



Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.

Posgrado en Ciencias Biológicas

**VARIACIÓN FENOTÍPICA DE *Pterocereus gaumeri*
(Britton & Rose) Th. MacDoug. & Miranda, ESPECIE
AMENAZADA DEL ESTADO DE YUCATÁN, MÉXICO**

Tesis que presenta

GERARDO ALEJANDRO GODOY HERRERA

En opción al título de

MAESTRO EN CIENCIAS

(Ciencias Biológicas: Opción Recursos Naturales)

Mérida, Yucatán, México

Febrero de 2014



CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA DE YUCATÁN, A.C.

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS



RECONOCIMIENTO



Por medio de la presente, hago constar que el trabajo de tesis titulado “Variación fenotípica de *Pterocereus gaumeri* (Britton & Rose) Th. MacDoug. & Miranda, especie amenazada del Estado de Yucatán, México” fue realizado en los laboratorios de la Unidad de Recursos Naturales del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. bajo la dirección de el Dr. Javier Orlando Mijangos Cortés y el Dr. Roger Orellana Lanza, dentro de la opción de Maestría, perteneciente al Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas de este Centro.

Atentamente,

Dr. Felipe Augusto Vázquez Flota
Coordinador de Docencia

Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.

Mérida, Yucatán, México; a 14 de febrero de 2014

DECLARACIÓN DE PROPIEDAD

Declaro que la información contenida en la sección de Materiales y Métodos Experimentales, los Resultados y Discusión de este documento proviene de las actividades de experimentación realizadas durante el período que se me asignó para desarrollar mi trabajo de tesis, en las Unidades y Laboratorios del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., y que a razón de lo anterior y en contraprestación de los servicios educativos o de apoyo que me fueron brindados, dicha información, en términos de la Ley Federal del Derecho de Autor y la Ley de la Propiedad Industrial, le pertenece patrimonialmente a dicho Centro de Investigación. Por otra parte, en virtud de lo ya manifestado, reconozco que de igual manera los productos intelectuales o desarrollos tecnológicos que deriven o pudieran derivar de lo correspondiente a dicha información, le pertenecen patrimonialmente al Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., y en el mismo tenor, reconozco que si derivaren de este trabajo productos intelectuales o desarrollos tecnológicos, en lo especial, estos se registrarán en todo caso por lo dispuesto por la Ley Federal del Derecho de Autor y la Ley de la Propiedad Industrial, en el tenor de lo expuesto en la presente Declaración.



Firma: _____

Nombre: GERARDO ALEJANDRO GODOY HERRERA

AGRADECIMIENTOS

Al CONACyT por la beca otorgada con número de apoyo 326836, así como al Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. por todas las facilidades académicas.

A la subdirección de Posgrado, especialmente a la Lic. Gilma Michel, Liligelia García, Landy Rodríguez y Alejandra Arceo por su ayuda en los trámites y por su admirable paciencia y amabilidad.

A mis directores de Tesis, el Dr. Javier Orlando Mijangos Cortés y Dr. Roger Orellana por la dirección académica, logística y financiera, además de sus buenos consejos y aportaciones para el desarrollo del presente trabajo. Gracias por su paciencia.

A los miembros del comité de evaluación: Dra. Ligia Esparza Olgún, de El Colegio de la Frontera Sur Unidad Campeche, al Dr. Francisco Alfonso Larqué Saavedra del CICY y al Dr. Luis Latournerie Moreno del Instituto Tecnológico de Conkal, por todos los comentarios y sugerencias que permitieron el desarrollo y enriquecimiento de la presente investigación. Gracias por su tiempo.

A los Técnicos Alfredo Dorantes Euán, Paulino Simá Polanco, Matilde Margarita Ortiz García, Lilia Carrillo Sánchez, Celene Espadas Manrique y al M.C. Erick Alberto Aguilera Cauich, por toda su asistencia logística, por brindarme sus consejos y compañía durante la elaboración de la tesis.

Al Dr. Rafael Durán García y Dra. Martha Elena Méndez González por sus palabras motivadoras, su comprensión y sus sabios consejos que me proporcionaron ese empujoncito necesario para seguir. Muchísimas gracias.

A todos mis compañeros del Laboratorio y Camaradas, Raymundo González, Irving Saenz, Alfredo Miranda, María Cabañas, Eduardo Chávez, Sergio García, Saúl Hernández, Carlos Jiménez, Enrique Trujillo, Joel Ortega, Julián Parra, Rodrigo Valle, Manuel Pool, Gilbert Herrera, Topacio Pacheco, Candelaria Pérez, Malena Lizama, Merari Ferrer, Wendy Torres y Addy Moguel, por su compañía en esta etapa.

A mi gran amigo Nasib Hiram Blancarte Jasso (Nichan) por todo su apoyo en campo y en laboratorio, por su fiel amistad en todo momento, por ser fuente de inspiración, y por hacer que el tiempo sea mucho más agradable y llevadero. También quisiera dar un agradecimiento a Hiram Blancarte Rivas por su apoyo en las salidas de campo.

Finalmente, quisiera mencionar que el presente trabajo es producto, no sólo del que escribe sino de mucha gente que ha contribuido en cierto modo en su desarrollo, agradezco a todos y cada uno de ustedes y en caso de cualquier omisión brindo mil disculpas.

DEDICATORIAS

Este trabajo es dedicado a todas aquellas personas que creyeron en mí y me apoyaron a pesar de todo.

A mis padres Luis Fernando Godoy Peniche y Lina Mercedes Herrera González,

A mi abuelo Jorge William Herrera y mi tío Alejandro Herrera González,

*A mis sobrinas Yasmín, Mía y Sofía, así como a mis hermanos y hermanas Lina, Fernando y Yasmín,
Oscar e Hiram.*

Dedicado especialmente en memoria de mi abuela María Noemí González Cortazar. "Por siempre te recordaremos, por siempre te amaremos, por siempre te llevaremos en nuestro corazón".

ÍNDICE GENERAL	PÁGINA
ÍNDICE DE FIGURAS.....	iii
ÍNDICE DE CUADROS.....	v
RESUMEN.....	1
ABSTRACT.....	3
CAPÍTULO I.....	5
INTRODUCCIÓN.....	5
ANTECEDENTES.....	7
Familia Cactaceae.....	7
Antecedentes de <i>Pterocereus gaumeri</i> (Britton & Rose) Th. MacDoug. & Miranda.....	7
Variabilidad fenotípica.....	10
Fenología.....	11
HIPÓTESIS.....	13
OBJETIVOS.....	13
Objetivo general.....	13
Objetivos específicos.....	13
ESTRATEGIA EXPERIMENTAL.....	14
BIBLIOGRAFÍA.....	15
CAPÍTULO II. EVALUACIÓN DE LA VARICIÓN FENOTÍPICA ENTRE LAS POBLACIONES DE <i>Pterocereus gaumeri</i> , ESPECIE AMENAZADA DEL ESTADO DE YUCATÁN, MÉXICO.....	23
INTRODUCCIÓN.....	23
MATERIALES Y MÉTODOS.....	24
Sitios de estudio.....	24

	PÁGINA
Muestreo de los individuos de las localidades.....	27
Características morfológicas evaluadas.....	28
Análisis de los datos.....	29
RESULTADOS	31
Variación fenotípica.....	31
Variabilidad estacional.....	38
Variabilidad fenológica.....	39
DISCUSIÓN	42
BIBLIOGRAFÍA	51
CAPÍTULO III. CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS	57
Conclusiones.....	57
Perspectivas.....	57

ÍNDICE DE FIGURAS	PÁGINA
Figura 1. Individuo de <i>P. gaumeri</i>	8
Figura 2. Distribución y hábitat de <i>P. gaumeri</i>	9
Figura 3. Diagrama de la estrategia experimental utilizada en el estudio.....	15
Figura 4. Sitios de estudio de <i>Pterocereus gaumeri</i>	26
Figura 5. Diagrama de dispersión de los individuos de cada lugar tomando en cuenta las funciones discriminantes 1 y 2.....	38
Figura 6. Fenología de <i>P. gaumeri</i> . Patrones fenológicos encontrados en San Antonio.....	40
Figura 7. Fenología de <i>P. gaumeri</i> . Patrones fenológicos encontrados en Chumhabin.....	41
Figura 8. Fenología de <i>P. gaumeri</i> . Patrones fenológicos encontrados en Yalsihon.....	42

ÍNDICE DE CUADROS	PÁGINA
Cuadro 1. Caracteres morfológicos registrados de <i>Pterocereus gaumeri</i>	29
Cuadro 2. Promedios de los atributos evaluados en cada uno de los sitios de estudio.....	31
Cuadro 3. Análisis de varianza de las características vegetativas entre los tres sitios de muestreo.....	33
Cuadro 4. Análisis de varianza de las características reproductivas entre los tres sitios de muestreo.....	34
Cuadro 5. Análisis de las funciones discriminantes para las poblaciones de <i>P. gaumeri</i>	35
Cuadro 6. Comparación de las funciones con el estadístico Lambda de Wilks.....	35
Cuadro 7. Matriz de correlaciones entre las variables morfológicas y las funciones discriminantes.....	36
Cuadro 8. Correlaciones de los centroides por sitio y funciones discriminante.....	37
Cuadro 9. Análisis de varianza factorial de las características vegetativas entre estaciones.....	39

RESUMEN

Las cactáceas poseen características morfológicas y fisiológicas que les han permitido sobrevivir en ambientes estresantes y a cuya variabilidad se le denomina variabilidad fenotípica, resultado de la expresión de los genes, influencia de factores ambientales y la interacción entre ambos. El entendimiento de las fuentes de variación es clave para comprender la variación natural del organismo y su respuesta al ambiente; especialmente en especies amenazadas. En la Península de Yucatán se encuentra una especie en categoría de riesgo: *Pterocereus gaumeri* (Britton & Rose) Th. MacDoug. & Miranda. Es un cactus columnar con una distribución restringida a la selva baja caducifolia con cactáceas candelabriformes al norte del estado de Yucatán, cuyas poblaciones son impactadas por actividades antropogénicas. En este trabajo se estudió la variación fenotípica de *P. gaumeri*, como un primer acercamiento para entender su permanencia en el hábitat. Para esto se analizó la variación fenotípica en tres sitios conservados ubicados en el área de distribución de la especie (San Antonio, Chumhabin y Yalsihon) en Yucatán, México. Mediante la medición de 18 caracteres morfológicos se realizó un análisis de varianza y un análisis discriminante para determinar la existencia de diferencias entre las poblaciones. Posteriormente se analizó la variación fenotípica y su relación con el ambiente mediante un análisis factorial por estación (Secas, Lluvias y Nortes) y un análisis comparativo entre la fenología de la especie y las variables ambientales de temperatura y precipitación, mediante fenogramas y diagramas ombrotérmicos. En los análisis de variación fenotípica se obtuvo diferencias estadísticamente significativas entre los caracteres de los distintos sitios. Las pruebas de Tukey mostraron que Yalsihon fue el que se diferenció más de los otros dos sitios, los cuales no presentaron diferencias entre sí. El análisis discriminante determinó que las características que más aportaron a la diferenciación entre los grupos fueron la distancia entre costillas, el diámetro del tallo y la longitud del tallo, siendo los valores de Yalsihon mayores que en los otros sitios. Por último, no hubo diferencias estadísticas en las características fenotípicas entre las estaciones, pero se obtuvo diferencias entre el fenograma de Yalsihon y los otros dos lugares, presentando sincronía con las variables ambientales, por otra parte. Con esta información se pretende contribuir al conocimiento de la especie y generar información que sea útil para el estudio y conservación de la misma.

ABSTRACT

The Cacti have morphological and physiological characteristics that have enabled them to survive in stressful environments and giving them a variety of shapes and sizes. This morphological variation is called phenotypic variability and results from the expression of the organism's genes, the environmental factors and the interaction between them. Understanding the sources of variation is a key point to understand natural variation and the response of an organism to the environment, especially for species whose populations are threatened. In the Yucatan Peninsula, one species in risk category is *Pterocereus gaumeri* (Britton & Rose) MacDoug Th. & Miranda. It is a columnar cactus with a restricted distribution to tropical deciduous forest with candelabrum forms cactus in the north of Yucatan, whose populations have been severely impacted by anthropogenic activities. In this work we studied the phenotypic variation of *P. gaumeri*, allowing a first approach to understand the permanence of individuals in their habitat. The phenotypic variation was analyzed on three conserved sites in the species distribution area called: San Antonio, Chumhabin and Yalsihón, in Yucatan State. It was performed an analysis of variance and a discriminant analysis to determine the existence of differences in the populations sites with 18 morphological characters. Then we analyzed the phenotypic variation for seasons (Dry, Rain and Norths) between sites by a factorial analysis. Finally, to investigate the relation with environmental variables we compared temperature and precipitation with the species phenology, using phenograms and ombrothermal diagrams. In phenotypic variation analyzes was obtained statistically significant differences between characters in different sites. Tukey tests showed that Yalsihón differed from the other two sites, which did not differ each other. The discriminant analysis determined that the characteristics that give differentiation between groups were the distance between ribs, stem diameter and length, the Yalsihón values were higher than the other sites. Finally, we also obtained differences between the phenogram of Yalsihón and the other places, resulting in a synchronization with the environmental variables, on the other hand, there were no statistical differences in the phenotypic characteristics between the seasons. This information is intended to contribute to the knowledge of the species and generate information that is useful to the study and preservation of the same.

INTRODUCCIÓN

La familia Cactaceae cuenta con alrededor de 2000 especies comprendidas en 200 géneros, distribuidos en una gran variedad de hábitats que van desde las regiones áridas y semiáridas, hasta las regiones templadas y frías, a lo largo del continente americano (Kiesling *et al.*, 2011). Las cactáceas poseen características morfológicas y fisiológicas que les han permitido sobrevivir en dichos ambientes como son la presencia de espinas, la succulencia o el metabolismo tipo CAM, entre otras. Dando como consecuencia que estas características se expresen en una gran variedad de formas y dimensiones, que hacen de las cactáceas un grupo muy diverso (Arreola, 1997; Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991).

A la variabilidad morfológica que presentan estas al interior de las especies se le denomina variabilidad fenotípica. Entendiendo por fenotipo, a cualquier característica o rasgo observable de un organismo, como su morfología, desarrollo, propiedades bioquímicas, fisiológicas y de comportamiento (Pedroso *et al.*, 2010). Los fenotipos resultan de la expresión de los genes de un organismo, así como de la influencia de los factores ambientales, y de las posibles interacciones entre ambos, reconociéndose así por Mousseau y Fox (1998), tres posibles causas de la variabilidad en el fenotipo: las diferencias genéticas intraespecíficas, la plasticidad fenotípica y la inestabilidad en el desarrollo (Valladares *et al.*, 2001). Por lo tanto, las especies y los individuos de cada especie presentarán en la naturaleza distintos fenotipos, afectando de esta manera el desempeño reproductivo de los individuos a través del tiempo (*fitness*), formado en parte del proceso de selección tanto natural como artificial (Juliana y Janzen; 2007; Wallace, 1982). El entendimiento de las fuentes de variación es un punto clave para entender la variación natural y la respuesta del organismo al ambiente (Blumer; 1996).

México es calificado como uno de los países con la mayor diversidad de cactáceas, por lo que es considerado uno de los principales centros de diversificación, principalmente por una alta representatividad de especies endémicas (Hernández y Godínez, 1994). Sin embargo, muchas de las especies de esta familia actualmente se encuentran amenazadas, ya que presentan áreas de distribución restringidas o se encuentran limitadas por ambientes muy específicos, así como suelen ser poco abundantes dentro de

su área de distribución, formando poblaciones pequeñas y de baja densidad; por lo que son consideradas especies amenazadas o en peligro de extinción (Álvarez *et al.*, 2004).

