



CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS  
DEL NOROESTE, S.C.

---

---

Programa de Estudios de Posgrado

EDAD, TASAS DE CRECIMIENTO Y ALOMETRÍA DEL  
CARDÓN (*Pachycereus pringlei*) EN LA PENÍNSULA DE  
BAJA CALIFORNIA

TESIS

Que para obtener el grado de

Doctor en Ciencias

Uso, Manejo y Preservación de los Recursos Naturales  
(Orientación Ecología)

Presenta

**Mariana Delgado Fernández**

La Paz, Baja California Sur, Diciembre de 2017.

## ACTA DE LIBERACIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B. C. S., siendo las 11 horas del día 20 del mes de noviembre del 2017, se procedió por los abajo firmantes, miembros de la Comisión Revisora de Tesis avalada por la Dirección de Estudios de Posgrado y Formación de Recursos Humanos del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., a liberar la Tesis de Grado titulada:

**“Edad, tasas de crecimiento y alometría del cardón (*Pachycereus pringlei*) en la península de Baja California”**

Presentada por la alumna:

**Mariana Delgado Fernández**

Aspirante al Grado de DOCTOR EN CIENCIAS EN EL USO, MANEJO Y PRESERVACIÓN DE LOS RECURSOS NATURALES CON ORIENTACIÓN EN **Ecología**

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron su **APROBACIÓN DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.



LA COMISIÓN REVISORA

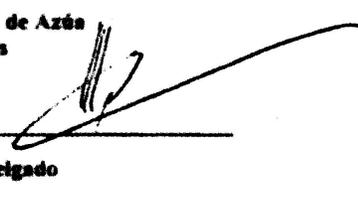


Dr. Pedro Peña Garcillán  
Codirector de Tesis

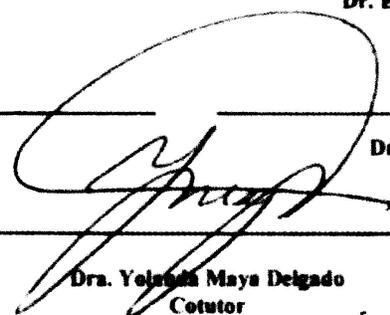
Dr. Ezequiel Ezcurrea Real de Azón  
Codirector de Tesis



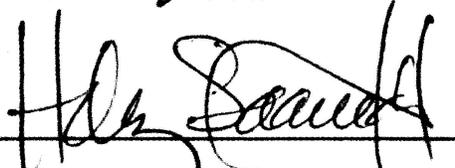
Dr. Luis Brito Castillo  
Cotutor



Dr. Carlos Martorell Delgado  
Cotutor



Dra. Yolanda Maya Delgado  
Cotutor



Dra. Norma Yolanda Hernández Saavedra  
Directora de Estudios de Posgrado y  
Formación de Recursos Humanos

## **Conformación de comités**

### **Comité tutorial**

Dr. Exequiel Ezcurra Real de Azúa  
Universidad de California Riverside  
Co-Director

Dr. Pedro Peña Garcillán  
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C.  
Co-Director

Dr. Luis Brito Castillo  
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C.  
Cotutor

Dr. Carlos Martorell Delgado  
Universidad Nacional Autónoma de México  
Cotutor

Dra. Yolanda Maya Delgado  
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C.  
Cotutor

### **Comité revisor de tesis**

Dr. Exequiel Ezcurra Real de Azúa  
Dr. Pedro Peña Garcillán  
Dr. Luis Brito Castillo  
Dr. Carlos Martorell Delgado  
Dra. Yolanda Maya Delgado

### **Jurado del examen de grado**

Dr. Exequiel Ezcurra Real de Azúa  
Dr. Pedro Peña Garcillán  
Dr. Luis Brito Castillo  
Dr. Carlos Martorell Delgado  
Dra. Yolanda Maya Delgado

