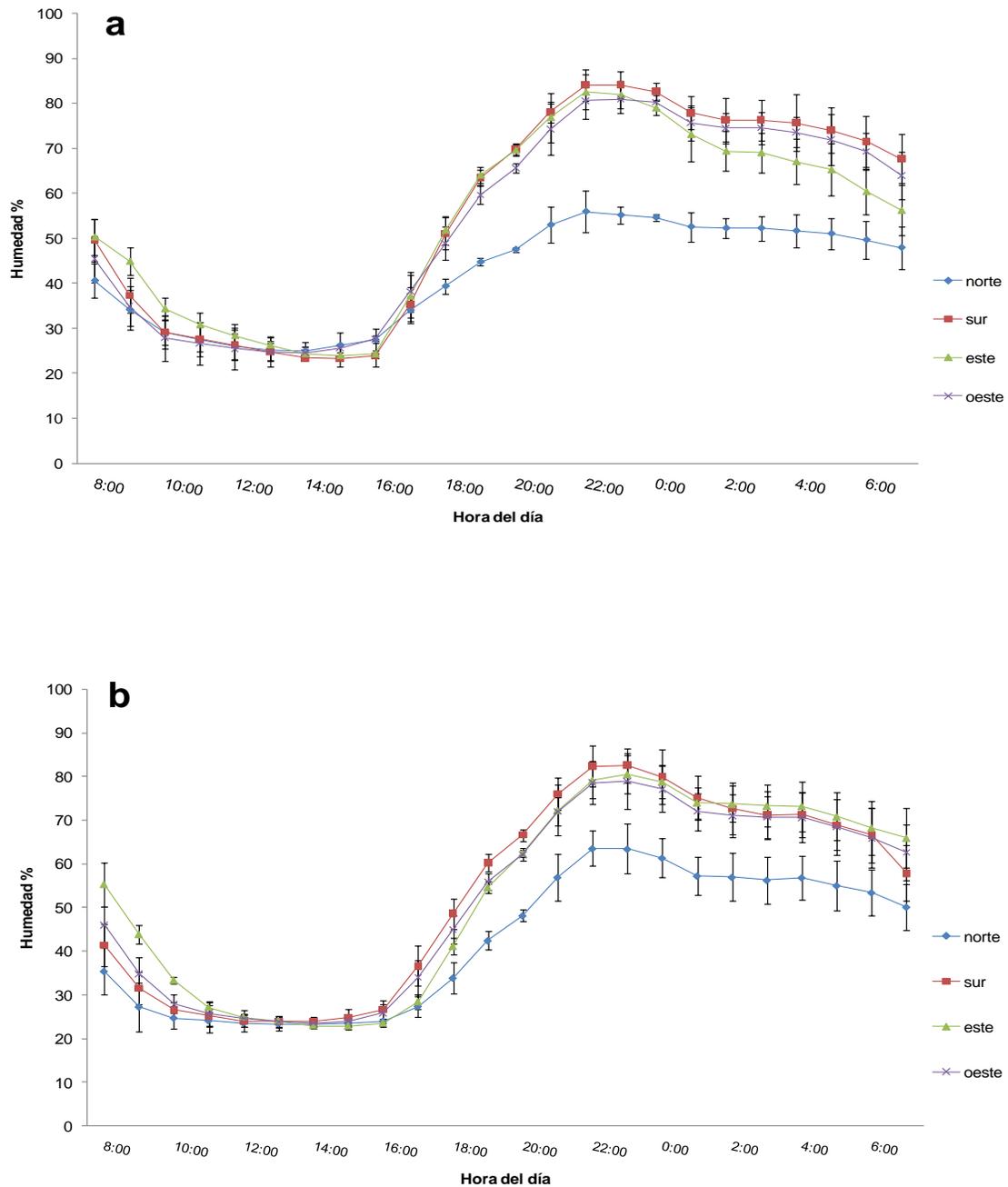


Figura A4.a) Marcha de la humedad relativa en diferentes sectores (norte, sur, este y oeste) en la ladera Norte y b) en la ladera Sur. Los datos son el promedio de tres días durante el mes de febrero del 2009.