En el caso de la Península de Yucatán, aunque el número de cactáceas reportadas en estado silvestre no es muy grande, el número de especies que son endémicas es relativamente alto, ya que de las 18 especies encontradas, ocho son endémicas de la región (Durán y Méndez, 2010). Además, es importante señalar que dos de las especies endémicas se encuentran reportadas en la categoría de riesgo en la Norma Oficial Mexicana (SEMARNAT, 2010), siendo una de ellas *Pterocereus gaumeri* (Britton & Rose) Th. MacDoug. & Miranda, la especie de estudio. *P. gaumeri* es un cactus columnar cuya distribución se encuentra restringida básicamente a la selva baja caducifolia con cactáceas candelabriformes del norte del estado de Yucatán, la cual ha sido impactada severamente por las actividades antropogénicas que han causado una gran fragmentación de su hábitat (Flores *et al.*, 2010).

Debido a las circunstancias en que se encuentra la especie, es de vital importancia evaluar aspectos de su ciclo de vida y el de la vegetación en donde crece. Entre los estudios que abordan estos aspectos se encuentran aquellos basados en la identificación de los caracteres fenotípicos como el análisis de la expresión del fenotipo ante la variación ambiental (plasticidad fenotípica) (Ramírez, 2010; Hernández *et al.*, 2008), así como aquellos basados en las fases fenológicas y cambios estacionales que le ocurren a las plantas (Fenología o Fenomorfología) (Pérez y Cabezudo, 2009; Gasulla *et al.*, 2001). Estos estudios proporcionan información que podría ser aplicada hacia diferentes acciones forestales como el análisis en bioclimatología forestal, producción forestal (flores, frutos y semillas), gestión de pastoreo, restauración y manejo de especies, entre otras.

Por estas consideraciones, en este trabajo se estudiará la variación fenotípica de *P. gaumeri*, ya que al caracterizar las variables morfológicas entre individuos así como entre las poblaciones nos permitirá un primer acercamiento para entender la permanencia de los individuos en su hábitat y algunos procesos como la reproducción. Con esta información se pretende contribuir al conocimiento de la especie y generar información que sea útil para el estudio y conservación de sus poblaciones.

ANTECEDENTES

Familia Cactaceae

En México se reconocen 563 especies de cactáceas, de las cuales el 78% son endémicas de nuestro país, representadas por cerca del 73% a nivel de género y 78% al nivel de especie. Por esto, el país es considerado un importante centro de diversidad de cactáceas (Hernández y Godínez, 1994; Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991). Según Arias (1997), este endemismo se encuentra asociado a las zonas áridas y semiáridas, cuyas condiciones ambientales han jugado un papel importante en la evolución de la familia, adquiriendo adaptaciones de tipo morfológico, fisiológico y reproductivo que las caracterizan.

Sin embargo, esta gran diversidad biológica es particularmente frágil, ya que México es uno de los países en donde se localiza la mayor cantidad de cactáceas amenazadas (197 especies), representando el 35% de las especies reportadas. Por lo anterior, en la actualidad, un gran número de cactáceas están sujetas a altos riesgos de extinción por razones principalmente antropogénicas (Verhulst *et al.*, 2008; Álvarez *et al.*, 2004; Cancino *et al.*, 1995; Hernández y Bárcenas, 1995; Anderson *et al.*, 1994; Hernández y Godínez, 1994). Así la familia completa se encuentra incluida en el Apéndice II de la Convención sobre el Tráfico Internacional de Especies Silvestres de Flora y Fauna Amenazadas (CITES) y muchas especies están listadas en el Libro Rojo de la Unión Mundial para la Conservación (UICN) y en la Norma Oficial Mexicana (SEMARNAT, 2010), encontrándose de esta manera legalmente protegidas. Por este motivo, la obtención de información biológica sobre estas especies amenazadas es de vital importancia para conocer el estado actual de sus poblaciones.

Antecedentes de *Pterocereus gaumeri* (Britton & Rose) Th. MacDoug. & Miranda

P. gaumeri es una cactácea que pertenece a la tribu Pachycereae, cuyo género se encuentra ubicado en la base de la filogenia de las cactáceas columnares de Norte América (Bravo-Hollis, 1978). Es un cactus columnar cuyos individuos son plantas erectas

de 2 a 7 m de altura, sus tallos son simples o escasamente ramificados; éstos presentan 3 costillas en su tallo cuando son jóvenes y de 4 a 7 cuando son adultos, de 2 a 3 mm de ancho. Tiene areolas casi circulares distantes entre sí de 1 a 2.5 cm, hasta de 6 mm de diámetro; presentan alrededor de 12 espinas de 5 a 40 mm de longitud, subuladas de color moreno grisáceo, perpendiculares a la areola o un poco dirigidas hacia abajo.

Las flores son de color crema o verde amarillento, de aproximadamente 5 cm de longitud (Figura 1); el pericarpelo y el tubo receptacular con numerosas escamas foliáceas acuminadas triangulares, presentan algunas espinas subuladas en el pericarpelo, negras, de 3 a 8 mm de longitud. Cada areola sólo produce una flor. El periodo de floración se inicia a principios de enero y termina en el mes de mayo, con el pico de floración en marzo. La antesis es nocturna, abriéndose de una a tres flores por la noche; las flores son polinizadas por murciélagos. El fruto es globoso de 3 a 4 cm de diámetro con escamas pequeñas en la parte inferior, volviéndose más largas hacia arriba, carnosas en la base y más delgadas y secas hacia la punta; las axilas de las escamas presentan fieltro con un grupo de hasta 8 espinas cortas y negras; areolas persistentes y en el fruto se conservan los restos secos del perianto. El fruto es de color rojo cuando madura. El periodo de producción de frutos maduros termina a finales de junio. Las semillas son numerosas de color negro de 4 mm de largo (Méndez, 2003).



Figura 1. Individuo de *P. gaumeri*. **A:** Individuo en floración. **B:** Flor. **C:** Individuo con un fruto verde inmaduro y uno rojo maduro. **D:** Semillas presentadas con una métrica en centímetros.

Esta es una especie endémica del estado de Yucatán, en donde recibe el nombre de *Nejkisin*, *Tso'ots' pak'am* o *K'an chooch*, dándole por consiguiente un valor como un elemento propio que compone la vegetación en la región. Presenta una distribución restringida principalmente a la vegetación de selva baja caducifolia con cactáceas candelabriformes (Figura 2). De acuerdo a estudios demográficos previos (Méndez, 2003), esta cactácea presenta poblaciones poco numerosas y con un reclutamiento de nuevos individuos muy escaso, por lo que es una especie considerada rara. En los últimos años las poblaciones de *P. gaumeri* se han visto disminuidas de manera drástica, debido a las actividades antropogénicas (pérdida de su hábitat, fragmentación y desarrollo urbano), así como a fenómenos naturales (huracanes), llegando al punto que actualmente es considerada una especie "en peligro de extinción" (SEMARNAT, 2010). Por lo anterior se requiere, entre otros aspectos, del conocimiento de la variación existente de las características morfológicas de la especie para tomar medidas de manejo, uso y conservación de algunas de sus poblaciones en peligro de desaparecer.

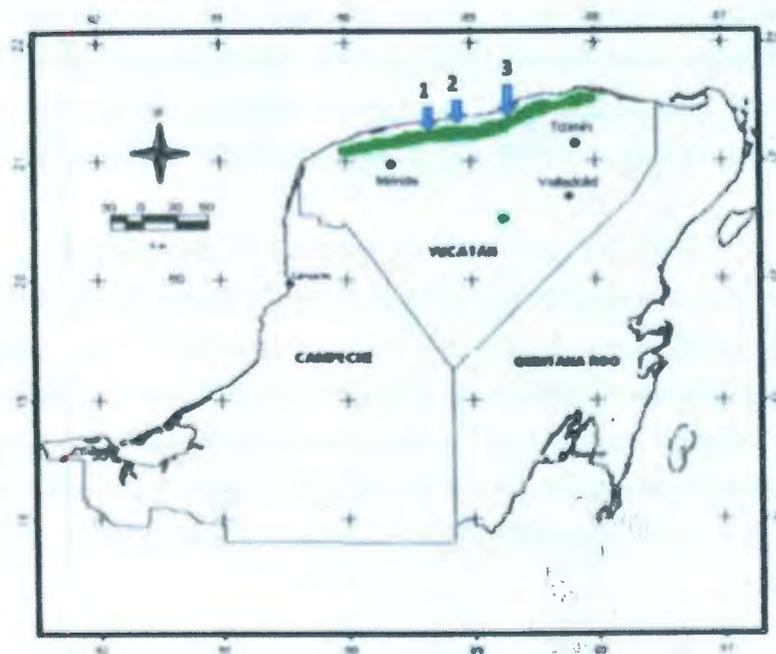


Figura 2. Distribución y hábitat de *Pterocereus gaumeri* (●). Sitios de estudio: San Antonio (1), Chumhabin (2) y Yalsihon (3).

Variabilidad fenotípica

Las diferencias morfológicas que generalmente permiten discriminar entre especies de un mismo género, son producto de la discontinuidad genética resultante del aislamiento en la reproducción y la interacción de esta información genotípica con el ambiente (Wcislo, 1989). La variación dentro de una especie es un fenómeno común que se ha observado cuando se estudia a lo largo de un rango geográfico, como producto de las diferencias ambientales entre sitios (plasticidad fenotípica), de las diferencias heredables (diferencias genotípicas) entre las subpoblaciones en diferentes sitios o una combinación de ambas (Pigliucci *et al.*, 2006; Valladares *et al.*, 2001; Blumer, 1996). Por lo tanto, especies que presenten un potencial para la plasticidad fenotípica, muestran ventajas adaptativas en ambientes que sean inestables, heterogéneos o de transición, ya que los individuos que desarrollen cambios tendrán la capacidad de explorar nuevos nichos y en consecuencia pueden ampliar su tolerancia ambiental e inclusive algunas teorías predicen que a mayores niveles de heterogeneidad ambiental se puede presentar altas magnitudes de plasticidad fenotípica (Pedroso *et al.*, 2010; Miranda, 2008). Se ha observado que el efecto de las variables ambientales locales, en una misma especie, puede dar origen a diversos grados de plasticidad fenotípica, por lo que los patrones de variación ambiental influyen en la divergencia de los rasgos entre las poblaciones (Stearns, 1989).

La variabilidad en el fenotipo proporciona una herramienta útil en estudios taxonómicos, pues generalmente es un indicador efectivo a nivel específico, complementándose con los nuevos métodos moleculares de discriminación de especies (Dunn, 2003; Futuyma, 1998). También puede ser utilizada para realizar estimaciones acerca de la variabilidad genética tanto a nivel de especie como a nivel poblacional a través de la evaluación del grado de diferenciación fenotípica. Esta información es de gran importancia ya que forma parte de los criterios de evaluación del riesgo de extinción de plantas en la NOM-059 (SEMARNAT, 2010).

Estudios acerca de la variación fenotípica en cactáceas, es amplio y han sido realizados en una gran diversidad de especies y formas de vida (Aragane *et al.*, 2011; Hernández-Hernández, 2011; Tel-Zur *et al.*, 2011; Casas *et al.*, 2006; Castillo-Martínez *et al.*, 2005; Arellano y Casas, 2003) e inclusive en especies con alguna categoría de riesgo (Raguso

et al., 2003; Nobel, 1980). Dentro de estos estudios se ha mostrado que algunas especies presentan un alto grado de diferenciación inter e intrapoblacional, tanto genéticamente (Loftis *et al.*, 2009; Parker y Hamrick, 1992), como en aspectos de la historia de vida de las especies (Komac y Alados, 2011; Vázquez-Sánchez *et al.*, 2007; Martorell *et al.*, 2006). Se ha reportado que las variaciones fenotípicas observadas podrían ser producto de adaptaciones a características específicas del hábitat, como la pendiente y orientación, la altitud, entre otros (Cody, 1986), así como de la deriva genética producto del aislamiento geográfico (Muñoz-Urías *et al.*, 2008). De acuerdo a lo anterior, es importante señalar que los patrones de variación observados en estos estudios pueden ser producto de distintos procesos, cuya acción afecta la frecuencia genética de las poblaciones (como el flujo génico, deriva génica, selección natural, entre otros) o actúa a nivel del fenotipo (plasticidad fenotípica).

Fenología

La fenología se refiere al estudio de los eventos biológicos periódicos que son influenciados por el ambiente, estos eventos son divididos en estados fenológicos que pueden ser tanto vegetativos (crecimiento) como reproductivos (floración, fructificación y dispersión). Se ha observado que los estados fenológicos de una especie pueden afectar a las plantas a múltiples niveles, desde los eventos reproductivos individuales de la planta y las interacciones con otros organismos (polinizadores y dispersores), hasta las dinámicas poblacionales y el funcionamiento del ecosistema (Schwartz, 2003; Rathcke y Lacey, 1985). Los estudios fenológicos son de suma importancia ya que pueden ser un indicador de la respuesta de los organismos a las condiciones climáticas y edáficas de una zona en particular, ya que las plantas presentan ciclos de actividad (vegetativa o reproductiva) que se ajusta a la estacionalidad del ambiente en el que viven, formando parte de las estrategias ecológicas de dichos organismos. A través de ellos se puede obtener información detallada de las etapas reproductivas y de crecimiento, asimismo es un aspecto que forma parte en los estudios acerca de la caracterización de una especie, complementando aquellas investigaciones sobre la caracterización morfológica que puede influenciar directamente sobre la decisión en el manejo y producción de una especie o una comunidad vegetativa (Gutiérrez, 2005; Gasulla *et al.*, 2001; Maureira *et al.*, 1996).

Son pocos los trabajos realizados en cactáceas en este aspecto. Algunos estudios a nivel internacional y con cactus columnares, son los trabajos comparativos de Nassar y Emaldi (2008) acerca de dos especies de cardones (*Stenocereus griseus* (Haw.) Buxb. y *Cereus repandus* (L.) Mill.) en los que trataban la fenología reproductiva y su regeneración en Venezuela. Otro trabajo es el realizado por Rosello y Belmonte (1999) en Chile y a partir del cual se obtuvo la caracterización fenotípica de la población de *Browningia candelaris* (Meyen) Britt. et Rose, a través del registro del patrón fenológico y de crecimiento. Por último se encuentra el trabajo realizado por Novoa *et al.* (2005) sobre la fenología del cactus *Neoraimondia arequipensis* subsp. *roseiflora* en Perú, en el cual se evaluó cada una de las fenofases que presentaba la especie. En este se concluye que las fenofases que más importancia tuvieron en el análisis fueron la floración y fructificación, dejando al evento vegetativo como aquel que presenta el menor aporte.

En el caso de *P. gaumeri*, son pocos los estudios realizados sobre la especie, tratando temas ecológicos acerca de la biología germinativa (Dorantes, 1997), la distribución, abundancia, dinámica poblacional y biología reproductiva (Méndez, 2003). De manera general, estos trabajos muestran la presencia de variabilidad intra e interpoblacional en esta especie. Sin embargo, en la actualidad no existen estudios relacionados con la variabilidad de las poblaciones desde el punto de vista morfo-fenológico. Por lo tanto, es de vital importancia generar información sobre la especie, en especial acerca de la variabilidad de sus poblaciones, dado que es una especie considerada rara y presenta un estatus de "peligro de extinción". Así mismo, *P. gaumeri* presenta la característica de ser una especie endémica de la selva baja caducifolia con cactáceas candelabrifformes, un tipo de vegetación, que como mencionan Durán y Méndez (2010), forma parte de las principales zonas de endemismo presentes en la Península de Yucatán propuestas en el estudio de Espadas *et al.* (2003). Por consiguiente, podemos pensar que debido al estatus en que se encuentra la especie, así como el hecho de que es un elemento propio de este tipo de selva, sea considerada una posible "especie bandera" para poder medir el grado de conservación de su hábitat y así poder, tanto salvaguardar como tomar las medidas necesarias, para la permanencia de sus poblaciones en peligro de desaparecer.

HIPÓTESIS

Pterocereus gaumeri (Britton & Rose) Mac Dougall & Miranda es una especie con una aparente plasticidad morfológica y fenológica entre los individuos presentes en diferentes localidades. Estas diferencias fenotípicas dentro y entre localidades pueden ser resultado de la variación ambiental. Por lo tanto se espera que aquellas poblaciones que se encuentren en hábitats con condiciones diferentes de las variables ambientales presenten diferencias fenotípicas.

