

EVALUACION DE LA REPRODUCCION POR SEMILLA DE LA PITAYA AGRIA (*STENOCEREUS GUMMOSUS*) EN BAJA CALIFORNIA SUR, MEXICO¹

JOSE LUIS LEON DE LA LUZ
RAYMUNDO DOMINGUEZ CADENA

Centro de Investigaciones Biológicas de
Baja California Sur, México
Apdo. Postal 128
La Paz, Baja California Sur, 23000

RESUMEN

La pitaya agria (*Stenocereus gummosus*), es una especie que presenta una amplia distribución en la península de Baja California y exhibe los siguientes rasgos característicos: a) un tipo de crecimiento decumbente, lo que facilita que eventualmente se generen de manera vegetativa otros individuos; b) no obstante que produce una significativa proporción de frutos con semillas viables, su propagación parece ser exclusivamente vegetativa. El objetivo del presente trabajo es el de indagar en el conocimiento de la potencialidad de la reproducción por semilla de esta especie. Entre otros resultados se encontró que la fase de fruto sólo es alcanzada por 30% de las yemas florales generadas. Para ser facilitada, la germinación presenta la particularidad de que las semillas requieren de lavado de su cubierta arillosa y de escarificación. El paso a través del tracto digestivo de aves consumidoras del fruto parece ser el mejor procedimiento para favorecerla. La inversión energética aportada en la floración y fructificación es sin duda elevada; esto sólo parece justificarse considerando que una fracción de las semillas puede formar, en su oportunidad, adultos maduros y así contribuir a la variabilidad genotípica de la población.

ABSTRACT

The sour pitaya (also cactus dagger, *Stenocereus gummosus*) is a widely distributed species along the Baja California peninsula. This species shows the following characteristic features: a) a decumbent growth, which allows vegetative dispersion; b) in spite of producing a relative high proportion of fruits with viable seeds, propagation pattern seems to be by the asexual way exclusively. The goal of this work is to contribute to the knowledge of seed reproduction potential in this species. Among other results it was found that only 30% of the floral buds become fruits. Germination requires a wash of the arillate cover and a light scarification. Seed ingestion by certain birds increases the efficiency of germination. The energy invested by each plant to flower and to the fruit production must be high, and it can be justified only if we assume that a fraction of the seeds are able to develop mature individuals and maintain the genetic diversity of the population.

¹ El presente estudio fue llevado a cabo con financiamiento SPP-CONACYT, por medio del proyecto P218CCOC880549.

INTRODUCCION

La pitaya agria [*Stenocereus gummosus* (Engelm.) Gibson & Horak] es una de las especies fisonómicamente dominantes y de presencia más constante en las comunidades xerófilas de la península de Baja California. Sus poblaciones se ubican desde el nivel del mar hasta aproximadamente 800 m de elevación (Hastings et al., 1972). Su área de distribución comprende numerosas variantes de los climas secos BW y BS (García, 1973). El fruto es comestible, y en cierto grado se comercializa en algunas poblaciones de la Península. Relatos históricos y estudios etnobotánicos la refieren como recurso alimenticio importante para los naturales del Desierto Sonorense (Felger y Moser, 1985).

A la fecha se han realizado pocos estudios ecológicos acerca de la especie, destacando el efectuado por Nobel (1980) en relación con la variación de su altura, la cual es proporcional a la de las especies asociadas en cada comunidad dentro de su área de distribución.

La propagación de la pitaya agria es muy particular, pues los individuos presentan en ocasiones hasta más de un centenar de ramificaciones decumbentes; algunas ramas que logran tocar el suelo desarrollan raíces adventicias, que posteriormente proporcionan autonomía a las mismas ramas, generando así nuevos individuos. A pesar de la alta producción de semillas viables, no ha sido posible reconocer en el campo individuos desarrollados a partir de éstas. El patrón reproductivo parece ser, mayoritariamente, el vegetativo.

El presente estudio estima la potencialidad de la reproducción sexual en una población de esta especie, misma que se evalúa por el número de botones florales generados, así como de flores y frutos logrados. Se analiza también la germinación de las semillas y discute sobre las oportunidades de sobrevivencia en la crítica etapa de plántula. Los resultados aquí presentados constituyen la primera información escrita sobre características reproductivas de *S. gummosus*.