### **Suplentes**

Dr. Gustavo Alberto Arnaud Franco  
Dr. María del Carmen Blázquez Moreno

## Resumen

El cardón (*Pachycereus pringlei*) es una cactácea columnar endémica del Desierto Sonorense que se distribuye a lo largo de más de 1000 km en la Península de Baja California, en un gradiente de precipitación latitudinal, que va de los 518 a los 55 mm de precipitación media acumulada anual. Este estudio pone a prueba la factibilidad de estimar la edad de una planta suculenta que no presenta anillos de crecimiento utilizando técnicas radioisotópicas, aborda cómo varían los patrones individuales de crecimiento y describe la variación morfológica de esta especie a lo largo del gradiente donde se distribuye. Para ello, se seleccionaron seis sitios de la latitud 23°N a la 31°N; en cada sitio se estableció un cuadrado de 100 × 100 m, se contó el número de ramificaciones y se midió la altura y diámetro de cada cardón. En cada sitio se seleccionaron cuatro cardones de diferentes alturas y se colectó una espina de la areola más baja de su tallo central. Estimamos la edad de las espinas utilizando la datación por radiocarbono y estimamos su tasa de crecimiento. Se utilizó un modelo alométrico para analizar la relación diámetro–altura y se estimaron los parámetros a través de un modelo lineal. La altura del tallo central al momento en el que la primera ramificación emergió se estimó realizando una regresión lineal de la altura de la planta contra el número de ramificaciones laterales. Se utilizó un modelo de irradiación para estimar la radiación solar interceptada por un cardón sin ramificar de 6 m de altura. La tasa de crecimiento promedio fue de 0.098 m por año, con valores desde los 0.03 a los 0.23 m por año. La tasa de crecimiento anual promedio se correlacionó con la altura de la planta ( $r^2 = 0.82$ ,  $P < 0.0001$ ) y ninguna otra variable ambiental del sitio, como la precipitación o la latitud, fue un predictor significativo. Concluimos que el diámetro de los cardones adultos, la proporción superficie–volumen y la altura del tallo central cuando los cardones comienzan a ramificar están asociadas a la latitud y a variables ambientales asociadas a la latitud como es la precipitación y que los métodos de radiocarbono son robustos y adecuados para explorar las tasas de crecimiento y demografía de las cactáceas columnares. La datación por radiocarbono de espinas de cactus abre nuevas posibilidades en el estudio de la ecología de cactáceas, incluyendo (a) estudio de tasas de crecimiento a gran detalle a lo largo de la vida de un cardón al datar espinas de todo el tallo central; (b) hacer comparaciones de cardones para entender la variación dentro de una población; (c) estudiar cómo se relaciona las condiciones atmosféricas y oceanológicas como El Niño y las tasas de crecimiento; y (d) estudiar con precisión (edades) la morfología de los cactus y su patrón de ramificación.

**Palabras clave:** cactácea columnar, Desierto Sonorense, tasa de crecimiento, patrones latitudinales, radiocarbono.



Vo. Bo. Dr. Pedro Peña Garcillán  
Codirector



Vo. Bo. Dr. Exequiel Ezcurra Real de Azúa  
Codirector

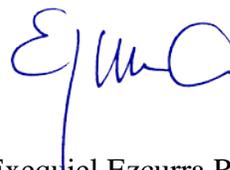
## Summary

The cardon (*Pachycereus pringlei*) is a columnar cactus endemic to the Sonoran Desert that is distributed over more than 1000 km along the Baja California peninsula, its distribution extends along a latitudinal gradient of precipitation, which range from 518 to 55 mm of mean annual precipitation. This study addresses how the individual growth patterns and morphological variation of this species vary along the gradient where it is distributed. For this purpose, we selected six sites from latitude 23°N to 31°N, at each site a square of 100 × 100 m was established, the number of branches was counted and the height and diameter of each cardon was measured. In each site, four cardons of different heights were selected and a spine was collected from the lower areola of its central stem. We estimate the age of spines using radiocarbon dating and we estimated their growth rate by dividing the height of the central stem between the age (estimated by radiocarbon) of the cardon. The allometric model was used to analyze the diameter-height relationship and the parameters were estimated through a linear model. The height of the central stem when the first branch emerges was estimated by performing a linear regression of the height of the plant against the number of lateral branches. The solar radiation intercepted by an unbranched 6-m-tall cardon was estimated using an irradiance model. The average growth rate was 0.098 m per year, with values ranging from 0.03 to 0.23 m per year. The mean annual growth rate was correlated with plant height ( $r^2 = 0.82$ ,  $P < 0.0001$ ) and no other environmental site variables such as precipitation or latitude were a significant predictor. We conclude that the diameter of the adult cardons, the surface area:volume ratio, and the height of the central stem when the cardons begins to branch are associated to the latitude and to environmental variables associated to the latitude as it is the precipitation, and that the methods of radiocarbon are robust and suitable to explore the growth rates and demography of the columnar cactus. Radiocarbon dating of cactus spines opens new possibilities in the study of cactus ecology, including (a) study of growth rates in great detail throughout the life of a cardon by dating spines from the central stem; (b) make cardon comparisons to understand the variation within a population; (c) study how atmospheric and oceanological conditions such as El Niño relate to growth rates; and (d) study with precision (ages) the morphology of the cacti and their branching pattern.