OBJETIVOS

Objetivo general

Contribuir al conocimiento de la biología de la especie *Pterocereus gaumeri*, una cactácea rara y amenazada del estado de Yucatán, México; por medio del enfoque de la variabilidad fenotípica, a través de la evaluación morfológica y fenológica de sus poblaciones.

Objetivos específicos

1. Comprobar la presencia de variación fenotípica dentro y entre las localidades de *Pterocereus gaumeri*.
2. Analizar la presencia de variación fenotípica en los caracteres vegetativos de *P. gaumeri*, a través de las condiciones estacionales anuales.
3. Caracterizar los patrones fenológicos en cada una de las localidades muestreadas en relación a la respuesta de la variación climática anual.

ESTRATEGIA EXPERIMENTAL

El trabajo de campo fue realizado en tres sitios de estudio del estado de Yucatán, México (Figura 2); denominados: San Antonio (21°16'N, 89°19'W), Chumhabin (21°18'N, 89°10'W) y Yalsihon (21°21'N, 88°38'W); ubicados a lo largo del área de distribución de *Pterocereus gaumeri*. En la Figura 3 podemos observar, que para evaluar la variabilidad fenotípica, se llevó a cabo en cada sitio el registro anual y estacional de las características morfológicas y fenológicas de al menos 30 individuos por localidad. Para el caso particular del registro de las características morfológicas del fruto, se llevó a cabo la protección de aquellos en estado inmaduro para evitar la depredación y una vez maduros fueron colectados y procesados en el Laboratorio de Procesamiento de Semillas de la Unidad de Recursos Naturales, en el Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. Simultáneamente a la toma de datos de fenotípicos, se realizó el registro de caracteres vegetativos para los tres sitios, durante las épocas estacionales de secas, lluvias y nortes, para poder observar si las características presentaban variación por los cambios climáticos en estas temporadas, ya que en el estado de Yucatán se presentan periodos estacionales bien marcados.

En el caso de la caracterización de las condiciones climáticas, los registros fueron obtenidos a partir de la base de datos de temperatura y precipitación promedio mensual de la Comisión Nacional del Agua, generados por estaciones meteorológicas localizadas en las poblaciones de Chicxulub, Telchac y Yalsihon, Yucatán; abarcando hasta 50 años de registros. Una vez obtenidos los datos, fueron comparados mediante la utilización de gráficas ombrotérmicas (representación de los componentes de temperatura y precipitación), para el caso de las condiciones ambientales, y fenogramas (frecuencias de las fenofases encontradas a lo largo del año), para las etapas fenológicas encontradas. Los datos obtenidos fueron analizados y con ellos se evaluó la presencia de variabilidad fenotípica en las tres poblaciones de la cactácea, así como su respuesta ante las condiciones ambientales

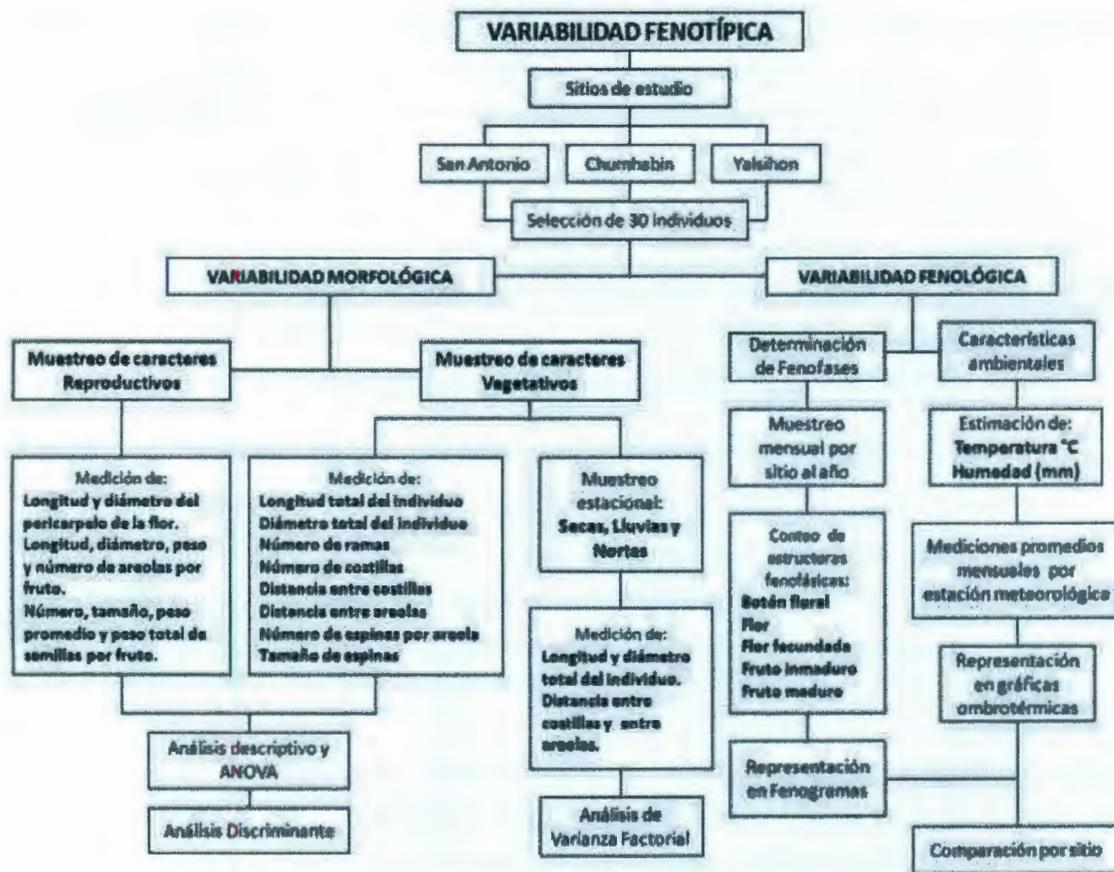


Figura 3. Diagrama de la estrategia experimental utilizada en el estudio.

BIBLIOGRAFÍA

Álvarez, R., H. Godínez-Álvarez, U. Guzmán 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.

Anderson, E., S. Arias and N. Taylor (1994). *Threatened Cacti of Mexico*. Royal Botanical Gardens. Kew, London. 135 p.

- Aragne, M., Y. Sasaki, J. Nakajima, N. Fukumori, M. Yoshizawa, Y. Suzuki, S. Kitagawa, K. Mori, S. Ogino, I. Yasuda and S. Nagumo (2011). Peyote identification on the basis of differences in morphology, mescaline content and trnL/trnF sequence between *Lophophora williamsii* and *L. diffusa*. *Journal of Natural Medicines*, 65, 103–110.
- Arellano, E. and A. Casas (2003). Morphological variation and domestication of *Escontria chiotilla* (Cactaceae) under silvicultural management in the Tehuacán Valley, Central Mexico. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 50, 439-453.
- Arias, S. (1997). Distribución general de cactáceas, en: *Suculentas Mexicanas: Cactáceas*. Valles, C. (ed), Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Universidad Nacional Autónoma de México, Centro Universitario de Comunicación de la Ciencia y Secretaría de Medio Ambiente Recursos Naturales y Pesca/Procuraduría Federal de Protección al Ambiente; CVS Publicaciones. México. pp. 17-25.
- Arreola, H. (1997). Formas de vida y características morfológicas, en: *Suculentas Mexicanas: Cactáceas*. Valles, C. (ed), Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Universidad Nacional Autónoma de México, Centro Universitario de Comunicación de la Ciencia y Secretaría de Medio Ambiente Recursos Naturales y Pesca/Procuraduría Federal de Protección al Ambiente; CVS Publicaciones. México. pp. 27-35.
- Blumer, L. (1996). Phenotypic Variation in Plants, in: *Tested Studies for Laboratory Teaching*, Glase, J. (ed). Association for Biology Laboratory Education, 18, 231-247.
- Bravo-Hollis, H. (1978). *Las Cactáceas de México: Volumen I*. Universidad Nacional Autónoma de México, México. 743 p.
- Bravo-Hollis, H. y H. Sánchez-Mejorada (1991). *Las Cactáceas de México: Volumen II*. Universidad Nacional Autónoma de México, México. 404 p.
- Cancino, J., H. Romero-Schmidt, A. Ortega-Rubio and J. León de la Luz (1995). Observations on distribution and habitat characteristics of the endangered Mexican endemic cacti *Stenocereus eruca*. *Journal of Arid Environments*, 29, 55-62.

- Casas, A., J. Cruse-Sanders, E. Morales, A. Otero-Arnaiz and A. Valiente-Banuet (2006). Maintenance of phenotypic and genotypic diversity in managed populations of *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) by indigenous peoples in Central Mexico. *Biodiversity and Conservation*, 15, 879-898.
- Castillo-Martínez, R., M. Livera-Muñoz y G. Márquez-Guzmán (2005). Caracterización morfológica y compatibilidad sexual de cinco genotipos de pitahaya (*Hylocereus undatus*). *Agrociencia*, 39, 183-194.
- Cody, M. (1986). Distribution and morphology of columnar cacti in tropical deciduous woodland, Jalisco, México. *Vegetatio*, 66, 137-145.
- Durán, R. y M. Méndez (2010). Selva baja caducifolia con cactáceas candelabriformes, en: *Biodiversidad y Desarrollo Humano en Yucatán*, Durán, R. y M. Méndez (eds). Centro de Investigación Científica de Yucatán, Programa de Pequeñas Donaciones-Fondo para el Medio Ambiente Mundial, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Secretaría de Desarrollo Urbano y Medio Ambiente. México. pp. 141-142.
- Dunn, C. P. (2003). Keeping taxonomy based in morphology. *Trends in Ecology and Evolution*, 18, 270-271.
- Dorantes, A. (1997). Germinación de tres especies en peligro de extinción: *Pterocereus gaumeri* Britton & Rose, *Coccothrinax readii* Quero y *Pseudophoenix sargentii* Wendl. Ex Sarg. Tesis de Licenciatura. Instituto Tecnológico Agropecuario No. 2, México. 81 p.
- Espadas, C., R. Durán and J. Argáez (2003). Phylogeographic analysis of taxa endemic to Yucatan Peninsula using geographic information systems, the DOMAIN heuristic method and parsimony analysis of endemism. *Diversity and Distribution*, 9, 313-330.
- Flores, J., R. Durán y J. Ortiz (2010). Comunidades vegetales terrestres, en: *Biodiversidad y Desarrollo Humano en Yucatán*, Durán, R. y M. Méndez (eds). Centro de Investigación Científica de Yucatán, Programa de Pequeñas Donaciones-Fondo para el Medio Ambiente Mundial, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Secretaría de Desarrollo Urbano y Medio Ambiente. México. pp. 125-129.

- Futuyma, D. J. (1998). *Evolutionary Biology*. Sinauer Associates, Inc, Sunderland. 751 p.
- Gasulla, F., S. Fos y E. Barreno (2001). Comportamiento fenológico y variabilidad fenotípica de *Pinus canariensis* Chr. Sm. Ex DC., en: Actas del III Congreso Forestal Español-Sierra Nevada, Junta de Andalucía-Sociedad Española de Ciencias Forestales (eds), Coria Gráficas. Sevilla, pp. 49-55.
- Gutiérrez, R. (2005). Fenología y variaciones estacionales de nutrientes en fanerófitos mediterráneos. *Ecosistemas*, 14, 148-152.
- Hernández-Hernández, T., H. Hernández, J. A. De-Nova, R. Puente, L. Eguiarte and S. Magallón (2011). Phylogenetic relationships and evolution of growth form in Cactaceae (Caryophyllales, Eudicotyledoneae). *American Journal of Botany*, 98, 44–61.
- Hernández, H. and R. Bárcenas (1995). Endangered cacti in the Chihuahuan desert: I. Distribution patterns. *Conservation Biology*, 9, 1176-1188.
- Hernández, H. y H. Godínez (1994). Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. *Acta Botánica Mexicana*, 26, 33-52.
- Hernández, S., R. López, P. Sánchez, M. Villareal, S. Parra, F. Porras y J. Corrales (2008). Variación Fenotípica entre y dentro de las poblaciones silvestres de Chile del Noroeste de México. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 31, 323-330.
- Juliana, J. and F. Janzen (2007). Can natural phenotypic variances be estimated reliably under homogeneous laboratory conditions? *Journal Compilation*, 20, 1406-1414.
- Kiesling, R., M. Saravia, L. Oakley, N. Muruaga, D. Metzging y L. Novara (2011). Flora del Valle de Lerma: Cactaceae Juss. *Aportes Botánicos de Salta-Ser. Flora*, 10, 1-142.
- Komac, B. and C. Alados (2011). Fluctuating asymmetry and *Echinospartum horridum* fitness components. *Ecological Indicators*, 18, 252-258.
- Loftis, D., A. Echelle, H. Koike, R. Van Den Bussche and C. Minckley (2009). Genetic structure of wild populations of the endangered desert Pupfish complex (Cyprinodontidae: *Cyprinodon*). *Conservation Genetic*, 10, 453–463.

- Martorell, C., E. Vega and E. Ezcurra (2006). Morphological consequences of the trade-off between growth and reproduction in a columnar cactus (*Lophocereus schottii*). *Plant Ecology*, 183, 125-131.
- Maureira, M., A. Lavín y A. del Pozo (1996). Caracterización fenotípica y fenológica de siete accesiones chilenas de *Fragaria chilensis* (L.) Duch. *Agricultura Técnica*, 56, 201-210.
- Méndez, M. (2003). Estudio poblacional de *Pterocereus gaumeri* (Britton & Rose) Mac Dougal & Miranda, especie rara y endémica de la Península de Yucatán. Tesis de Doctorado. Centro de Investigación Científica de Yucatán, México. 123 p.
- Miranda, J. (2008). Plasticidad fenotípica en la germinación de *Cephalocereus palmeri* var. *sartorianus* (Rose) Krainz., (Cactaceae) bajo dos condiciones de luz. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología, A.C., México. 70 p.
- Mousseau, T. and C. Fox (1998). The adaptive significance of maternal effects. *Trends in Ecology and Evolution*, 13, 403-407.
- Muñoz-Urías, A., G. Palomino-Hasbach, T. Terrazas, A. García-Velázquez y E. Pimienta-Barrios (2008). Variación anatómica y morfológica en especies y entre poblaciones de *Opuntia* en la porción sur del desierto Chihuahuense. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 83, 1-11.
- Nassar, J. y U. Emaldi (2008). Fenología reproductiva y capacidad de regeneración de dos cardones, *Stenocereus griseus* (Haw.) Buxb. y *Cereus repandus* (L.) Mill. (Cactaceae). *Acta Botánica Venezolana*, 31, 495-528.
- Nobel, P. (1980). Morphology, Surface Temperatures, and Northern Limits of Columnar Cacti in the Sonoran Desert. *Ecology*, 61, 1-7.
- Novoa, S., A. Ceroni y C. Arellano (2005). Contribución al conocimiento de la fenología del cactus *Neoraimondia arequipensis* subsp. *roseiflora* (Werdermann & Backeberg) Ostolaza (Cactaceae) en el Valle del Río Chillón, Lima-Perú. *Ecología Aplicada*, 4, 35-40.