METODOLOGIA

Descripción del área

El trabajo se desarrolló en el predio "El Comitán", situado hacia el oeste de la Bahía de La Paz, Baja California Sur, México (Fig. 1). La vegetación se ubica en los límites del desierto sarcocaula (desierto Sonorense) y el matorral árido-tropical, típico de la región del Cabo (Shreve, 1937; Shreve y Wiggins, 1964; Wiggins, 1960, 1980). Rzedowski (1978), en escala nacional, la engloba dentro del bosque tropical caducifolio; sin embargo, no corresponde exactamente al concepto fisonómico que del mismo se tiene en México. En esta localidad *S. gummosus* es una especie dominante, otras de importancia son: *Opuntia cholla*, *Jatropha cinerea*, *J. cuneata*, *Atamisquea emarginata*, *Maytenus phyllanthoides*, *Fouquieria diguetii* y *Pachycereus pringlei*.

El cuadro 1 resume los datos de temperatura y precipitación para 44 años obtenidos de la estación meteorológica de la Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos de la Cd. de La Paz, ubicada a unos 15 km al este de la zona de trabajo. El mismo cuadro

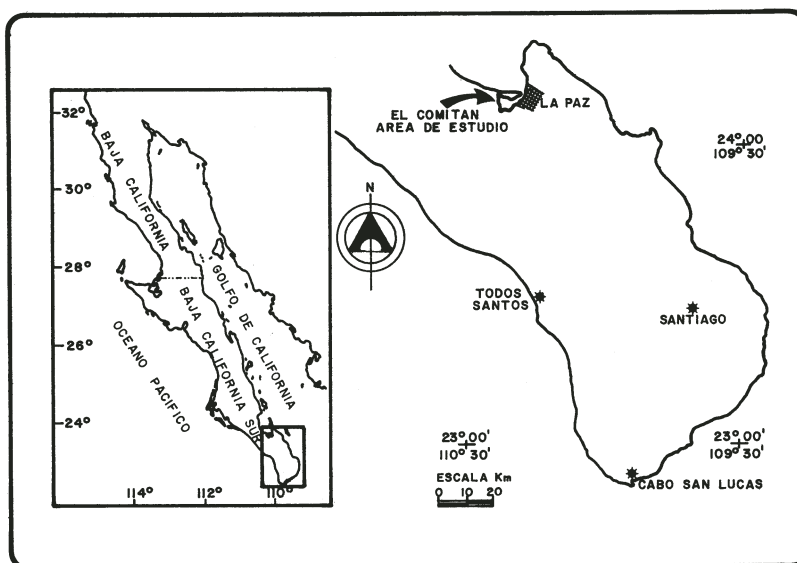


Fig. 1. Localización del área de estudio.

Cuadro 1. Temperatura media anual (°C), y precipitación pluvial total (mm) para el área de "El Comitán", ubicada dentro de la Bahía de La Paz, Baja California Sur, para un período de 44 años. Los datos provienen de la estación meteorológica de la Paz, B.C.S. El cuadro inferior exhibe datos de temperatura y precipitación para el año de las observaciones fenológicas; invierno y verano son las únicas temporadas que presentan lluvias.

1942-1986	\bar{x}	desv. st.	intervalo
Temperatura	23.5 °C	4.6	2-43.5 °C
Precipitación	170.9 mm	111.0	0-410.2 mm
1988	Invierno (enero-marzo)	Verano (julio-octubre)	
Temperatura	19.9 °C	29.4 °C	
Precipitación	inapreciable	15 mm	

presenta datos para el año de estudio. El clima, de acuerdo con la carta de la Secretaría de Programación y Presupuesto (1980), corresponde a la fórmula BW(h')hw(x') (muy seco, cálido, con precipitación invernal superior a 10%, e invierno fresco); la distribución de la lluvia en esta área es bimodal, el período con mayor precipitación se presenta en el verano, el otro es invernal; en la región no se presentan heladas, enero y agosto registran las temperaturas medias extremas con 18 y 30 °C respectivamente. El sitio de observaciones se ubica topográficamente en una planicie costera aluvial (Hammond, 1954), con una pendiente de 4% como promedio; el suelo es de textura arenosa, correspondiente al tipo regosol eútrico (Secretaría de Programación y Presupuesto, 1981).