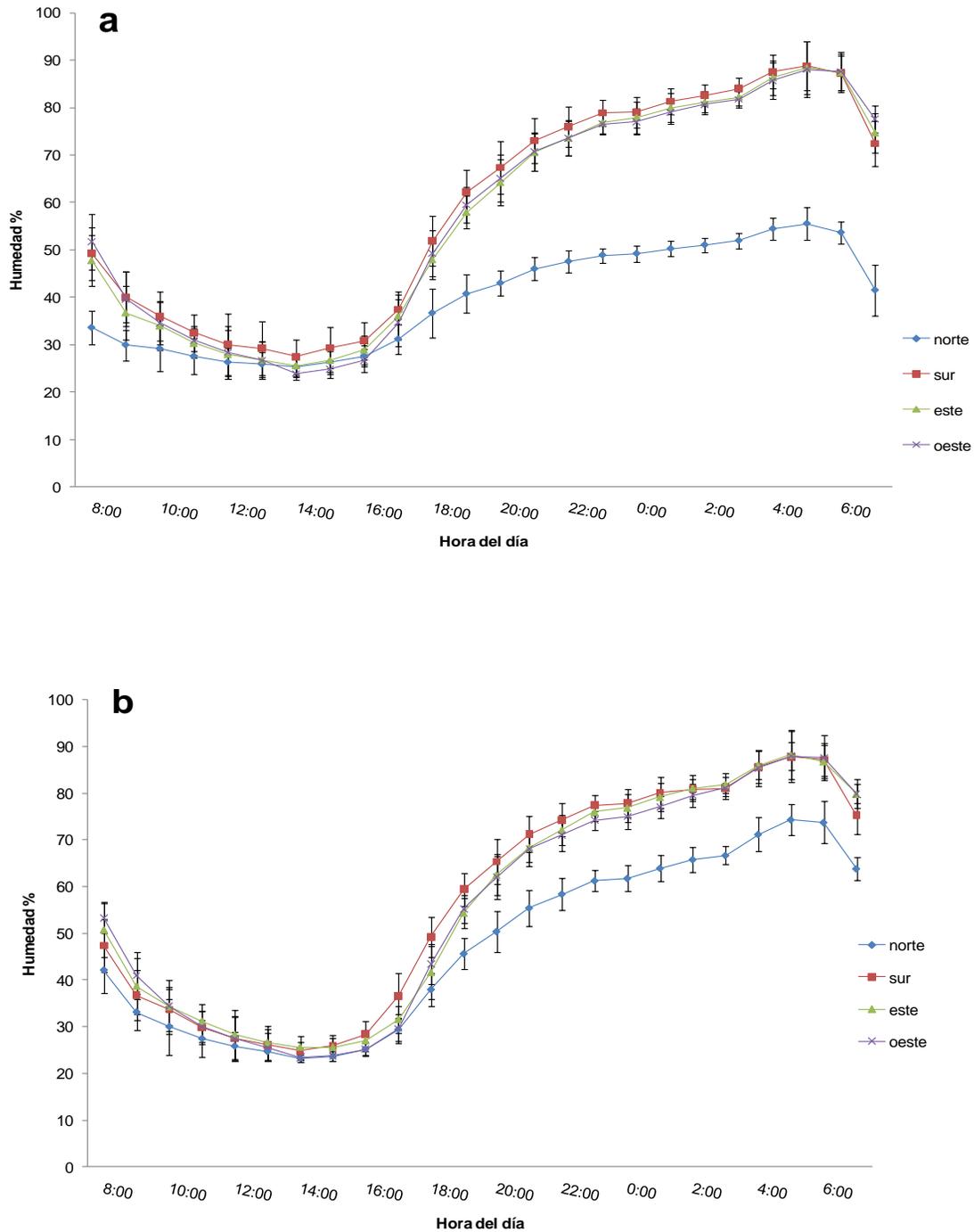


Figura A5.a) Marcha de la humedad relativa en diferentes sectores (norte, sur, este y oeste) en la ladera Norte y b) en la ladera Sur. Los datos son el promedio de tres días durante el mes de abril del 2009.