- Parker, K. and J. Hamrick (1992). Genetic diversity and clonal structure in columnar cactus, *Lophocereus schottii*. American Journal of botany, 79, 86-96.
- Pedroso, H., L. Rocha-Filho y C. Lomónaco (2010). Variación fenotípica de plantas del Cerrado (Sabana brasileña) frente a la heterogeneidad ambiental. Ecosistemas, 19, 24-36.
- Pérez, A. y B. Cabezudo (2009). Ecomorfología y fenomorfología: datos fundamentales para el conocimiento de las adaptaciones y la fenología de la vegetación mediterránea, en: 5° Congreso Forestal Español, Mayor, A. (ed). Sociedad Española de Ciencias Forestales. Ávila. pp 1-10.
- Pigliucci, M., C. Murren and C. Schlichting (2006). Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation. Review. The Journal of Experimental Biology, 209, 2362-2367.
- Raguso, R., C. Henzel, S. Buchmann and G. Nabhan (2003). Trumpet flowers of the sonoran desert: floral biology of *Peniocereus* cacti and sacred *Datura*. International Journal of Plant Sciences, 164, 877-892.
- Ramírez, J. (2010). Plasticidad fenotípica y diferenciación genética inter- e intrapoblacional en *Quercus suber* L.: Evaluación mediante caracteres fisiológicos y marcadores moleculares. Tesis de Doctorado. Universidad Politécnica de Madrid, España. 128 p.
- Rathcke, B. y E. Lacey (1985). Phenological patterns of terrestrial plants. Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics, 16, 179-214.
- Rosello, E. y E. Belmonte (1999). Fenología de *Browningia candularis* (Meyen) Britt. et Rose en la Quebrada de Cardones, Norte de Chile. IDESIA, 17, 47-55.
- Schwartz, M. (2003). *Phenology: An Integrative Environmental Science*. Kluwer Academic Publishers, Netherlands. 564 p.
- SEMARNAT (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales) (2010). *Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección Ambiental-Especies Nativas de México de Flora y Fauna Silvestres-Categorías de Riesgo y Especificaciones para su Inclusión o Cambio-Lista de Especies en Riesgo*. Diario Oficial de la Federación, México. 78 p.

- Stearn, S. (1989). The evolutionary significance of phenotypic plasticity. *Bioscience*, 39, 436-445.
- Tel-Zur, N., Y. Mizrahi, A. Cisneros, J. Mouyal, B. Schneider and J. Doyle (2011). Phenotypic and genomic characterization of vine cactus collection (Cactaceae). *Genetic Resources and Crop Evolution*, 58, 1075–1085.
- Vázquez-Sánchez, M., T. Terrazas and S. Arias (2007). Morphology and anatomy of the *Cephalocereus columna-trajani* cephalium: why tilting? *Plant Systematics and Evolution*, 265, 87–99.
- Valladares, F., L. Balaguer, E. Martínez Ferri, E. Pérez Corona y E. Manrique (2001) Causas, tendencias e implicaciones para el cultivo en vivero y el éxito de las repoblaciones de la variabilidad fenotípica de las plantas leñosas: el caso de *Quercus ilex* y *Q. coccifera*, en: Actas del III Congreso Forestal Español, Pardos, J. (ed). SECF-Junta de Andalucía, Granada. pp. 298-304.
- Verhulst, J., C. Montaña, M. Mandujano and M. Franco (2008). Demographic mechanisms in the coexistence of two closely related perennials in a fluctuating environment. *Oecologia*, 156, 95-105.
- Wallace, B. (1982). Phenotypic variation with respect to fitness: the basis for rank-order selection. *Biological Journal of the Linnean Society*, 17, 269-274.
- Wcislo, W. (1989). Behavioral environments and evolutionary change. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20, 137-169.

EVALUACIÓN DE LA VARIACIÓN FENOTÍPICA ENTRE LAS POBLACIONES DE *Pterocereus gaumeri*, ESPECIE AMENAZADA DEL ESTADO DE YUCATÁN, MÉXICO

INTRODUCCIÓN

El estudio de la variación fenotípica ha sido un importante aspecto para entender el desarrollo de las plantas (De Renzi *et al.*, 1995). Dentro de las características de un organismo, se encuentran aquellas que le permiten a dicho organismo existir en las condiciones de su hábitat, ya sea permitiéndole hacer uso eficiente de los recursos disponibles (nutrimentos, agua, calor o luz) o confiriéndole un grado de protección contra algunos factores adversos (Nassar y Emaldi, 2008; Singh y Kushwaha, 2005; Nobel, 1980). Estas características juegan un papel importante en las plantas que se distribuyen en los hábitats que presentan condiciones estresantes o cambiantes, por lo que es frecuente observar que estas especies vegetales se encuentran adaptadas específicamente a estos tipos de ambientes heterogéneos (Mauseth, 1999).

Entre los tipos de vegetación que presentan cierto grado de estrés ambiental o cambios estacionales, se encuentran los bosques tropicales secos. Estos hábitats se caracterizan por estar compuestos de una gran variedad de formas de vida y un mosaico de tipos funcionales (características bióticas), adaptados a la sequía estacional que se encuentra estrechamente relacionada a este tipo de vegetación (característica climática) (Sánchez-Azofeifa *et al.*, 2003). A pesar de esto, los bosques tropicales secos son uno de los ecosistemas más frágiles y menos protegidos, siendo uno de los principales problemas la deforestación que afecta tanto a los factores bióticos como a los abióticos, que a su vez controlan la expresión fenotípica en las comunidades de plantas y que pueden tener severas consecuencias para las comunidades que interactúan o dependen de ellas (Singh y Kushwaha, 2005). Es por esto, que de los bosques tropicales, el de tipo seco es considerado uno de los de alta prioridad para la conservación (Miles *et al.*, 2006).

En el caso de la Península de Yucatán, podemos encontrar a uno de los bosques tropicales secos más abundantes y diversos de México (aproximadamente el 17% de la diversidad floral en el país) (White y Hood, 2004). Dentro de éstos, en la parte norte de la península, en el estado de Yucatán, se presenta un tipo de bosque seco denominado "Selva baja espinosa con cactáceas candelabrifformes" (Miranda, 1958), el cual es uno de los tipos más secos de la región. Entre los aspectos más peculiares de esta comunidad está la presencia de especies con espinas, tanto en sus tallos como en sus ramas y hojas, además de que presenta un gran número de especies de cactáceas, muchas de las cuales son endémicas, y dentro de las cuales se encuentra *Pterocereus gaumeri* (Durán y Méndez, 2010).

Estudios realizados acerca de la variación fenotípica tanto en aspectos morfológicos como fenológicos en los bosques tropicales secos en la región del estado de Yucatán, son muy escasos, abarcando desde la fenología en respuesta a variables ambientales o factores fisiológicos de un grupo de especies (Estrada-Medina *et al.*, 2012; Valdéz-Hernández *et al.*, 2010) hasta la variación morfológica de algunas especies de cactáceas (Ciau-Cardozo, 2004). Dada la importancia que tiene la variación fenotípica en estas comunidades vegetales y la falta de estudios, es importante generar información que nos permita entender cuestiones como el desarrollo y permanencia de la vegetación en su hábitat, específicamente en la selva baja espinosa con cactáceas candelabrifformes del estado de Yucatán. Es por esto que en este trabajo se pretende evaluar la presencia de variación fenotípica

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitios de estudio

Pterocereus gaumeri es una especie que se encuentra distribuida, principalmente, en la vegetación denominada selva baja caducifolia con cactáceas candelabrifformes, la cual se presenta como una franja de vegetación de 10 a 15 km de ancho que se extiende paralela a la costa en la región norte del estado de Yucatán, México (Méndez, 2003; Olmsted *et al.*, 1999). Este tipo de vegetación crece sobre una zona conformada por terrenos llanos con rocas que afloran en la superficie, presenta un clima de tipo BS₁ (h') w i según la

clasificación climática de Köppen modificada por García (2004) el cual corresponde al semiárido, cálido con lluvias en verano y con un periodo de sequía marcado (Febrero a Mayo) y precipitaciones que oscilan entre 500 y 600 mm al año, siendo una transición con el clima más seco de los semiáridos. Esta vegetación se encuentra caracterizada por la presencia de árboles de hasta 12 m de altura, con un diámetro de tallo menor a 10 cm y la mayoría de los individuos presentan un follaje formado por hojas deciduas (Flores *et al.*, 2010).

Entre las especies dominantes en esta vegetación se encuentran *Acacia collinsii* Saff., *Bursera simaruba* (L.) Sarg., *Gymnopodium floribundum* Rolfe, *Caesalpinia gaumeri* Greenm., *Acacia gaumeri* S.F. Blake, *Ipomoea carnea* Jacq. Así como algunas especies de cactáceas, de entre las cuales podemos encontrar a *Acanthocereus tetragonus* (L.) Hummelinck, *Nopalea gaumeri* Britton & Rose, *N. inaperta* Schott ex Griffiths, *Mammillaria gaumeri* (Britton & Rose) Orcutt, *Stenocereus laevigatus* (Salm-Dyck) Buxb. y *Pilosocereus gaumeri* (Britton & Rose) Backeb. (Godoy, 2011; Durán y Méndez, 2010).

El desarrollo de este trabajo se llevó a cabo en tres sitios donde se ha corroborado en detalle la presencia de individuos de *P. gaumeri* en el estado de Yucatán, México: *San Antonio* (21°16'N; 89°19'W) ubicado a 8.8km del poblado de Dzemul hacia la costa, en el municipio de Dzemul; *Chumhabin* (21°18'N; 89°10'W) localizado a 5.09km del poblado de San Crisanto en el municipio de Sinanché y por último el sitio de *Yalsihon* (21°21'N, 88°38'W) perteneciente al municipio de Dzilam de Bravo, se encuentra ubicado a 27km del cruce al poblado de Yalsihon, en la carretera Dzilam González-Dzilam de Bravo (Figura 4).

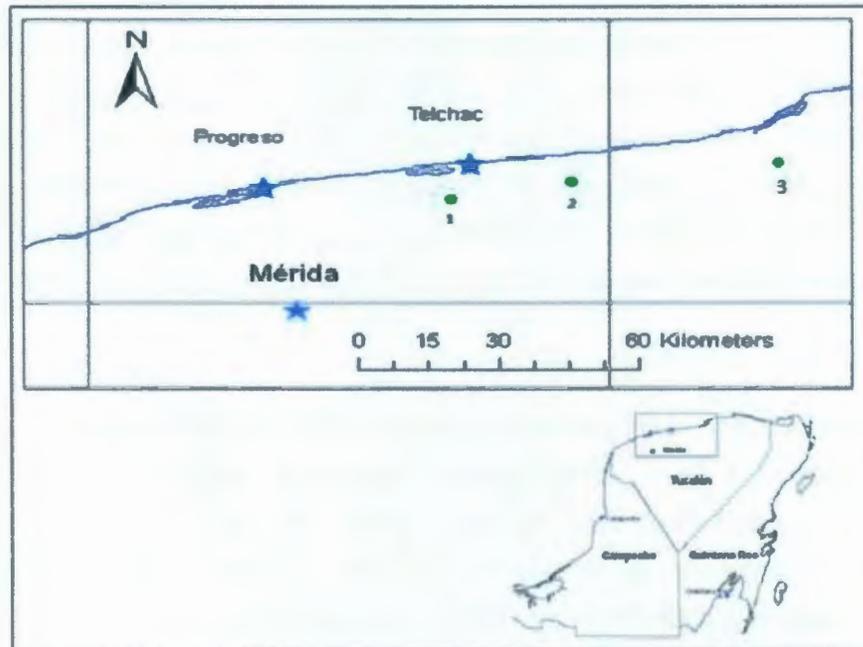


Figura 4. Sitios de estudio de *Pterocereus gaumeri*. Los sitios son (1) San Antonio. (2) Chumhabin. (3) Yalsihon.

El sitio de San Antonio presenta una vegetación cuyo estrato arbóreo llega a alcanzar hasta 10 m de altura y con diámetros aproximadamente de 25 cm. Este sitio ha sido sometido a actividades ganaderas no intensivas, pero sí constantes, así como a la extracción de madera por parte de los pobladores de la región, sin embargo, se reconoce que el área donde se realizó el muestreo no ha presentado perturbaciones en un periodo alrededor de los 50 años. Dentro de las especies más importantes que caracterizan a la vegetación, en términos de abundancia y frecuencia, podemos encontrar a *Nopalea gaumeri*, *Agave angustifolia* Haw., *Gymnopodium floribundum*, *Acanthocereus tetragonus*, *Pilosocereus gaumeri*, *Pterocereus gaumeri*, *Acacia pringlei* Rose, *Guaiacum sanctum* L., *Randia obcordata* S. Watson y *Malpighia souzae* Miranda.

En el caso del sitio de Chumhabin, presenta una vegetación que alcanza una altura máxima de 8 m y la mayoría de los árboles tienen un diámetro que no excede los 15 cm, por lo que es la población con la vegetación más baja. El lugar ha sido conservado para actividades de caza y recolección de leña, esporádicamente. Cabe mencionar que en este sitio se presenta un tipo de vegetación secundaria que tiene una antigüedad menor a 50

años. En donde podemos encontrar, dentro de las especies más abundantes de la localidad, a *Acanthocereus tetragonus*, *Gymnopodium floribundum*, *Acacia gaumeri*, *Podopterus mexicanus* Bonpl., *Pilosocereus gaumeri*, *Randia obcordata*, *Pterocereus gaumeri*, *Stenocereus eichlamii* (Britton & Rose) Buxb. ex Bravo, *Croton malvaviscifolius* Millsp., *Agave angustifolia*, *Nopalea gaumeri*, entre otras.

Por último, el sitio de Yalsihon presenta una altura de vegetación que alcanza alrededor de los 13m, siendo de los tres sitios el que exhibe la vegetación más elevada. De acuerdo a los pobladores de las cercanías es un área que ha sido conservada desde aproximadamente 80 a 100 años y no tiene rastros de introducción de ganado. Dentro de este sitio podemos encontrar especies representativas tales como *Anthurium schlechtendalii* Kunth, *Acanthocereus tetragonus*, *Plumeria obtusa* L., *Nopalea inaperta*, *Pterocereus gaumeri*, *Malpighia souzae* Miranda., *Cnidioscolus souzae* McVaugh., *Pilosocereus gaumeri*, *Neea choriophylla* Standl., *Zapoteca formosa* (Kunth) H.M. Hern. y *Bursera simaruba*.

Estos sitios fueron seleccionados a partir del trabajo realizado por Méndez (2003), tomando en cuenta la conservación de la vegetación, así como la abundancia de los individuos de *P. gaumeri*.

Muestreo de los individuos de las localidades

En cada sitio se estableció una parcela de una hectárea en donde se ubicaron a los individuos adultos de *Pterocereus gaumeri*, eligiendo esta etapa debido a que la fecha de inicio del muestreo coincidió con la época de floración de la especie. Se localizó la mayor cantidad de individuos con estructuras reproductivas, ya que se tiene reportes que la especie presenta una baja cantidad de frutos maduros a nivel poblacional, debido a la alta pérdida de frutos en estado inmaduro (aprox. el 78% y 89% de pérdida en Chumhabin y San Antonio, respectivamente) (Méndez, 2003). En los tres sitios se identificaron respectivamente al menos 30 individuos, aunque el número final dependió de su presencia en cada localidad. Los individuos fueron georreferenciados y marcados para llevar un registro a lo largo del tiempo de evaluación.

La evaluación se efectuó a partir de febrero del 2012 y se hicieron mediciones mensuales por un año. Durante este periodo se registraron los caracteres reproductivos, a partir de los cuales se llevó a cabo la identificación de las etapas reproductivas o fenofases. Durante el periodo de fructificación se llevó a cabo la protección de los frutos inmaduros (verdes), tomando en cuenta que es en este estado en donde se ha reportado que los frutos son posiblemente depredados con mayor frecuencia (Méndez, 2003). Posteriormente, para el registro de las características de fruto y semilla, los frutos en estado maduro fueron colectados y procesados en el Laboratorio de Procesamiento de Semillas del Centro de Investigación Científica de Yucatán A.C., México.