Muestreo

Se eligieron 10 individuos de la especie, con un número de brazos que varió de 10 a 109, dentro de un transecto con orientación norte-sur de 500 m de longitud. Se efectuaron las siguientes determinaciones durante 34 fechas de registro (13 de junio a 7 de noviembre de 1988):

a) Se anotó la distancia entre el sitio de aparición de cada botón floral al ápice del brazo o rama correspondiente. Se monitoreó su desarrollo hasta la aparición de la flor y su eventual transformación en fruto. Se registró el aborto o muerte de los botones y flores que no completaron su desarrollo.

b) Se colectaron 25 frutos maduros, cada uno de diferente individuo, con la finalidad de evaluar las posibles relaciones entre el diámetro y su peso, así como con el de las semillas (peso promedio, peso total y cuánta por fruto).

c) Se obtuvieron semillas de pitaya agria en el excremento del "carpintero de Gila" (*Melanerpes uropygialis*: Aves, Picidae), que es uno de los más activos consumidores del fruto. Estas semillas se indujeron a germinar comparándolas con otras extraídas directamente del fruto, con y sin su cubierta arilosa. La prueba consistió en colocar dentro de cajas de Petri 30 semillas tratadas por la vía digestiva del ave y 50 obtenidas del fruto sin cubierta arilosa (lavadas con agua). El diseño constó de nueve repeticiones. El testigo consistió en 50 semillas con arilo. Cada grupo de semillas se saturó con agua destilada en papel filtro. Se indujo la germinación a un fotoperíodo de doce horas bajo luz fluorescente (420 micro Einsteins m²/s), dentro de un intervalo de 25 a 30 °C. Se dieron por terminadas las observaciones al cabo del undécimo día.

d) Con la finalidad de estimar su fragilidad, doce plántulas de dos meses de edad, aún con hojas cotiledonares, fueron pesadas y luego expuestas a desecación por 14 días a temperatura de laboratorio (18 a 30 °C), al término de ese período se registró su pérdida de agua. Se les devolvió nuevamente a un medio hidratante y al cabo de otros 14 días se determinó su ganancia en agua. Este experimento se repitió 3 veces consecutivamente (= 98 días).

RESULTADOS

De acuerdo con los lineamientos del inciso anterior se obtuvo la siguiente información:

a) El cuadro 2 resume las proporciones absolutas y relativas de los eventos fenológicos presentados dentro del tiempo considerado. Las correlaciones lineales (r) entre el número de brazos por individuo son: a) con el número de botones producido, de 0.70, b) con el de frutos logrados, de 0.68, y c) con el total de abortos, de 0.71.

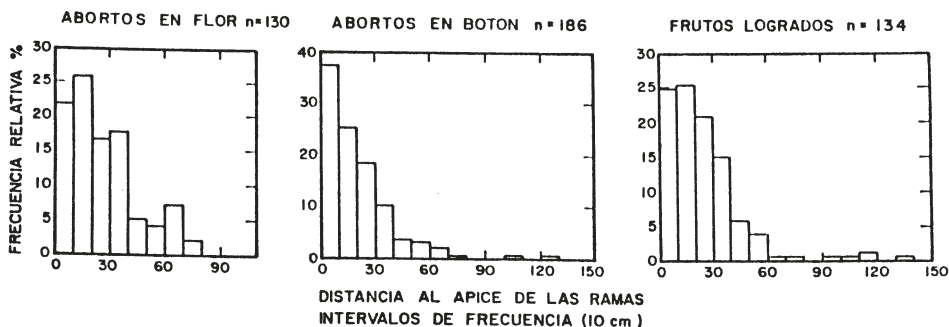
En la figura 2a se muestra que la mayor proporción de botones florales, así como su consecuente desarrollo hasta fruto, y la mayor proporción de abortos en botón floral y en alguna fase floral, se presentaron en las porciones de los brazos cercanas al ápice. Para los casos analizados en la misma figura, entre 64% y 80% de tales eventos se presentan en los 30 cm próximos al meristemo apical de los brazos.

La figura 2b muestra comparativamente el número total de botones producidos y los que lograron llegar a fruto, a diferentes intervalos de distancia en los brazos en relación con el ápice. Es notable que si bien en números absolutos se presentan más frutos hacia los ápices, los mismos se logran a costa de un gran número de abortos, lo que seguramente implica un elevado costo energético para la planta.

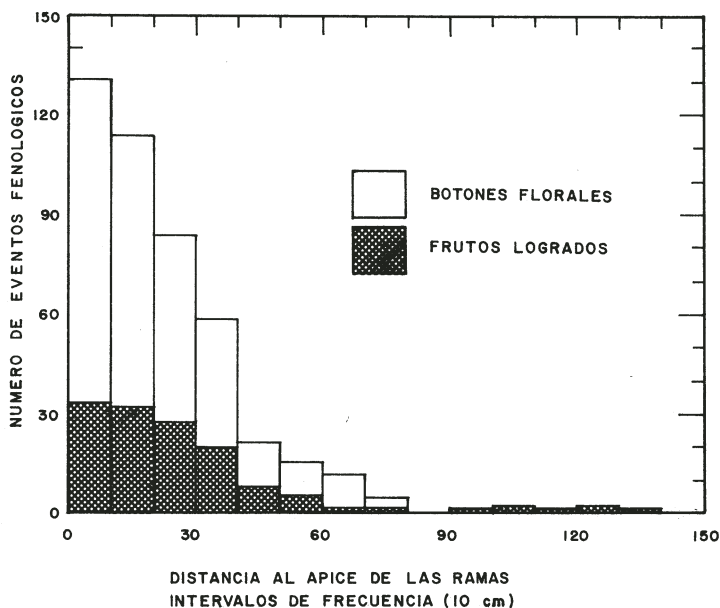
b) El cuadro 3 exhibe las características de los frutos muestreados. Como puede apreciarse, existe una amplia variación en las dimensiones de los frutos maduros así como