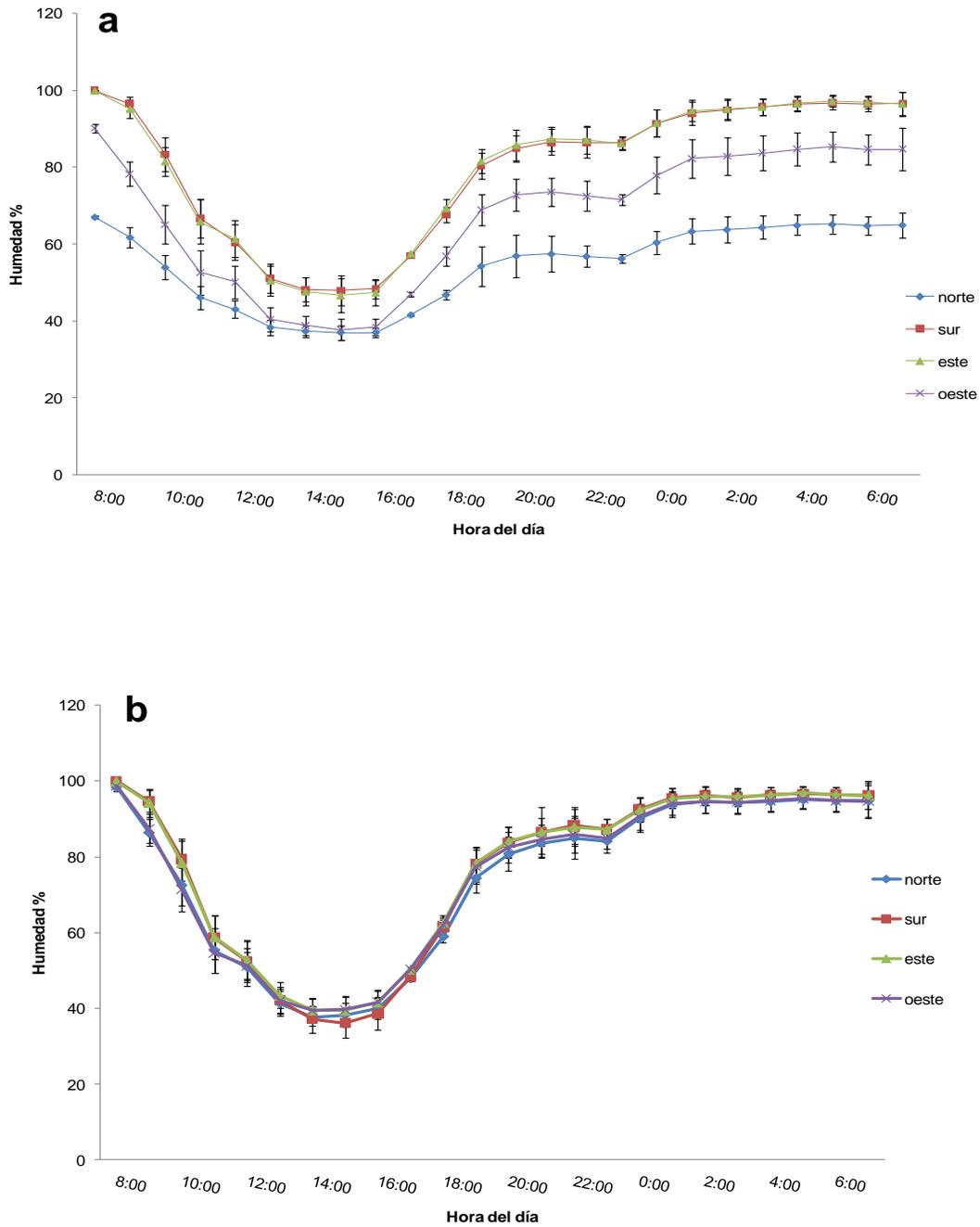


Figura A6. a) Marcha de la humedad relativa en diferentes sectores (norte, sur, este y oeste) en la ladera Norte y b) en la ladera Sur. Los datos son el promedio de tres días durante el mes de mayo del 2009.



Casa abierta al tiempo

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

ACTA DE EXAMEN DE GRADO

No. 00051

Matricula: 207381360

EFFECTO DE LA ORIENTACION
PREFERENCIAL SOBRE LAS
ESTRUCTURAS REPRODUCTIVAS Y
VEGETATIVAS EN
Myrtillocactus geometrizans

En México, D.F., se presentaron a las 12:00 horas del día 9 del mes de abril del año 2010 en la Unidad Iztapalapa de la Universidad Autónoma Metropolitana, los suscritos miembros del jurado:

DRA. CECILIA LEONOR JIMENEZ SIERRA
DR. JOSE ALEJANDRO ZAVALA HURTADO
DR. PEDRO LUIS VALVERDE PADILLA
M. EN C. MARIANA ROJAS ARECHIGA

Bajo la Presidencia de la primera y con carácter de Secretaria la última, se reunieron para proceder al Examen de Grado cuya denominación aparece al margen, para la obtención del grado de:

MAESTRA EN BIOLOGIA

DE: EVELYN MARLENE ROSAS GARCIA



EVELYN MARLENE ROSAS GARCIA
ALUMNA

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

Aprobar

Acto continuo, la presidenta del jurado comunicó a la interesada el resultado de la evaluación y, en caso aprobatorio, le fue tomada la protesta.

REVISÓ

LIC. JULIO CESAR DE LARA ISASSI
DIRECTOR DE SISTEMAS ESCOLARES

DIRECTOR DE LA DIVISIÓN DE CBS

DR. RUBEN ROMAN RAMOS

PRESIDENTA

DRA. CECILIA LEONOR JIMENEZ SIERRA

VOCAL

DR. JOSE ALEJANDRO ZAVALA HURTADO

VOCAL

DR. PEDRO LUIS VALVERDE PADILLA

SECRETARIA

M. EN C. MARIANA ROJAS ARECHIGA