Características morfológicas evaluadas

Una vez localizados los individuos se tomó el registro de 18 caracteres morfológicos preseleccionados para su posterior evaluación, de los cuales ocho fueron clasificados como pertenecientes a estructuras vegetativas y 10 de estructuras reproductivas: dos caracteres de flor, cuatro de fruto y cuatro de semilla (Cuadro 1). Las características fueron escogidas en base a dos fuentes, la primera a partir de la descripción específica para *P. gaumeri* propuesta por Bravo-Hollis (1978), en la que se seleccionan caracteres que muestran alguna variación morfológica observable; la segunda fuente fue obtenida a partir de las características que resultaban ser las más importantes en la literatura basada en especies de cactáceas columnares, esto debido a la falta de información de estudios previos relacionados a los caracteres de la especie (Arellano y Casas 2003; Parker y Hamrick, 1992; Cody, 1986).

Cuadro 1. Caracteres morfológicos registrados para *Pterocereus gaumeri*.

Código	Caracteres	Unidad de medida
Vegetativos		
LT	Longitud total del individuo	cm
DT	Diámetro total del individuo	cm
NR	Número de ramas	número
NC	Número de costillas	número
DC	Distancia entre costillas	cm
DA	Distancia entre areolas	cm
NEV	Número de espinas por areola	número
TEV	Tamaño de espinas	mm
Flor		
LP	Longitud del pericarpelo de la flor	mm
DP	Diámetro del pericarpelo de la flor	mm
Fruto		
LF	Longitud del fruto	mm
DF	Diámetro del fruto	mm
PF	Peso del fruto	g
NAF	Número de areolas por fruto	número
Semilla		
NS	Número de semillas por fruto	número
TS	Tamaño de semillas	mm
PPS	Peso promedio por semilla	g
PTS	Peso total de semillas por fruto	g

Análisis de los datos

La variación fenotípica se analizó desde las siguientes perspectivas. Se obtuvo la estadística básica por grupo de individuos con base en su sitio de muestreo. Posteriormente, se realizaron los análisis de varianza considerando cada uno de los caracteres evaluados entre los individuos de los diferentes sitios, esto para determinar la existencia de posibles diferencias entre los sitios. Una vez obtenido este resultado, se

procedió a evaluar la posible variación fenotípica total empleando al mismo tiempo todas las variables aplicando un análisis discriminante (AD). El AD generó funciones discriminantes que permitieron diferenciar los grupos, así como la aportación de cada carácter a la descripción de la variabilidad observada entre los datos. Los análisis estadísticos fueron obtenidos por medio del programa IBM SPSS Statistics Version 20.0.0.

Por otra parte, se llevó a cabo un análisis de varianza factorial entre las características vegetativas que presentaron diferencias entre los tres sitios y que podían tener variabilidad entre las tres estaciones climáticas que se presentan para la región Península de Yucatán; las estaciones de secas, lluvias y nortes. Fueron seleccionadas las características vegetativas ya que son las que se encuentran presentes entre las diferentes estaciones.

Asimismo, se abordó la variación fenotípica a través de la comparación entre las características fenotípicas y el ambiente (estacionalidad). Se realizó la caracterización de la variabilidad ambiental y fenológica en cada uno de los sitios de muestreo. La primera a partir de la representación en conjunto con las gráficas ombrotérmicas sensu Gaussen y Bagnouls modificadas por García *et al.* (2005), las cuales tienen la característica de presentar, en una sola gráfica, los componentes de temperatura y precipitación, basada a partir de la fórmula $p = 2t + 14$ (siendo p la precipitación promedio anual y t la temperatura promedio anual), para el caso del régimen de lluvia y temperatura del estado de Yucatán. Los datos utilizados fueron obtenidos a partir de la base de datos de temperatura y precipitación promedio mensual de la Comisión Nacional del Agua, generados por estaciones meteorológicas localizadas en las poblaciones de Chicxulub, Telchac y Yalsihon; abarcando hasta 50 años de registros. La variabilidad fenológica se evaluó a partir de los datos de las fenofases obtenidas, por medio del cual se generó la cronología y se caracterizaron las variables fenológicas o fenofases a través de fenogramas para cada sitio, en donde se presentan las frecuencias de las fenofases encontradas a lo largo del año.

RESULTADOS

Variación Fenotípica

Las características registradas fueron analizadas, inicialmente, por medio de la estadística descriptiva, para ver cómo se comportaban los datos dentro de los tres sitios. En el Cuadro 2, se presentan las características vegetativas y reproductivas promedio obtenidas para cada uno de los sitios, con sus respectivas desviaciones estándar. En estos datos podemos observar la presencia de una tendencia, en la cual, algunos de los valores de los sitios de Chumhabin y San Antonio son cercanos, mientras que para el caso de Yalsihon estos aumentan, como en el caso de la longitud, el diámetro, la distancia entre costillas, la distancia entre areolas y el tamaño de espinas. Sin embargo, para el número de costillas vemos que el menor promedio entre los sitios fue Yalsihon, en comparación con los otros dos, así como en el número de espinas por areola, el número de areolas por fruto y el número de semillas por fruto. A pesar de que se observó una tendencia en los datos, no se pudo obtener de forma precisa la diferencia entre los sitios, esto de acuerdo a los valores de las desviaciones estándar. Debido a lo observado, se realizó un análisis de varianza para ver si estas variables presentan diferencias estadísticas entre los distintos sitios.

Cuadro 2. Promedios de los atributos evaluados en cada uno de los sitios de estudio.

Atributo	San Antonio	Chumhabin	Yalsihon	Total
	Media± ds	Media± ds	Media± ds	Media± ds
Número de ramas	1.10±2.00	1.53±1.76	2.13±2.01	1.59±1.95
Longitud	381.22±299.71	375.70±277.26	729.51±441.99	495.48±381.67
Diámetro	21.57±3.81	21.37±3.46	29.21±5.90	24.05±5.78
Número de costillas	3.61±0.64	3.58±0.65	3.31±0.39	3.50±0.58
Distancia entre costillas	5.15±0.77	5.38±0.78	7.92±1.02	6.15±1.52
Distancia entre areolas	1.80±0.30	1.66±0.30	2.21±0.40	1.89±0.41

ds: desviación estándar.

Capítulo II

Cuadro 2 (Continuación). Promedios de los atributos evaluados en cada uno de los sitios de estudio.

Atributo	San Antonio	Chumhabin	Yalsihon	Total
	Media± ds	Media± ds	Media± ds	Media± ds
Número de espinas por areola	6.68±2.07	6.94±1.86	5.91±2.07	6.51±2.03
Tamaño de espinas por areola	3.61±4.18	4.10±4.83	7.07±3.54	4.93±4.45
Longitud del pericarpelo	3.86±2.63	4.03±2.34	4.10±3.19	4.01±2.72
Diámetro del pericarpelo	3.67±2.51	3.65±2.15	3.27±2.55	3.53±2.38
Longitud del fruto	20.96±15.47	17.03±14.97	16.07±20.13	18.02±16.95
Diámetro del fruto	23.48±17.14	18.55±16.11	17.79±22.56	19.93±18.77
Peso del fruto	14.44±12.23	9.28±11.29	16.68±21.56	13.47±15.86
Número de areolas por fruto	41.49±31.09	39.43±34.04	29.27±35.00	36.73±33.48
Número de semillas	118.00±170.21	147.97±178.88	109.17±183.69	125.04±176.47
Tamaño de semillas	4.01±5.67	4.93±6.07	11.06±15.07	6.67±10.32
Peso promedio por semilla	0.0028±0.0039	0.0028±0.0032	0.0029±0.0041	0.0028±0.0037
Peso total de semillas por fruto	0.45±0.73	0.48±0.77	0.91±1.61	0.61±1.12

ds: desviación estándar.

En el Cuadro 3 se presentan los valores del análisis de varianza para cada una de las características de tipo vegetativo, así como el resultado de la prueba de Tukey para aquellos valores que tienen significancia estadística. Se puede observar que de las ocho características, las que resultaron estadísticamente significativas son la longitud y el diámetro del tallo, la distancia entre costillas y entre areolas, así como el tamaño de espinas por areola; estas diferencias se presentaron en el sitio de Yalsihon con respecto a las otras dos que entre si no tuvieron diferencias.

Cuadro 3. Análisis de varianza de las características vegetativas entre los tres sitios de muestreo.

Caracteres	Cuadrados Medios	Diferencias entre sitios
Número de ramas	8.08	ND
Longitud	1232635.80**	Yalsihon vs San Antonio Chumhabin
Diámetro	599.96**	Yalsihon vs San Antonio Chumhabin
Número de costillas	0.821	ND
Distancia/costillas	70.92**	Yalsihon vs San Antonio Chumhabin
Distancia/areolas	2.47**	Yalsihon vs San Antonio Chumhabin
Número de espinas por areola	8.72	ND
Tamaño de espinas por areola	105.35**	Yalsihon vs San Antonio Chumhabin

** $P \leq 0.01$, ND = No Determinado

En el caso de las características reproductivas podemos observar que en el análisis de varianza, sólo las variables relacionadas con las semillas presentaron diferencias estadísticamente significativas entre los sitios (Cuadro 4), particularmente el tamaño de las semillas y el peso tanto promedio como total; y de acuerdo con la prueba de Tukey, la diferencia se presentó para la localidad de Yalsihon. Con lo cual, podemos decir que existen diferencias en el fenotipo entre la población de Yalsihon con respecto a las poblaciones de San Antonio y Chumhabin.

Capítulo II

Cuadro 4. Análisis de varianza de las características reproductivas entre los tres sitios de muestreo.

Caracteres	Cuadrados medios	Diferencia entre sitios		
Longitud del pericarpelo	0.44			ND
Diámetro del pericarpelo	1.57			ND
Longitud del fruto	201.11			ND
Diámetro del fruto	285.95			ND
Peso del fruto	431.47			ND
Número de areolas por fruto	1285.62			ND
Número de semillas	12407.34			ND
Tamaño de semillas	440.38*	Yalsihon	vs	San Antonio Chumhabin
Peso promedio por semilla	0.001**	Yalsihon	vs	San Antonio Chumhabin
Peso total de semillas por fruto	1.73**	Yalsihon	vs	San Antonio Chumhabin

* $P \leq 0.05$, ** $P \leq 0.01$, ND = No Determinado

Posteriormente a la determinación de las diferencias entre las plantas de los tres sitios se procedió a realizar el análisis discriminante, con el cual se obtuvo cuáles son las características más importantes de acuerdo a su aportación a la determinación de estas diferencias entre los sitios. En el Cuadro 5 se pudo observar que se obtuvieron del análisis dos funciones discriminantes, de las cuales, la primer función es la que explica el 96.1% de las diferencias entre las poblaciones, mientras que la segunda sólo 3.9%. Este resultado es apoyado por el autovalor y la correlación canónica debido a que en ambos los valores de la primera función son altos, lo cual nos indica que las variables discriminantes en esta función nos permiten diferenciar grupos, contrario a lo obtenido en la segunda función.

Cuadro 5. Análisis de las funciones discriminantes para las poblaciones de *P. gaumeri*.

Función	Autovalor	Porcentaje de varianza	Porcentaje acumulado	Correlación canónica
1	5.499 ^a	96.1	96.1	0.920
2	0.225 ^a	3.9	100.0	0.429

a. Función discriminante empleada en el análisis.

Dentro del análisis discriminante, se realizó una comparación entre las funciones con el estadístico Lambda de Wilks (Λ), para evaluar si las diferencias obtenidas de la variabilidad total se debieron a la diferencias intra- o interpoblacional de los grupos (Cuadro 6). Partiendo de la hipótesis nula de que la medias multivariantes de los grupos son iguales. Los resultados de este análisis indican, que de las dos funciones evaluadas, la primera presenta el valor más bajo (0.126; $P < 0.000$), que en términos del estadístico rechaza la hipótesis nula de igualdad de medias, significando que la variación intra-grupos es baja y por lo tanto los grupos presentan una gran diferenciación por la varianza inter-grupal. Mientras que para la segunda los grupos son más similares.

Cuadro 6. Comparación de las funciones con el estadístico Lambda de Wilks.

Contraste de las funciones	Lambda de Wilks	gl	Sig.
1-2	0.126	34	0.000**
2	0.816	16	0.450

** $P \leq 0.01$

Una vez observado que entre los sitios hay diferencias, a partir de las funciones discriminantes, en el Cuadro 7 se presenta la matriz de correlaciones entre las variables y las funciones discriminantes, en donde podemos observar que para la primera función, la cual es la que discrimina (Cuadro 5), las mayores correlaciones positivas se obtuvieron con las variables: distancia entre costillas (DC), diámetro del tallo (DT), longitud del tallo (LT), peso promedio de semillas (PPS), tamaño de espinas por areola (TEA), tamaño de semillas (TS); mientras que las que obtuvieron correlaciones negativas son: peso total de semillas (PTS), número de costillas (NC), número de areolas por fruto (NAF), así como diámetro del pericarpelo (DP), siendo que a mayor relación (valores más altos), mayor

poder discriminante. Aunque la segunda función no presenta un valor determinante de discriminación (Cuadro 5), forma parte de la variación total debida principalmente a la varianza intra-poblacional, en donde podemos encontrar características como la distancia entre areolas (DA), el peso del fruto (PF), el diámetro del fruto (DF), la longitud del fruto (LF), el número de semillas (NS), número de espinas por areola (EA) y la longitud del pericarpelo (LP), siendo las tres últimas características las que presentan correlación negativa con la función.

Cuadro 7. Matriz de correlaciones entre las variables morfológicas y las funciones discriminantes.

Caracteres morfológicos	Función	
	1	2
DC	0.630*	-0.179
DT	0.350*	0.066
LT	0.207*	0.030
PPS	0.199*	0.015
TEA	0.156*	-0.091
PTS	-0.155*	-0.051
TS	0.136*	-0.071
NC	-0.102*	0.043
NAF	-0.069*	0.049
DP	-0.034*	0.005
DA	0.291	0.391*
PF	0.062	0.292*
DF	-0.036	0.228*
LF	-0.036	0.200*
NS	-0.027	-0.150*
EA	-0.092	-0.122*
LP	0.010	-0.068*

* Presentan la mayor correlación absoluta entre cada variable y cualquier función discriminante.

En el caso de la relación entre los sitios y las funciones discriminantes, podemos observar en el Cuadro 8, que de acuerdo a la función 1 se pueden distinguir dos grupos. El primero conformado por los Sitios 1 y 2 (San Antonio y Chumhabin, respectivamente) cuyos centroides se encuentran en el lado negativo de la primera función; mientras que en el segundo grupo, cuyas puntuaciones se encuentran en el lado positivo, pertenecen al Sitio 3 (Yalsihon). Por otro lado, en la segunda función, el centroide del Sitio 1 se encuentra en el lado positivo y el centroide del Sitio 2 en una posición negativa, quedando el centroide del Sitio 3 en el medio; por lo tanto la segunda función nos permite discriminar entre los lugares con los centroides más cercanos (1 y 2). Lo que se puede apreciar gráficamente en la Figura 5.

Cuadro 8. Correlaciones de los centroides por sitios y funciones discriminante.

Sitios	Función	
	1	2
1	-1.673	0.566
2	-1.587	-0.576
3	3.260	0.010

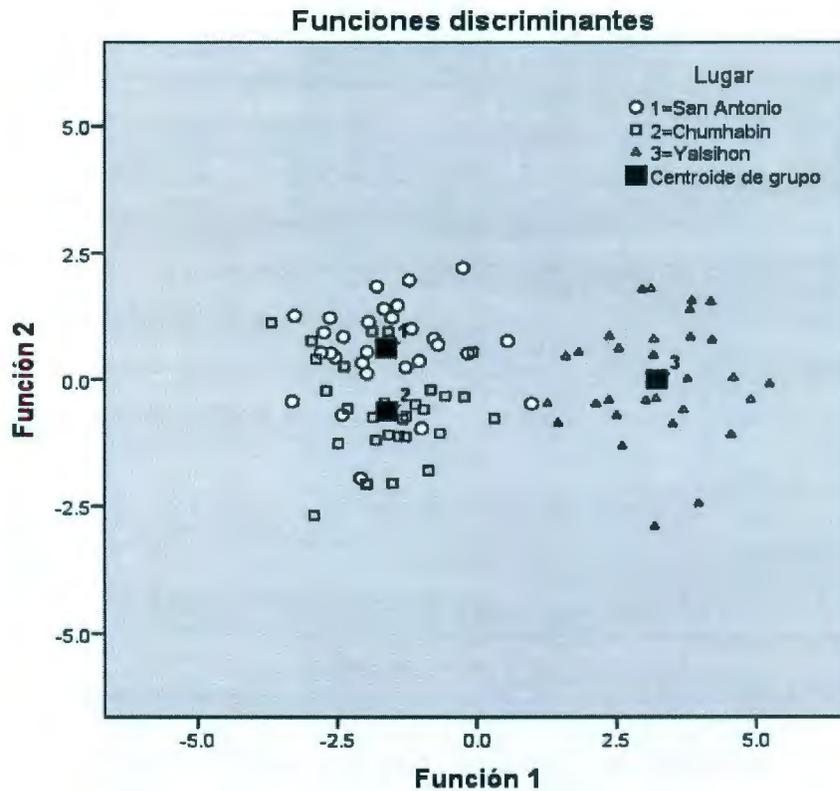


Figura 5. Diagrama de dispersión de los individuos de cada lugar tomando en cuenta las funciones discriminantes 1 y 2. Individuos de la localidad de San Antonio (○); individuos de la localidad de Chumhabin (◻); individuos pertenecientes a la localidad de Yalsihon (△).