Cuadro 2. Resumen de los eventos fenológicos en diez individuos de "pitaya agria" [*Stenocereus gummosus* (Engelm.) Gibson & Horak] en el periodo del 13 de junio al 7 de noviembre de 1988 en un área de la Bahía de La Paz, Baja California Sur, México. Para la floración 1 indica incipiente, 2 plena, y 3 madura o senescente.

	número de ramas	botones florales producidos	floración			frutos	abortos	
			1	2	3		en botón	en flor
total	565	454	264	180	158	134	186	130
promedio por individuo		45.4	26.4	18	15.8	13.4	18.6	13
desviación estándar		56	35.9	21.6	20.9	18.6	21.8	18.6
intervalo	10-109	4-193	1-125	0-76	0-72	0-63	1-63	1-62
%		100	58.4	39.8	34.9	29.6	41.1	28.7



(a)



(b)

Fig. 2. a) Distribución de frecuencias relativas de los eventos fenológicos señalados con respecto a su aparición en los brazos o ramas de la "pitaya agria" [*Stenocereus gummosus* (Engelm.) Gibson & Horak] en un área de la Bahía de La Paz, Baja California Sur. b) Proporción entre el número total de botones florales producidos y el número de frutos logrados de acuerdo con la división de las clases consideradas.

Cuadro 3. Características de 25 frutos y sus respectivas semillas de "pitaya agria" [*Stenocereus gummosus* (Engelm.) Gibson & Horak] de un área de la Bahía de La Paz, Baja California Sur, México. El peso (gr) y el diámetro (cm) de los frutos se determinó sin las espinas. La parte inferior del cuadro muestra la matriz de regresiones lineales (r) entre las características del fruto.

		\bar{x}	desv. st.	intervalo		
frutos	diámetro	4.2	1.54	3.1-6.3		
	peso	40.4	25.71	22.4-120.7		
	número	674	499	52-1566		
frutos	}		fp	sn	spp	spt
		diámetro	0.95	0.63	0.03	0.68
		peso (fp)		0.69	0.01	0.74
		número (sn)			0.08	0.94
semillas	}	peso promedio (spp)			0.22	
		peso total (spt)				

Cuadro 4. Resultados de los ensayos de germinación de semillas de "pitaya agria" [*Stenocereus gummosus* (Engelm.) Gibson & Horak]. Los ensayos se efectuaron con nueve repeticiones y un testigo. La medida (\bar{x}), y la desviación estándar (desv. st.) corresponden a la de los valores porcentuales. El cuadro inferior muestra la viabilidad de las semillas no germinadas al cabo de once días, esta prueba se realizó con una solución a 1% de 2-3-5 cloruro de trifeniltetrazolio.

		\bar{x}	desv. st.	intervalo
semillas recuperadas en excretas de <i>Melanerpes uropygialis</i> (n=30)		83.2	10.3	23-28
Semillas lavadas con agua (n=50)		22.4	27.5	0-36
Semillas con restos de arilo (testigo) (n=50)		0	0	0

Prueba de viabilidad de las semillas no germinadas	
semillas excretadas	85 % viables
semillas lavadas	90 % viables
testigo	0 % viables

en el número de semillas desarrolladas. La mejor correlación entre el fruto y las semillas se encuentra entre el diámetro y el peso (fp) de aquel vs. el peso total (spt) de éstas (0.68 y 0.74, respectivamente), las relaciones entre el peso promedio de las semillas (spp) con el resto de los parámetros rindieron los coeficientes (r) más bajos.

c) En el cuadro 4 se exponen los resultados de las pruebas de germinación. Puede apreciarse la homogeneidad en los porcentajes de germinación alcanzados con las semillas obtenidas de las excretas del "carpintero de Gila", mientras que las lavadas muestran heterogeneidad en tales niveles y menores porcentajes de germinación. Por otro lado, los restos de arilo, presentes en el testigo, favorecieron el desarrollo de mohos; al probar su viabilidad con la solución de tetrazolio ésta resultó negativa en 100%. Lo anterior sugiere que las semillas pueden germinar sólo si se les retira el arilo.

d) La figura 3 muestra los promedios de pérdida y ganancia de agua en las plántulas sometidas a procesos de deshidratación y rehidratación continua. De las 12 plántulas originales, sólo 2 murieron, el resto toleró el ensayo.