Variabilidad Estacional

Los resultados del análisis de varianza factorial se pueden observar en el Cuadro 9. En el cuadro se presentan los caracteres vegetativos analizados, basándose en aquellas características que presentaron diferencias entre las poblaciones, así como las fuentes de variación que se contemplaron para el análisis (Lugar, Estación y la interacción de ambos). De los tres factores podemos observar que la variable *Lugar* es la que mostró diferencias estadísticas para todas, lo cual indica que es el *Lugar* la variable que tiene un efecto sobre las características vegetativas, mientras que la Estación y la combinación de ambas variables no tienen efecto en la variabilidad del carácter.

Cuadro 9. Análisis de varianza factorial de las características vegetativas entre estaciones.

Caracteres	Factores	gl	F	Sig.
Longitud del tallo	Lugar	2	28.801	0.000**
	Estación	2	0.337	0.714
	Lugar x Estación	4	0.024	0.999
Diámetro del tallo	Lugar	2	58.311	0.000**
	Estación	2	1.609	0.202
	Lugar x Estación	4	0.324	0.862
Distancia entre costillas	Lugar	2	245.453	0.000**
	Estación	2	0.856	0.426
	Lugar x Estación	4	0.265	0.900
Distancia entre areolas	Lugar	2	46.948	0.000**
	Estación	2	2.140	0.120
	Lugar x Estación	4	0.533	0.711

** $P < 0.000$

Variabilidad Fenológica

A continuación se presenta los resultados obtenidos sobre la caracterización fenológica y su comparación con las variables de precipitación y temperatura a través de las gráficas ombrotérmicas obtenidas para cada sitio de estudio. En la Figura 6 se observó el modo en que cada una de las fenofases encontradas en el sitio de San Antonio, presentan una clara estacionalidad en la producción de sus estructuras reproductivas (Figura 6A), ya que estas se presentan exactamente en la etapa de sequía entre los meses de Diciembre a Mayo de acuerdo a la gráfica ombrotérmica (Figura 6B).

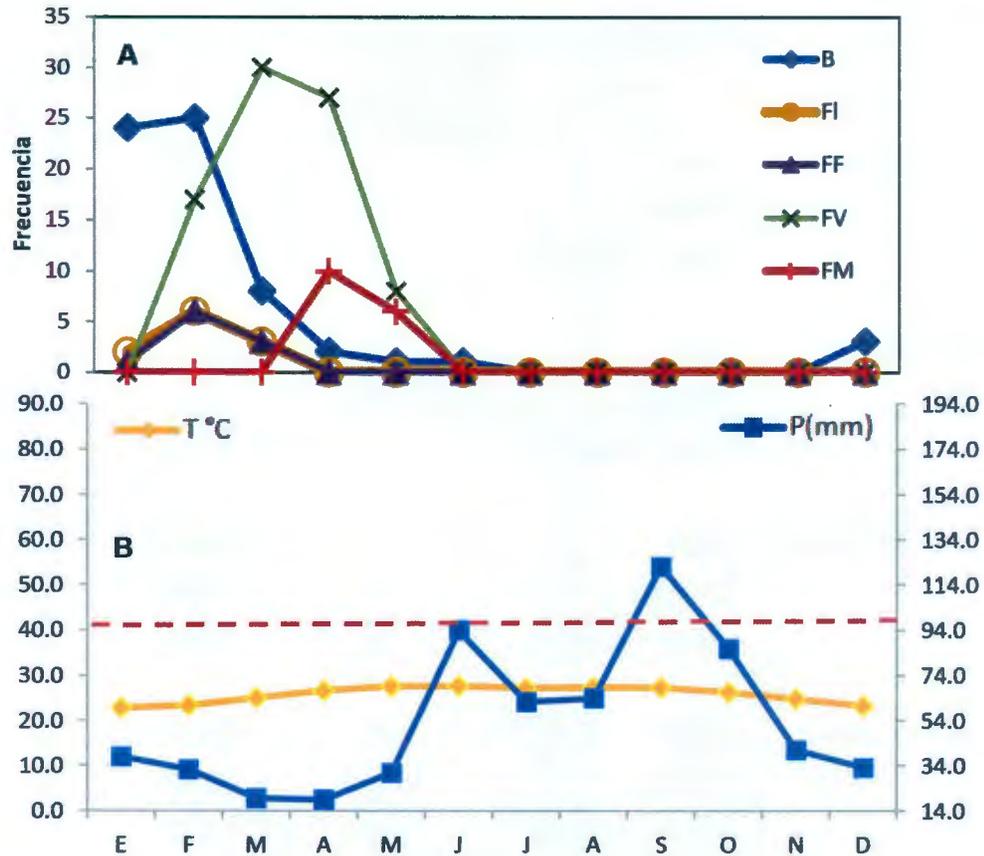


Figura 6. Comparación fenológica y climática de *P. gaumeri* en el sitio de San Antonio. (A) Patrones fenológicos o fenofases: *B* (botón floral), *FI* (Flor), *FF* (Flor fecundada), *FV* (Fruto inmaduro) y *FM* (Fruto maduro). (B) Gráfica ombrotérmica de temperatura (*T*) y precipitación (*P*), tomadas de la estación meteorológica ubicada en Chicxulub.

En el caso de la Figura 7, la presencia de un patrón similar en la fenología de los individuos de Chumhabin a los de San Antonio, de la figura anterior, es perceptible. A pesar de esta similitud, se puede observar que las fenofases se encuentran sobrepuestas, es decir, que durante el periodo de producción de estructuras reproductivas se pueden encontrar a las primeras fenofases (botón floral, flor, flor fecundada y fruto verde) al mismo tiempo y por más tiempo (Figura 7A). Esto podría deberse a que las condiciones son más secas (Figura 7B), lo que ocasiona un mayor periodo de estrés y por lo tanto, los individuos presentes en este sitio, reducirían el periodo de tiempo para maximizar su reproducción.

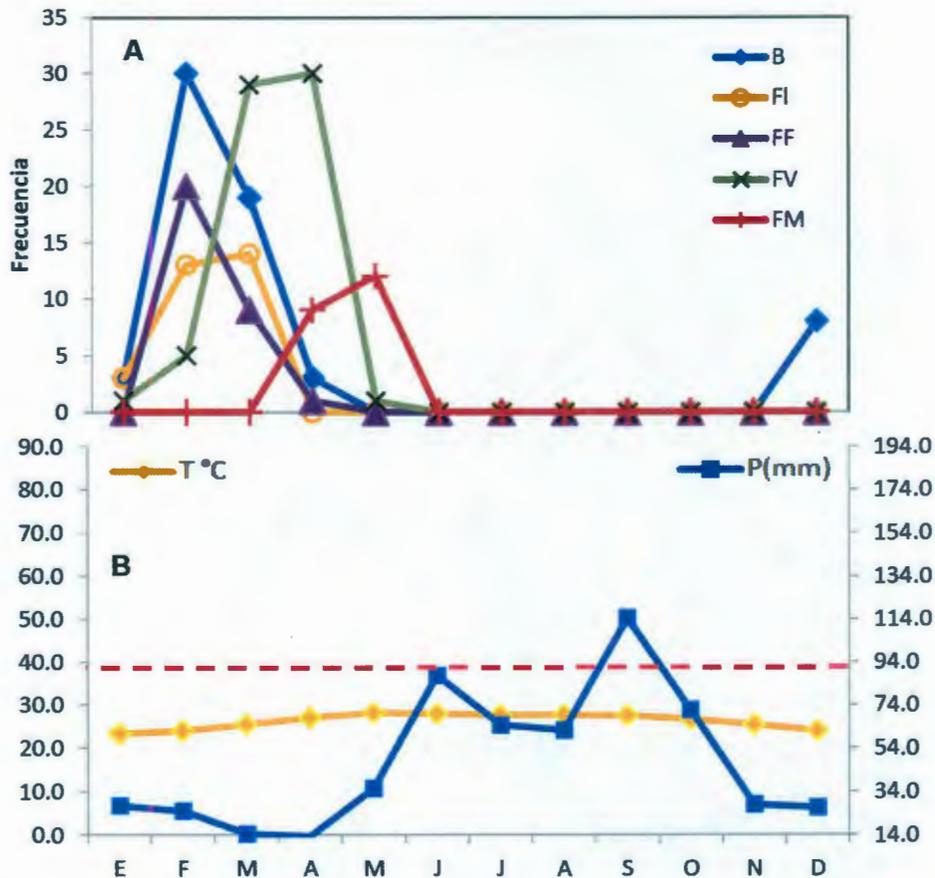


Figura 7. Comparación fenológica y climática de *P. gaumeri* en el sitio de Chumhabin. **(A)** Patrones fenológicos o fenofases: *B* (botón floral), *FI* (Flor), *FF* (Flor fecundada), *FV* (Fruto inmaduro) y *FM* (Fruto maduro). **(B)** Gráfica ombrotérmica de temperatura (*T*) y precipitación (*P*), tomadas de la estación meteorológica ubicada en Telchac Puerto.

Asimismo, la Figura 8 presenta los resultados obtenidos para los individuos de Yalsihon. En la gráfica se puede observar que a pesar de tener patrones fenológicos similares a los anteriores sitios, se puede apreciar que las fases fenológicas en el sitio se encuentran desplazadas, siendo en los meses de Febrero a Junio en donde se manifiestan (Figura 8A). En este caso particular, la respuesta fenológica de las plantas tiende a mantenerse por más tiempo durante la época de lluvia (Figura 8B), contrario a los anteriores sitios.

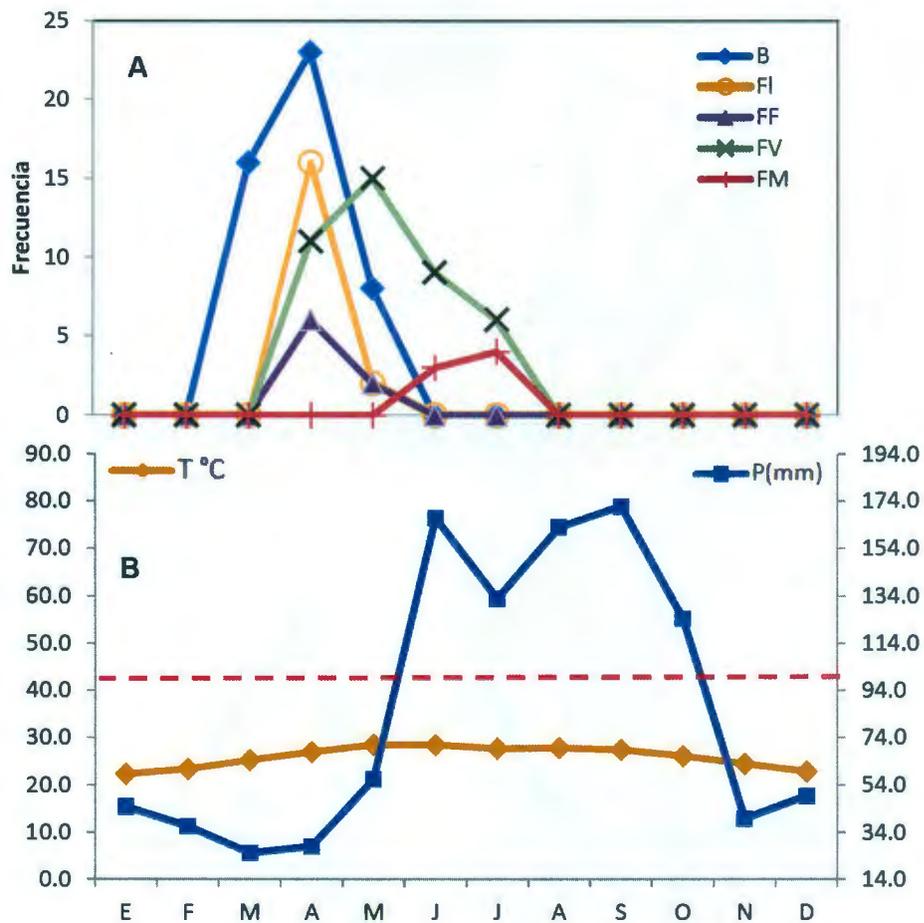


Figura 8. Comparación fenológica y climática de *P. gaumeri* en el sitio de Yalsihon. **(A)** Patrones fenológicos o fenofases: *B* (botón floral), *FI* (Flor), *FF* (Flor fecundada), *FV* (Fruto inmaduro) y *FM* (Fruto maduro). **(B)** Gráfica ombrotérmica de temperatura (*T*) y precipitación (*P*), tomadas de la estación meteorológica ubicada en Yalsihon.

DISCUSIÓN

Dentro del conocimiento ecológico se conoce que las plantas terrestres habitan en diversos ambientes y se encuentran caracterizadas por amplios rangos de adaptación morfológica, por consiguiente, presentan una variación fenotípica con una extensa gama de caracteres que a menudo varían entre sí durante el desarrollo ontogénico de los

organismos (Speck y Burgert, 2011; Price, 2006; Cody, 1991). En el caso de las cactáceas, específicamente las especies columnares de la tribu Pachycereeae, Cornejo y Simpson (1997) reportaron que a pesar de que podemos encontrar caracteres compartidos que intrínsecamente los mantienen agrupados en la tribu, tales como la forma cilíndrica, la succulencia, la presencia de costillas o los tallos carentes de hojas; observaron también que dentro del grupo se presenta una amplia variación tanto estructural como morfológica.

Esta variabilidad puede expresarse también a niveles más específicos, como es el caso de lo que hemos obtenido con *Pterocereus gaumeri*. En los resultados de este estudio, en el que se evaluó a individuos de tres sitios, se observó que existe variabilidad fenotípica entre sus poblaciones, tanto a nivel morfológico como fenológico, de acuerdo a los caracteres evaluados. Según la perspectiva propuesta por Albert *et al.* (2011), la variabilidad de los caracteres intraespecíficos es resultado de dos mecanismos. Uno de ellos es la adaptación, basada en la variabilidad genética y considerada como aquella variabilidad fenotípica que se presenta entre genotipos individuales y que resulta de procesos evolutivos. El otro mecanismo es la aclimatación, que depende del potencial de cada genotipo individual para producir múltiples fenotipos bajo las diversas condiciones ambientales, resultado de la heterogeneidad ambiental que existe tanto espacial como temporalmente. La variabilidad presente al interior de las poblaciones es un fenómeno observado en otras especies de cactáceas columnares, como es el caso de las poblaciones de la especie *Stenocereus stellatus* reportado por Casas y colaboradores (2006). En este estudio, se observó la presencia de variabilidad fenotípica entre las poblaciones de la especie, dependiendo de su diversidad morfológica y el tipo de manejo en que se encontraban sus poblaciones (silvestre, manejadas *in situ* o cultivadas).