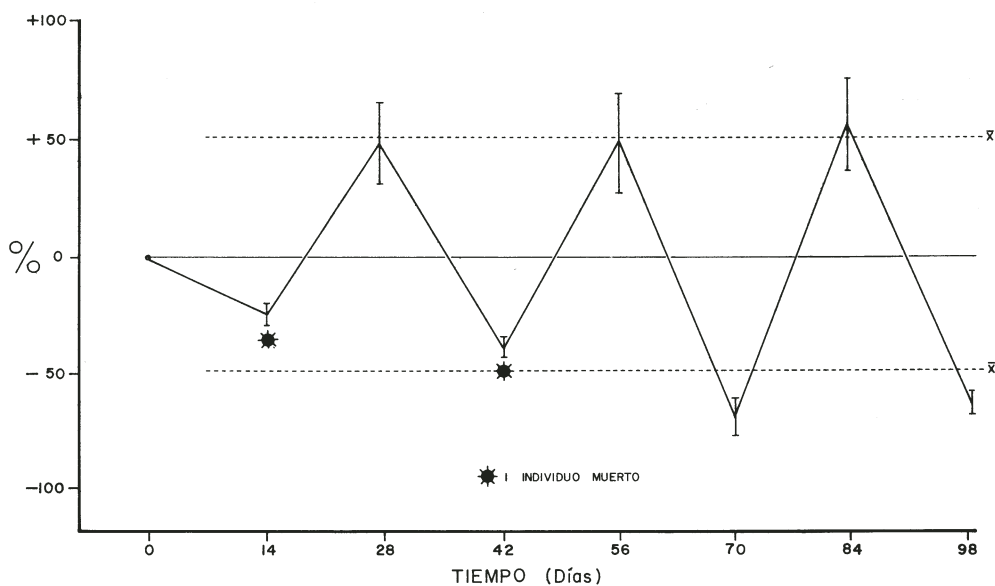


Fig. 3. Porcentaje de pérdida y ganancia de agua de 12 plántulas de "pitaya agria" [*Stenocereus gummosus* (Engelm.) Gibson & Horak], mismas que fueron sometidas, por espacio de 14 días, a procesos de deshidratación y rehidratación en condiciones de laboratorio. En el ensayo sólo murieron 2 plántulas.

DISCUSION

Generación de botones florales

Durante el año previo a los muestreos el área de "El Comitán" no recibió precipitación pluvial de consideración (ver cuadro 1). La respuesta de los patrones fenológicos al medio circundante no parece ser homogénea en el grupo de las cactáceas; por ejemplo, para uno de los cactus mejor conocidos, el saguaro (*Carnegiea gigantea*), Humphrey (1975) concluye que la producción de flores disminuye a causa de períodos prolongados de sequía; Brum (1973) encuentra que en los márgenes de su distribución geográfica el saguaro exhibe menos flores que en habitats que le son más favorables; de manera opuesta, Schmidt y Buchman (1986) consideran que la producción floral resulta poco alterada por los niveles de precipitación de temporadas previas; Steenberg y Lowe (1977) atribuyen a las bajas temperaturas un decidido efecto limitativo en la floración de esta misma especie. Un programa de monitoreo por varios años sobre la producción de botones, flores y frutos de *S. gummosus*, en relación con parámetros del medio, permitirá conocer los factores, y sus niveles, que afectan dicha producción. Este tópico de investigación está en proceso.

De acuerdo con la distribución de frecuencias mostrada en la figura 2a, se manifiesta que existe una activa competencia por asignación de recursos entre los mismos botones de las areolas floríferas próximas al ápice de los brazos. En este sitio ocurre a la vez la mayor densidad de abortos, tanto en botón como en fase floral, y se presenta también el mayor desarrollo de frutos; tal hecho deriva de la interpretación de la figura 2b, que muestra la mejor efectividad de desarrollo hasta fruto en los botones distales, pero la misma requiere abordarse desde una perspectiva fisiológica.