En los análisis de varianza realizados entre sitios para cada carácter evaluado, de manera general se observó que de los 18 analizados, ocho fueron los que presentaron diferencias estadísticamente significativas, siendo la población de Yalsihon la que mostró mayor diferenciación de los caracteres en sus individuos, comparada con aquellos de las dos poblaciones restantes, de acuerdo a los análisis de Tukey. De los caracteres que presentaron variación significativa, cinco fueron de la agrupación de caracteres vegetativos: la longitud del tallo (LT), el diámetro del tallo (DT), la distancia entre costillas

(DC), la distancia entre areolas (DA) y el tamaño de espinas por areola (TEA) (ver Cuadro 3). La variación presentada en estos análisis indicó que en la población de Yalsihon, los individuos están expresando un fenotipo, en los caracteres antes mencionados, cuyos valores difieren dimensionalmente de los individuos de las otras poblaciones, ya que en esta las características con diferencias significativas fueron las que presentaron los más altos valores de medida en las estructuras vegetativas mencionadas anteriormente.

En los estudios sobre la variación fenotípica, diversos autores han observado que la diferenciación de caracteres en distintos sitios que se encuentran relacionados con el tamaño, forma, coloración, fisiología y comportamiento, podrían ser producto de diferencias ambientales (plasticidad fenotípica) o producto de las diferencias heredables (diferencias genotípicas) o una combinación de ambos (Gianoli, 2004; Blumer, 1996; Coleman *et al.*, 1994). Dado que en este trabajo se planteó como premisa la determinación de la existencia de diferencias fenotípicas entre las poblaciones de *P. gaumeri*, como un primer paso en la comprensión de la variación intraespecífica de cactáceas de la Península de Yucatán, no se indagó sobre las posibles causas de dicha variación. Sin embargo, a continuación se plantean posibles causas de la respuesta diferencial de los caracteres, de acuerdo a los patrones observados en otros estudios en cactáceas.

Diversos estudios han intentado dar explicación al comportamiento de la variación fenotípica y a su relación con el ambiente. Dentro de estos estudios podemos encontrar los que han sido específicos para ciertas características, como aquellos relacionados con el tallo. Los tallos de las plantas son estructuras biológicas complejas, organizadas y reforzadas que tienen propiedades y funciones que aseguran la supervivencia y la competitividad de una especie en su ambiente (Speck y Burgert, 2011). Una de las explicaciones de la variación fenotípica que se deben considerar es aquella que se origina de las características estructurales basadas en la funcionalidad del tallo, ya que las diferencias significativas encontradas, pueden ser en parte, producto de la influencia de esta relación entre la estructura y la función.

En este sentido, las variaciones tanto en la altura como el diámetro puede explicarse desde dos puntos de vista: el primero se refiere, principalmente, a las limitantes físicas del transporte de agua y a limitaciones estructurales, como se pudo observar en los trabajos de Niklas *et al.* (2006) y Price (2006), en donde proponen explorar la variación en el diámetro y altura del tallo de cactáceas, a partir de los caracteres mecánicos observados como una medida para evaluar las diferencias intra e inter-específicas. Por otro lado, el segundo punto es el presentado por Cornejo y Simpson (1997) los cuales llevaron a cabo la evaluación de la forma y función de 25 especies de cactáceas columnares de Norte América, encontrando que el clima, específicamente la precipitación pluvial, da una influencia significativa en las variaciones de la altura y el diámetro en las especies evaluadas generando un patrón que indicó que en los lugares más húmedos ocupados por estas especies, los individuos presentaron un alargamiento mayor del tallo, acompañado de un adelgazamiento en su diámetro.

En el caso de *P. gaumeri*, se pudo observar un patrón similar en la característica de altura y por lo tanto se puede esperar que se encuentre influenciada por la precipitación. De acuerdo a los sitios, la longitud más grande del tallo lo presentaron los individuos que se encontraban en Yalsihon (Cuadro 2), sitio que es más húmedo que los otros dos. Aunque en los otros dos sitios no hubo diferencias significativas entre sí, observamos que los promedios de precipitación van en orden descendente, ya que le sigue San Antonio, siendo la población de Chumhabin la que contiene a los individuos con menor longitud. Asimismo, si observamos las gráficas ombrotérmicas de cada sitio (Figura 6B, 7B y 8B) podemos apreciar un gradiente de la precipitación que va desde Chumhabin a Yalsihon.

En cuanto al diámetro de los tallos aunque no se presentó el mismo patrón expuesto por Cornejo y Simpson (1997), el hecho de que haya mostrado el mismo patrón que la longitud, podría indicar una respuesta alométrica en el diámetro más que climático. Aunado a esto, debido a que en una especie vegetal la forma de crecimiento puede modificarse como respuesta a su entorno, es necesario tener en consideración dos aspectos importantes: el primero es el propuesto por Vázquez-Sánchez y colaboradores (2012) en el cual mencionan que la altura del tallo podría aumentar en una vegetación circundante alta, esto como respuesta a las posibles condiciones de competitividad tanto

de recursos como de reproducción. La segunda consideración es el efecto de las perturbaciones mecánicas las cuales, según Speck y Burgert (2011) podrían incrementar el crecimiento en el diámetro del tallo y disminuir el crecimiento en altura.

Considerando los aspectos expuestos con anterioridad, la respuesta de la altura y el diámetro entre los sitios, pueden estar influenciados tanto por la altura de la vegetación como por el grado de conservación de la misma. Dentro de las características del hábitat de *P. gaumeri*, los sitios muestreados presentan una variación en la altura de la vegetación entre sí, siendo la comunidad de mayor altura la de Yalsihon (13 m), seguida por la de San Antonio y Chumhabin (10 y 8 m, respectivamente). Estos datos concuerdan con las medidas obtenidas en cada uno de los sitios, la mayor altura y diámetro se obtuvo en Yalsihon y las menores en Chumhabin. Esto también podría estar relacionado con el estado de conservación del sitio, ya que se conoce que el sitio con el mayor tiempo de conservación es Yalsihon (entre 80 y 100 años), seguido de San Antonio (50 años) y por último Chumhabin (<50 años). Por lo tanto, el tamaño de la vegetación puede ser producto del estado de conservación en que se encuentran los sitios, es decir, que a mayor tiempo de conservación mayor altura de la vegetación y por consiguiente individuos más grandes.

Respecto a los caracteres de distancia entre costillas, distancia entre areolas y el tamaño de espinas por areola, presentan un patrón similar a los de la longitud y el diámetro del tallo, siendo la localidad de Yalsihon la que mostró las mayores diferencias. Aunque no se encontró información acerca de estos caracteres en la literatura, es posible pensar que dicho patrón podría estar relacionado alométricamente con los caracteres analizados previamente. Por ejemplo, el aumento en la distancia entre costillas puede estar interactuando con el diámetro o bien la distancia entre areolas puede que esté relacionada con la altura del tallo y por lo tanto la diferenciación en estos caracteres se presente como una respuesta integral a los mismos factores. En el caso del tamaño de espinas por areola es un resultado que llama la atención, ya que al ser un carácter que en términos generales se consideraría "estable" debido a un crecimiento limitado por la lignificación de sus estructuras, presentó diferencias estadísticamente significativas, por lo que puede considerarse un carácter que refleja una alta variabilidad fenotípica (Via *et al.*, 1995). La variabilidad en el tamaño de espinas ha sido observada en otras especies de

cactáceas (Arias y Terrazas, 2009; Mauseth, 1999), específicamente en cactáceas columnares, la variación en el tamaño se ha visto relacionada con la protección de las estructuras reproductivas en las areolas (Nobel, 1980), que en el caso de Yalsihon los caracteres de distancias entre costillas y areolas fueron mayores, por lo que el aumento en el tamaño de espinas podría ser un medio de defensa a la exposición de estas estructuras a los factores bióticos y abióticos. En el caso de *P. gaumeri*, la protección de las areolas por parte de las espinas es de vital importancia, ya que se ha reportado que cada areola solo produce una flor (Méndez, 2003).

Los resultados presentados en la mayoría de las estructuras reproductivas demuestran una menor variabilidad que en las estructuras vegetativas, ya que de los 10 caracteres evaluados solo tres presentaron diferencias significativas y estando relacionados con caracteres de las semillas (tamaño de semilla y el peso de las semillas), mientras que los caracteres de la flor y el fruto no presentaron diferencias. Para el caso de los caracteres florales en cactáceas, algunos estudios han demostrado la presencia de cierto grado de variabilidad morfológica como producto de la variabilidad genética intrínseca de cada especie y más allá que la variabilidad ambiental (Gaumer, 2012). Por otro lado, tenemos que considerar uno de los factores evolutivos que más han influido en la morfología floral, la adaptación de las plantas a los polinizadores. De acuerdo a esto, el estudio de Bustamante y Búrquez (2005), mencionan que para el caso de la mayoría de cactáceas columnares (72% de cactáceas columnares de México) se presenta un "síndrome de polinización por murciélagos", en el cual como respuesta a la interacción, las flores presentan caracteres que atraen a este tipo específico de polinizadores, dándoles el nombre de flores "quiropterófilas". Estas flores presentan caracteres tales como un gran tamaño y forma de embudo, son de color blanco o crema, producen un olor atrayente así como una gran cantidad de polen y néctar como recompensa por los servicios de polinización principalmente durante el crepúsculo y la noche. Comparando estos caracteres con la especie de estudio, las observaciones realizadas durante el trabajo así como de estudios anteriores (Méndez, 2003), se propone que las flores de *P. gaumeri* presenten el síndrome de polinización de las cactáceas columnares. Por lo tanto, esta respuesta a la especificidad en la polinización es observada en la falta de variabilidad significativa de los caracteres florales de esta especie.

Para las características del fruto, tampoco se obtuvieron diferencias estadísticas significativas. De acuerdo a la revisión de Bustamante y Búrquez (2005) la fructificación se encuentra relacionada con la floración, teniendo efectos indirectos por aspectos ocurridos en esta etapa (p. ej. daño mecánico); en el caso de *P. gaumeri* podría ser un reflejo de la poca variabilidad expresada por la floración que se observaría en las poblaciones de esta especie, por lo que los caracteres relacionados a la morfología de la flor y el fruto no presentan una variación interpoblacional significativa. En el caso del número de semillas por fruto, aunque no se obtuvo diferencias significativas, se presentó una tendencia de los valores promedios que fue en orden descendente de la población de Chumhabin, seguida por San Antonio y Yalsihon, mientras que en el tamaño y el peso de las semillas, se obtuvieron diferencias significativas en la localidad de Yalsihon, que presentó los valores promedios más altos en comparación a las otras poblaciones (Cuadro 2). Cuando comparamos estos caracteres con los del tamaño del fruto, se obtuvo una tendencia alométrica observable en la población de Yalsihon, a pesar de tener frutos de menor tamaño y menor número de semillas, se obtuvieron semillas con un mayor tamaño y peso. Por lo tanto, podemos ver que no todos los caracteres presentan una misma tendencia en la variación por sitio de este a oeste, por lo que hay que considerar que este actuando un posible efecto sinérgico de cada sitio. Algunas relaciones entre estos caracteres se ha visto con anterioridad en otras cactáceas columnares, como es el caso del estudio de Trejo y colaboradores (2003), en el cual a diferencia de *P. gaumeri*, las tres especies evaluadas presentaron una tendencia en la cual frutos de mayor tamaño y peso, presentaron semillas de mayor tamaño y peso.

Como pudimos observar los caracteres tienen cierta relación entre sí y los resultados obtenidos en el análisis discriminante muestran la aportación de cada una de las características a la variación fenotípica entre las tres poblaciones (Cuadro 7). El análisis reafirma la tendencia de que las características que más aportan a la variación interpoblacional son los vegetativos, los cuales se presentan en la primera función discriminante. Valverde *et al.* (2007) menciona que la forma y propiedades biomecánicas de los tallos juega un papel importante en la adaptación de plantas de acuerdo a la diferencia de las condiciones ambientales en su distribución ecológica. Por lo tanto, como podemos observar la expresión morfológica de *P. gaumeri* se presenta como un conjunto de caracteres morfológicos que responden más a la variación de su hábitat, es decir,

cactáceas (Arias y Terrazas, 2009; Mauseth, 1999), específicamente en cactáceas columnares, la variación en el tamaño se ha visto relacionada con la protección de las estructuras reproductivas en las areolas (Nobel, 1980), que en el caso de Yalsihon los caracteres de distancias entre costillas y areolas fueron mayores, por lo que el aumento en el tamaño de espinas podría ser un medio de defensa a la exposición de estas estructuras a los factores bióticos y abióticos. En el caso de *P. gaumeri*, la protección de las areolas por parte de las espinas es de vital importancia, ya que se ha reportado que cada areola solo produce una flor (Méndez, 2003).

Los resultados presentados en la mayoría de las estructuras reproductivas demuestran una menor variabilidad que en las estructuras vegetativas, ya que de los 10 caracteres evaluados solo tres presentaron diferencias significativas y estando relacionados con caracteres de las semillas (tamaño de semilla y el peso de las semillas), mientras que los caracteres de la flor y el fruto no presentaron diferencias. Para el caso de los caracteres florales en cactáceas, algunos estudios han demostrado la presencia de cierto grado de variabilidad morfológica como producto de la variabilidad genética intrínseca de cada especie y más allá que la variabilidad ambiental (Gaumer, 2012). Por otro lado, tenemos que considerar uno de los factores evolutivos que más han influido en la morfología floral, la adaptación de las plantas a los polinizadores. De acuerdo a esto, el estudio de Bustamante y Búrquez (2005), mencionan que para el caso de la mayoría de cactáceas columnares (72% de cactáceas columnares de México) se presenta un “síndrome de polinización por murciélagos”, en el cual como respuesta a la interacción, las flores presentan caracteres que atraen a este tipo específico de polinizadores, dándoles el nombre de flores “quiropterófilas”. Estas flores presentan caracteres tales como un gran tamaño y forma de embudo, son de color blanco o crema, producen un olor atrayente así como una gran cantidad de polen y néctar como recompensa por los servicios de polinización principalmente durante el crepúsculo y la noche. Comparando estos caracteres con la especie de estudio, las observaciones realizadas durante el trabajo así como de estudios anteriores (Méndez, 2003), se propone que las flores de *P. gaumeri* presenten el síndrome de polinización de las cactáceas columnares. Por lo tanto, esta respuesta a la especificidad en la polinización es observada en la falta de variabilidad significativa de los caracteres florales de esta especie.

Para las características del fruto, tampoco se obtuvieron diferencias estadísticas significativas. De acuerdo a la revisión de Bustamante y Búrquez (2005) la fructificación se encuentra relacionada con la floración, teniendo efectos indirectos por aspectos ocurridos en esta etapa (p. ej. daño mecánico); en el caso de *P. gaumeri* podría ser un reflejo de la poca variabilidad expresada por la floración que se observaría en las poblaciones de esta especie, por lo que los caracteres relacionados a la morfología de la flor y el fruto no presentan una variación interpoblacional significativa. En el caso del número de semillas por fruto, aunque no se obtuvo diferencias significativas, se presentó una tendencia de los valores promedios que fue en orden descendente de la población de Chumhabin, seguida por San Antonio y Yalsihon, mientras que en el tamaño y el peso de las semillas, se obtuvieron diferencias significativas en la localidad de Yalsihon, que presentó los valores promedios más altos en comparación a las otras poblaciones (Cuadro 2). Cuando comparamos estos caracteres con los del tamaño del fruto, se obtuvo una tendencia alométrica observable en la población de Yalsihon, a pesar de tener frutos de menor tamaño y menor número de semillas, se obtuvieron semillas con un mayor tamaño y peso. Por lo tanto, podemos ver que no todos los caracteres presentan una misma tendencia en la variación por sitio de este a oeste, por lo que hay que considerar que este actuando un posible efecto sinérgico de cada sitio. Algunas relaciones entre estos caracteres se ha visto con anterioridad en otras cactáceas columnares, como es el caso del estudio de Trejo y colaboradores (2003), en el cual a diferencia de *P. gaumeri*, las tres especies evaluadas presentaron una tendencia en la cual frutos de mayor tamaño y peso, presentaron semillas de mayor tamaño y peso.

Como pudimos observar los caracteres tienen cierta relación entre sí y los resultados obtenidos en el análisis discriminante muestran la aportación de cada una de las características a la variación fenotípica entre las tres poblaciones (Cuadro 7). El análisis reafirma la tendencia de que las características que más aportan a la variación interpoblacional son los vegetativos, los cuales se presentan en la primera función discriminante. Valverde *et al.* (2007) menciona que la forma y propiedades biomecánicas de los tallos juega un papel importante en la adaptación de plantas de acuerdo a la diferencia de las condiciones ambientales en su distribución ecológica. Por lo tanto, como podemos observar la expresión morfológica de *P. gaumeri* se presenta como un conjunto de caracteres morfológicos que responden más a la variación de su hábitat, es decir,

presenta rasgos (vegetativos) que se rigen por su capacidad de aclimatación a los ambientes cambiantes y no por aquellos que aportarían a una respuesta adaptativa (reproductivos) (Gianoli, 2004; Via *et al.*, 1995).

En los resultados discutidos, hemos observado que la variabilidad fenotípica puede ser afectada por el ambiente. *Pterocereus gaumeri* es una especie que presenta variabilidad en sus caracteres y que se distribuye en un tipo de vegetación con un clima que presenta una variación estacional marcada por un periodo de sequía (Méndez, 2003). Por este motivo en este trabajo se presentó un análisis factorial de las tres poblaciones, en el cual se incluyó el factor climático, comparando caracteres elegidos por su nivel de variabilidad en los análisis anteriores, para ver su respuesta a lo largo de la variación estacional en un año. Los resultados mostraron una falta de diferenciación entre caracteres de acuerdo a los periodos estacionales que presentó cada sitio donde se evaluó la especie. Por lo tanto, para el caso de *P. gaumeri*, estos cambios no resultaron lo suficientemente diferentes y posiblemente se deba a que es una especie de crecimiento lento (Arias y Terrazas, 2009) o presenten rasgos aclimatados a los cambios a nivel estacional (Chambel *et al.*, 2005). Por otro lado, contrario a lo obtenido en este estudio, en trabajos llevados a cabo con otras especies de cactáceas se ha encontrado la presencia de cambios en las características morfológicas en respuesta a las variaciones ambientales (Mauseth, 1999; Cornejo y Simpson, 1997).

En este trabajo también se realizaron evaluaciones acerca de la respuesta de la variabilidad fenotípica desde un punto de vista fenológico. Siendo importante la variación en el fenotipo, ya que se relaciona directamente con la adecuación de las especies, influyendo en su desempeño y éxito reproductivo (Moreno, 2007). A partir de la comparación de la extensión e intensidad de las fenofases de los individuos de la especie estudiada, cada población fue evaluada con gráficas ombrotérmicas en donde se pudo observar variación fenológica, en cuanto a los periodos de reproducción. La población de Yalsihon fue la que presentó un mayor desplazamiento de su ciclo reproductivo (Febrero-Julio), comenzando a mediados del periodo de sequía (Noviembre-Mayo); en comparación con las poblaciones de Chumhabin y San Antonio, cuyo periodo reproductivo se encontró entre los meses de Diciembre-Junio y Diciembre-Mayo.

Diversas investigaciones han sido realizadas con el propósito de entender los factores que afectan la fenología de las especies en los bosques secos tropicales (Estrada-Medina *et al.*, 2013; Singh y Kushwaha, 2005; Sánchez-Azofeifa *et al.*, 2003; Bullock y Solís-Magallanes, 1990; Lieberman, 1982). En estas investigaciones se ha llegado a demostrar que en este tipo de vegetación la expresión fenológica en plantas se ve afectada por dos tipos de factores: bióticos, conformados por aquellas interacciones de atracción, competencia o depredación, ya sea con otras plantas o con animales; y los abióticos como son el almacenamiento de agua, temperatura, fotoperiodo, entre otros. De acuerdo a un estudio realizado por Valdez-Hernández y colaboradores (2010), sobre la fenología de tres especies en un bosque tropical seco en el estado de Yucatán, se advirtió que las fenofases de las especies fue afectada por el intervalo del periodo de lluvia y sequía más que por la precipitación anual. Por otro lado, en especies de cactáceas columnares se ha observado, de igual forma, que la fenología responde a la variación climática relacionada con las precipitaciones, obteniendo una variabilidad observable en los patrones reproductivos entre especies, años y lugares (Bustamante y Búrquez, 2005). En el caso de *P. gaumeri*, la variabilidad fenológica observada, coincide con el patrón de variación de la precipitación a lo largo del año, presentada con anterioridad. Según Sánchez-Azofeifa (2003) la variación intraespecífica en la frecuencia, duración, amplitud o sincronía de la floración, se propone como un factor importante que puede afectar la reproducción al disminuir la probabilidad de polinización entre estas poblaciones y por consiguiente podría afectar la estructura genética de esta especie.

Por último, en esta investigación se pudo observar que *P. gaumeri* es una especie que presenta una variabilidad, tanto morfológica como fenológica. A partir de los resultados discutidos con anterioridad se puede proponer que los individuos de esta especie presentan diferencias hábitat-específicas de acuerdo a su base interpoblacional. Siendo un punto importante al estudiar el fenotipo, los niveles de variación intra- e interpoblacionales, ya que se pueden aportar conocimientos para su manejo y conservación.

BIBLIOGRAFÍA

- Albert, C., F. Grassein, F. M. Schurr, G. Vieilledent and C. Violle (2011). When and how should intraspecific variability be considered in trait-based plant ecology? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 13, 217-225.
- Arellano, E. and A. Casas (2003). Morphological variation and domestication of *Escontria chiotilla* (Cactaceae) under silvicultural management in the Tehuacán Valley, Central Mexico. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 50, 439-453.
- Arias, S. and T. Terrazas (2009). Taxonomic Revision of *Pachycereus* (Cactaceae). *Systematic Botany*, 34, 68-83.
- Blumer, L. (1996). Phenotypic Variation in Plants, in: *Tested Studies for Laboratory Teaching*, Glase, J. (ed). Association for Biology Laboratory Education, 18, 231-247.
- Bullock, S. and A. Solis-Magallanes (1990). Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica*, 22, 22-35.
- Bustamante, E. y A. Búrquez (2005). Fenología y biología reproductiva de las cactáceas columnares. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*, 50, 68-88.
- Casas, A., J. Cruse-Sanders, E. Morales, A. Otero-Arnaiz and A. Valiente-Banuet (2006). Maintenance of phenotypic and genotypic diversity in managed populations of *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) by indigenous peoples in Central Mexico. *Biodiversity and Conservation*, 15, 879-898.
- Chambel, M., J. Climent, R. Alía and F. Valladares (2005). Phenotypic plasticity: a useful framework for understanding adaptation in forest species. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales*, 14, 334-344.
- Cody, M. (1986). Distribution and morphology of columnar cacti in tropical deciduous woodland, Jalisco, México. *Vegetatio*, 66, 137-145.
- Cody, M. (1991). Niche theory and plant growth form. *Vegetatio*, 97, 39-55.
- Coleman, J., K. McConnaughay and D. Ackerly (1994). Interpreting phenotypic variation in plants. *Trends in Ecology and Evolution*, 9, 187-191.

- Cornejo, D. and B. Simpson (1997). Analysis of form and function in North American columnar cacti (Tribe Pachycereae). *American Journal of Botany*, 84, 1482-1501.
- Durán, R. y M. Méndez (2010). Selva baja caducifolia con cactáceas candelabrifórmes, en: *Biodiversidad y Desarrollo Humano en Yucatán*, Durán, R. y M. Méndez (eds). Centro de Investigación Científica de Yucatán, Programa de Pequeñas Donaciones-Fondo para el Medio Ambiente Mundial, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Secretaría de Desarrollo Urbano y Medio Ambiente, México. pp. 141-142.
- Estrada-Medina, H., L. Santiago, R. Graham, M. Allen and J. Jiménez-Osornio (2013). Source water, phenology and growth of two tropical dry forest tree species growing on shallow karst soils. *Trends in Ecology and Evolution*, 27, 1297-1307.
- Flores, J., R. Durán y J. Ortiz (2010). Comunidades vegetales terrestres, en: *Biodiversidad y Desarrollo Humano en Yucatán*, Durán, R. y M. Méndez (eds). Centro de Investigación Científica de Yucatán, Programa de Pequeñas Donaciones-Fondo para el Medio Ambiente Mundial, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Secretaría de Desarrollo Urbano y Medio Ambiente, México. pp. 125-129.
- Gallegos, C., R. Valdez Cepeda, M. Barrón, A. Barrientos, J. Andrés y R. Nieto (2006). Caracterización morfológica de 40 cultivares de nopal de uso como hortaliza del banco de germoplasma del CRUCEN-UACH. *Revista Chapingo: Serie Horticultura*, 12, 41-49.
- García, E. (2004). *Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen*. Serie de Libros No.6, Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 90 p.
- García, E., M. E. Hernández y M. D. Cardoso (2005). Las gráficas ombrotérmicas y los regímenes pluviométricos en la República Mexicana, en: *Enriqueta Garciae: Antología*, Orellana, R. y R. Vidal (eds). Centro de Investigación Científica de Yucatán e Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México, México. pp. 349-358.

- Gaumer, R. (2012). Contribución al conocimiento sobre la biología floral y reproductiva de *Opuntia stricta* (Haw.) Haw. (Cactaceae) en la duna costera de la reserva estatal "El Palmar", Yucatán, México. Tesis de Maestría. Centro de Investigación Científica de Yucatán, México. 106 p.
- Gianoli, E. (2004). Plasticidad fenotípica adaptativa en plantas, en: Fisiología Ecológica en Plantas, Maniro, H. (ed). Ediciones Universitarias de Valparaíso, Valparaíso. pp. 13-25.
- Gibson, A. and P. Nobel (1986). *The Cactus Primer*. Harvard University Press, Cambridge. 286 p.
- Godoy, G. (2011). Distribución y asociación espacial de *Mammillaria gaumeri* (Britton & Rose) Orcutt, en dos tipos de vegetación de Yucatán, México. Tesis de Licenciatura. Instituto Tecnológico de Conkal, Yucatán. México. 71 p.
- Lieberman, D. (1982). Seasonality and phenology in dry tropical forest in Ghana. *Journal of Ecology*, 70, 791-806.
- Mauseth, J. (1999). Anatomical adaptations to xeric conditions in *Maihuenia* (Cactaceae), a relictual, leaf-bearing cactus. *Journal of Plant Research*, 112, 307-315.
- Méndez, M. (2003). Estudio poblacional de *Pterocereus gaumeri* (Britton & Rose) Mac Dougall & Miranda, especie rara y endémica de la Península de Yucatán. Tesis de Doctorado. Centro de Investigación Científica de Yucatán. México. 123 p.
- Miranda, F. (1958). Estudio acerca de la vegetación, en: Los Recursos Naturales del Sureste y su Aprovechamiento, Beltrán, E. (ed). Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables (IMENAR), México. pp. 215-271.
- Moreno, R. (2007). Plasticidad fenotípica: Algunas implicaciones en la conservación de la biodiversidad. *Asociación Latinoamericana de Conservación y Manejo de Vida Silvestre*, 3, 1-18.
- Niklas, K., E. Cobb and T. Marler (2006). A Comparison between the Record Height-to-Stem Diameter Allometries of *Pachycaulis* and *Leptocaulis* Species. *Annals of Botany*, 97, 79-83.

Capítulo II

- Nobel, P. (1980). Morphology, surface temperatures, and northern limits of columnar cacti in the sonoran desert. *Ecology*, 61, 1-7.
- Olmsted, I., R. Durán, J. González-Iturbide, J. Granados-Castellanos y F. Tun Dzul (1999). Vegetación de la Península de Yucatán, en: Atlas de los Procesos Territoriales de Yucatán, Chico-Ponce de León, P. y A. García (eds). Universidad Autónoma de Yucatán, México. pp. 183-194.
- Parker, K. and J. Hamrick (1992). Genetic diversity and clonal structure in columnar cactus, *Lophocereus schottii*. *American Journal of botany*, 79, 86-96.
- Price, C. (2006). Scaling the diversity of botanical form and function. Philosophy Doctor Thesis. The University of Arizona, Phoenix. 167 p.
- Rojas-Aréchiga, M. and C. Vázquez-Yanes (2000). Cactus seed germination: a review. *Journal of Arid Environments*, 44, 85-104.
- Sánchez-Azofeifa, A., M. Kalacska, M. Quesada, K. Stoner, J. Lobo and P. Arrollo-Mora (2003). Tropical Dry Climates, in: Phenology: An Integrative Environmental Science, Schwartz, M. (ed). Kluwer Academic Publishers, London. pp. 121-137.
- Singh, K. and C. Kushwaha (2005). Emerging paradigms of tree phenology in dry tropics. *Current Science*, 89, 964-975.
- Speck, T and I. Burgert (2011). Plant Stems: Functional design and mechanics. *Annual Review of Materials Research*, 41, 169-193.
- Trejo, M., A. Rondón y R. Pulido (2003). Evaluación morfométrica en frutos y semillas de tres especies de Cactaceae en la zona xerófila del estado Mérida, Venezuela. *Revista Pittieria*, 32, 59-66.
- Valdez-Hernández, M., J. Andrade, P. Jackson and M. Rebolledo-Vieyra (2010). Phenology of five tree species of a tropical dry forest in Yucatan, Mexico: effects of environmental and physiological factors. *Plant Soil*, 329, 155-171.

Valverde, P., F. Vite, M. Pérez-Hernández and J. Zavala-Hurtado (2007). Stem tilting, pseudocephalium orientation, and stem allometry in *Cephalocereus columna-trajani* along a short latitudinal gradient. *Plant Ecology*, 188, 17-27.

Vázquez-Sánchez, M., T. Terrazas y S. Arias (2012). El hábito y la forma de crecimiento en la tribu Cacteae (Cactaceae, Cactoideae). *Botanical Sciences*, 90, 97-108.

Via, S., R. Gomulkiewicz, G. De Jong, S. Scheiner, C. Schlichting and P. Van Tienderen (1995). Adaptive phenotypic plasticity: consensus and controversy. *Trends in Ecology and Evolution*, 10, 212-217.

CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

Conclusiones

1) En las tres poblaciones estudiadas de *Pterocereus gaumeri* se presentó variación fenotípica que dependerá de un gradiente de precipitación. Este se encuentra enmascarado dependiendo del nivel de perturbación versus el grado de conservación. La población de Yalsihon fue la que presentó las mayores diferencias. Dentro de las características que presentaron una variación interpoblacional estadísticamente significativas están: la longitud y diámetro del tallo, la distancia entre costillas y areolas, el tamaño de espinas por areola, el tamaño y peso de la semilla.

2) Las características vegetativas evaluadas de *P. gaumeri* desde un punto de vista estacional (longitud y diámetro del tallo, distancia entre costillas y areolas) no presentaron variación entre las poblaciones. Esto debido posiblemente a que los individuos de *P. gaumeri* presentan una alta tolerancia a la sequía, por lo que la variación en el nivel de respuesta al ambiente no fue observable.

3) *P. gaumeri* presentó variación en su expresión fenológica entre las tres poblaciones estudiadas en relación a la variación estacional de la precipitación encontrada en los sitios de estudio. En el caso de los caracteres reproductivos, se observó que aunque a nivel morfológico no se presentaron diferencias, sí se presentaron a nivel de fenofases como una respuesta a las condiciones ambientales.

Perspectivas

Pterocereus gaumeri es una especie que presenta una distribución restringida y sus poblaciones están siendo afectadas por el acelerado cambio de uso de suelo que está sufriendo su hábitat, por lo tanto los resultados obtenidos en este trabajo pueden aportar datos considerables al momento de realizar evaluaciones, planes de manejo y conservación de las poblaciones de esta cactácea.