Polinización

Como el resto de las especies de la tribu Pachycereae, las flores de la pitaya agria son nocturnas (aunque no se realizaron determinaciones específicas, se estima que abren en las primeras horas de la madrugada para marchitarse hacia la mitad de la mañana). Bravo (1978, pág. 52) designa a este tipo de flores como "nocturnas de tubo receptacular largo", mismas que son polinizadas por insectos. Es posible que los murciélagos también contribuyan en el proceso. Siendo las cactáceas típicamente alógamas, la producción de semillas viables es una función directa de la actividad de los polinizadores. Por otra parte, es interesante hacer notar que en todas las flores muestreadas se encontraron escarabajos de la familia Nitidulidae, mismos que son comunes en áreas desérticas, y en menor proporción Cantharidae, e inclusive moscas de la familia Drosophilidae. Tal idea es consistente con la notoria variación en el número de semillas encontradas por fruto (ver cuadro 3). Parker (1987) encuentra también para *Stenocereus thurberi* una amplia variación tanto en las dimensiones del fruto como en el número de semillas producidas.

Consumo de semillas

Las observaciones de campo mostraron que el fruto es consumido tanto por vertebrados como por invertebrados. Se observó que los roedores abren las semillas

para aprovechar su contenido (en el sitio se encuentran especies de *Perognathus*, *Ammospermophilus*, *Dipodomys* y otros, como consumidores potenciales). Algunas especies de hormigas son también consumidoras activas, almacenan primero las semillas en sus colonias y posteriormente se alimentan de ellas; pero si alguna semilla almacenada en tales condiciones lograra germinar, difícilmente podría tener las condiciones adecuadas para su desarrollo. Las aves consumidoras de frutos (principalmente paserínidos e ictéridos) favorecen la dispersión de semillas, pues sólo aprovechan el contenido de los restos arillados que cubren cada una de las mismas, el paso por su tracto digestivo les proporciona escarificación. Posiblemente el consumo por lacertilios presente el mismo efecto; de éstos, se han encontrado semillas de cactáceas en estómagos de *Dipsosaurus dorsalis* y *Ctenosaura hemilota*. El análisis del cuadro 4 sustenta esta idea.

Establecimiento de plántulas

Si se toma en consideración los pasos que se suceden desde la formación de la yema florífera hasta la imbibición de la semilla y la emergencia de la radícula, la semilla requiere sortear numerosos obstáculos para llegar hasta la fase de germinación. Posteriormente, durante el establecimiento de la plántula, la sequedad del medio impide constantemente el desarrollo de las subsiguientes etapas. La severidad queda atenuada si la plántula se ubica en un sitio con microclima favorable, que la resguarde durante algunos años mientras alcanza plena autonomía. El microclima lo proporciona el abrigo de los componentes arbóreos y arbustivos de la vegetación que actúan como "nodrizas" (Turner et al., 1966). Tal condición posiblemente también debe combinarse con factores ambientales favorables, como alta pluviosidad y reducción de temperaturas extremosas (ver Jordan y Nobel, 1981; 1982). La prueba realizada con plántulas de *S. gummosus* (Fig. 4) puede dar una idea de la capacidad de este estadio para resistir la adversidad del medio natural donde habita la especie. No obstante, faltan pruebas de campo para determinar con claridad los alcances de tal generalización.

Modelo de flujo numérico

Basándose en los datos del cuadro 2 se elaboró un modelo de flujo numérico de los eventos fenológicos, mismo que se expone en la figura 4. Para el efecto se partió del número de botones florales producidos hasta la estimación de la viabilidad de las semillas. Sin embargo, las etapas de depredación así como la valoración de los sitios propios para su desarrollo están, por el momento, fuera del alcance del presente trabajo.

CONCLUSIONES

Steenberg y Lowe (1977) y Parker (1987, 1988) enfatizan en sus trabajos la importancia de la determinación del tamaño mínimo reproductivo del saguaro, de la pitaya dulce (*Stenocereus thurberi*), y de la senita (*Lophocereus schottii*) respectivamente. Sin embargo, dado el crecimiento decumbente de la pitaya agria y su dispersión vegetativa, no es posible compararla en este sentido.

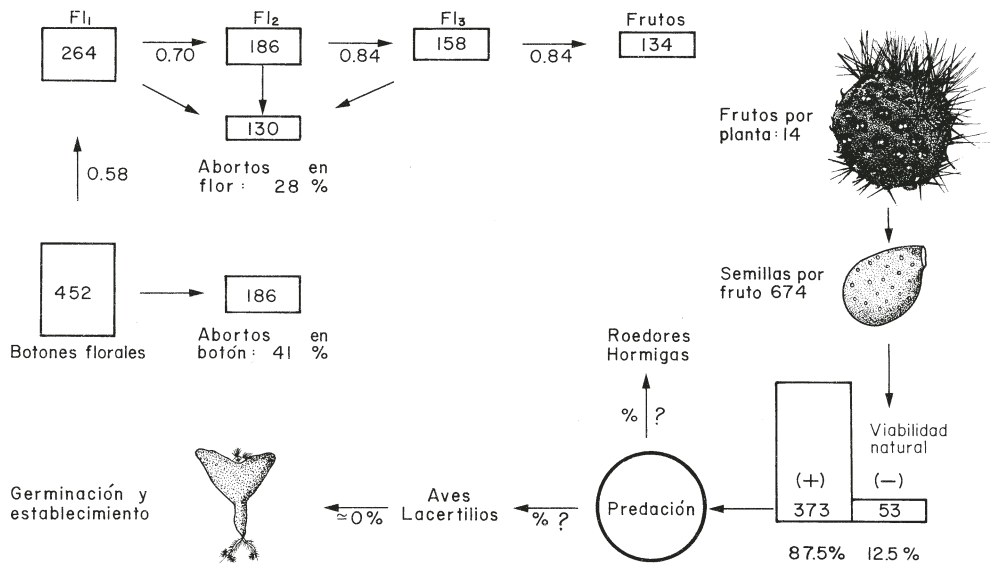


Fig. 4. Modelo de flujo numérico en [*Stenocereus gummosus* (Engelm.) Gibson & Horak], a partir del número de botones florales hasta su desarrollo a frutos. Los números intercalados entre los rectángulos indican las proporciones de sobrevivencia entre un estadio y otro. Se ilustra también las vías alternativas que siguen las semillas hasta su implantación, partiendo del promedio de éstas por fruto.

El costo energético invertido por cada planta para generar flores es muy alto. Por ejemplo, para el saguaro Steenberg y Lowe (1977) estimaron que plantas con remoción repetida de flores crecieron 1/3 más que aquellas que se les permitió florecer y fructificar normalmente. De este modo, la relativamente alta producción de botones, flores y frutos en *S. gummosus* parece no tener ventajas adaptativas para la especie; sin embargo, esta inversión energética puede compensarse con el "ahorro" de la especie al propagarse vegetativamente, ya que de este modo se generan directamente individuos con elevada capacidad de sobrevivencia y de relativa pronta maduración reproductiva (Van der Pijl, 1972).

Agave deserti es una especie de la parte norte del Desierto Sonorense, la cual exhibe, al igual que la pitaya agria, la característica de propagarse principalmente por la vía vegetativa, no obstante su notable producción de semillas. Nobel (1977) estimó que sólo una semilla de entre las centenares de miles producidas anualmente logra generar un individuo reproductivo. Parker (1988) encontró una clara tendencia en poblaciones de *Lophocereus schottii* en el desierto de Arizona para propagarse también por la vía

asexual, a pesar de su producción de semillas. De este modo, un sólo individuo generado anualmente de entre centenares de miles posibles, justifica la elevada inversión energética realizada por las especies vegetales con esta misma estrategia reproductiva.

Van Devender (1978) menciona que algunas especies típicas del Desierto Sonorense parecen mantenerse en su actual área de distribución gracias a su capacidad de propagación asexual, ya que el agreste ambiente ha limitado la germinación y el desarrollo de plántulas; una de las causas de su arribo (y dispersión, en las superficies ahora ocupadas por las comunidades xerófilas) puede atribuirse a la dispersión por semilla, proceso que predominó en esas especies hasta hace unos pocos miles de años, durante períodos climáticos menos drásticos que los actuales.

Como se mencionó anteriormente, no hay informante que de manera fiel pueda garantizar haber observado plántulas de esta especie desarrollándose en el campo. La certeza es que la especie se propaga asexualmente casi de manera exclusiva, con todas las ventajas que este medio de reproducción confiere a los vegetales que habitan en medios xerófilos, a costa de una disminución en la recombinación genética (ver Van der Pijl, 1972).

La estrategia reproductiva aquí expuesta requiere ser investigada con mayor profundidad para comprender su sentido evolutivo. Puede plantearse que la ausencia en el campo de individuos de pitaya agria generados a partir de semilla puede asociarse a la falta de producción de flores fértiles, y a la insuficiencia de agentes polinizadores; pero principalmente al consumo generalizado de semillas, a la sensibilidad de las plántulas, a la sequedad del medio, y al consumo de éstas últimas por herbívoros. Estos tópicos deberán abordarse en etapas posteriores.

La pitaya agria tiene una distribución geográfica amplia (ver Hastings et al., 1972), dentro de la cual es notable la asincronía en su fenología, atribuible en parte a la respuesta de las poblaciones a las particulares condiciones ambientales en cada localidad. Tomando en cuenta esto, sería aventurado considerar absolutos los resultados aquí obtenidos.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen la revisión del texto, y las valiosas sugerencias aportadas, que contribuyeron sustancialmente a mejorar los manuscritos de este trabajo, tanto por el Comité Editorial como por los Drs. Alfredo Ortega Rubio (Centro de Investigaciones Biológicas de Baja California Sur) y Exequiel Ezcurra (Centro de Ecología, UNAM).

LITERATURA CITADA

- Bravo, H. 1978. Las Cactáceas de México. Vol. 1. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 743 pp.
- Brum, G. D. 1973. Ecology of the saguaro (*Carnegiea gigantea*): phenology and establishment in marginal populations. *Madroño* 22: 195-204.
- Felger, R. S. y M. B. Moser. 1985. People of the desert and sea; ethnobotany of the Seri Indians. University of Arizona Press. Tucson. 435 pp.
- García, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Koeppen. Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México. 2a. edición: México, D. F. 246 pp.
- Hammond, E. H. 1954. A geomorphic study of the Cape region of Baja California. *University of California Publications in Geography* 10(2): 45-112.

- Hastings, J. M., R. M. Turner y D. K. Warren. 1972. An atlas of some plant distribution in the Sonoran Desert. University of Arizona. Institute of Atmospheric Physics. Technical Reports on the Meteorology and Climatology of Arid Regions. No. 21. Tucson. 255 pp.
- Humphrey, R. R. 1975. Phenology of selected Sonoran Desert plants at Punta Cirio, Sonora, Mexico. *J. Arizona Acad. Sci.* 10: 50-57.
- Jordan, P. W. y P. S. Nobel. 1981. Seedling establishment of *Ferocactus acanthodes* in relation to drought. *Ecology* 62: 901-906.
- Jordan, P. W. y P. S. Nobel. 1982. Height distributions of two species of cacti in relation to rainfall, seedling establishment, and growth. *Bot. Gaz.* 143: 511-517.
- Nobel, P. S. 1977. Water relations of flowering of *Agave deserti*. *Bot. Gaz.* 138: 1-6.
- Nobel, P. S. 1980. Interception of photosynthetically active radiation by cacti of different morphology. *Oecologia* 45: 160-166.
- Parker, K. C. 1987. Seedcrop characteristics and minimum reproductive size of organ pipe cactus (*Stenocereus thurberi*) in southern Arizona. *Madroño* 34(4): 294-303.
- Parker, K. C. 1988. Height structure and reproductive characteristics of senita *Lophocereus schottii* (Cactaceae), in southern Arizona. *Southw. Naturalist* 34(3): 392-401.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Editorial Limusa. México. 432 pp.
- Schmidt, J. O. y S. L. Buchman. 1986. Floral biology of the saguaro (*Cereus giganteus*), I. Pollen harvest by *Apis mellifera*. *Oecologia* 69: 491-498.
- Secretaría de Programación y Presupuesto. 1980. Carta climática La Paz (1:1'000,000). Dirección General de Geografía del Territorio Nacional. México, D. F.
- Secretaría de Programación y Presupuesto. 1981. Carta de tipos de suelo La Paz (1:1'000,000). Dirección General de Geografía del Territorio Nacional. México, D. F.
- Shreve, F. 1937. The vegetation of the Cape region of Baja California. *Madroño* 4: 105-113.
- Shreve, F. e I. L. Wiggins. 1964. Vegetation and flora of the Sonoran Desert. Vols. I y II. Stanford University Press. Stanford. 1740 pp.
- Steenberg, W. F. y C. H. Lowe. 1977. Ecology of the saguaro: II. Reproduction, germination, establishment, growth, and survival of the young plant. National Park Service. Scientific Monograph Series No. 8. United States Government Printing Office. Washington D. C. pp. 49-92.
- Turner, R. M., S. M. Alcorn, G. Olin, y J. A. Booth. 1966. The influence of shade, soil, and water on saguaro seedling establishment. *Bot. Gaz.* 127: 95-102.
- Van der Pijl, L. 1972. Principles of dispersal in higher plants. Springer Verlag. 2nd. edition. Berlin. 162 pp.
- Van Devender, T. R. 1987. Holocene vegetation and climate in the Puerto Blanco mountains, southwestern Arizona. *Quaternary Res.*, 27: 51-72.
- Wiggins, I. L. 1960. The origins and relationships of the land flora. In: The biogeography of Baja California and adjacent seas. Part III. Terrestrial and fresh water biotas. *Syst. Zool.* 9: 148-165.
- Wiggins, I. L. 1980. Flora of Baja California. Stanford University Press. Stanford. 1025 pp.