**Key words:** columnar cacti, growth rate, latitudinal patterns, Sonoran Desert, radiocarbon.



Vo. Bo. Dr. Pedro Peña Garcillán  
Codirector



Vo. Bo. Dr. Exequiel Ezcurra Real de Azúa  
Codirector

## **Dedicatoria**

*A mis admirables padres Oscar Delgado y Mayte Fernández*

## **Agradecimientos**

Agradezco al Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste por ser la institución receptora de mis estudios de doctorado; a mis codirectores, Dr. Pedro Peña y Dr. Exequiel Ezcurra por la oportunidad de ser su estudiante, su confianza, enseñanzas, apoyo y colaboración durante el proyecto; a mis cotutores, Dra. Yolanda Maya, Dr. Carlos Martorell y Dr. Luis Brito por su compromiso y colaboración en el proyecto; a CONACYT por las becas otorgadas (número de becario 264503); a UC MEXUS por el financiamiento otorgado para llevar a cabo el proyecto y las estancias de investigación en la Universidad de California Riverside; al Dr. John Southon y sus colaboradores del laboratorio W.M. Keck de la Universidad de California Irvine, por la ayuda brindada en el procesamiento de muestras; al M.C. Christian Silva y al Dr. Jonathan G. Escobar por su colaboración y apoyo en el trabajo de campo; a Maria LaBarrie y a Anna K. Medina por todo el apoyo logístico y ayuda para poder realizar las estancias de investigación en la Universidad de California Riverside; al Dr. Stephen Bullock por su constante colaboración y ayuda brindada a lo largo de mis estudios de posgrado, a los propietarios de las tierras de los sitios de estudio, por permitirnos ingresar a ellas y coleccionar las muestras; al Dr. Antonio Ortíz por su apoyo durante mis estudios de doctorado en La Paz; y a Claudia Michel, Mayra Hernández, Eunice Juárez, Ana Cárdenas, Ella Kugler, David Casian, Cristina Moreno, Daniela Fernández y Natalia Fernández por coincidir y perdurar.

Durante este proyecto conté con el apoyo y amor incondicional de mis extraordinarios padres Dr. Oscar Delgado y Mayte Fernández; de mi hermana M.C. Paola Delgado y su pareja Dr. Carlos Celorrio; y de mi querida y leal Ovis, estaré siempre agradecida con todos ustedes.

## Contenido

<b>Resumen</b>	i
<b>Summary</b>	ii
<b>Dedicatoria</b>	iii
<b>Agradecimientos</b>	iv
<b>Contenido</b>	v
<b>Lista de figuras</b>	vii
<b>Lista de tablas</b>	viii
<b>1. INTRODUCCIÓN</b>	1
<b>2. ANTECEDENTES</b>	3
2.1 Tasa de crecimiento y ramificaciones	3
2.2 Datación de espinas por radiocarbono	4
2.3 Alometría en plantas	4
<b>3. JUSTIFICACIÓN</b>	7
<b>4. HIPÓTESIS</b>	8
<b>5. OBJETIVOS</b>	9
5.1 Objetivo general	9
5.2 Objetivos particulares	9
<b>6. MATERIAL Y MÉTODOS</b>	10
6.1 Cardón ( <i>Pachycereus pringlei</i> )	10
6.2 Sitios de estudio	10
6.3 Marcaje de individuos	13
6.4 Datación por radiocarbono y calibración	14
6.4.1 Selección de muestras	14
6.4.2 Pretratamiento	14
6.4.3 Combustión	15
6.4.4 Grafito	15
6.4.5 Radiocarbono	15
6.4.6 Radiocarbono post-bombas	16
6.4.7 Calibración por CALIBomb	16
6.5 Tasas de crecimiento	17
6.6 Estimación de la edad	17
6.7 Modelo de altura de la plantas vs. edad	18
6.8 Alometría de diámetro-altura	19
6.9 Altura de la planta para comenzar a ramificar	20
6.10 Cociente/relación superficie-volumen	20
6.11 Modelo de intercepción de luz	21
<b>7. RESULTADOS</b>	23
7.1 Fechamiento por radiocarbono	23
7.2 Tasas de crecimiento	24
7.3 Estimación de la edad	25
7.4 Modelo de altura de la plantas vs. edad	25
7.5 Alometría de diámetro-altura	27
7.6 Altura de la planta para iniciar a ramificarse	28

7.7 Cociente/relación superficie-volumen	30
7.8 Modelo de intercepción de luz	32
<b>8. DISCUSIÓN</b>	34
<b>9. CONCLUSIONES</b>	39
9.1 Perspectivas	39
<b>10. LITERATURA CITADA</b>	41
<b>11. ANEXOS</b>	47
11.1 Anexo A. Estimación de los parámetros del modelo de altura vs. edad	47
11.2 Anexo B. Estimación de la altura de la planta cuando comienza a ramificar	49
11.3 Anexo C. Estimación del volumen de la planta	51
11.4 Anexo D. Artículo publicado en <i>Radiocarbon</i>	53
11.5 Anexo E. Artículo publicado en <i>Journal of Arid Enviroments</i>	66

**Lista de figuras**

<b>Figura 1.</b> Cardones ( <i>Pachycereus pringlei</i> ) en Percebú, Baja California	11
<b>Figura 2.</b> Sitios de estudio y distribución geográfica del cardón	12
<b>Figura 3.</b> Cardones en los seis sitios de estudio	13
<b>Figura 4.</b> Diagrama conceptual de los parámetros medidos en cada cardón	19
<b>Figura 5.</b> Correlación entre la tasa de crecimiento anual promedio y la altura	25
<b>Figura 6.</b> El modelo edad-altura	26
<b>Figura 7.</b> Correlación alométrica entre la altura y diámetro del cardón	27
<b>Figura 8.</b> Correlaciones con la latitud	29
<b>Figura 9.</b> Estimación de la altura de los cardones cuando comienzan a ramificar	31
<b>Figura 10.</b> Variación de la proporción superficie-volumen	33
<b>Figura 11.</b> Morfologías del cardón a lo largo de su historia de vida	38

**Lista de tablas**

<b>Tabla I.</b> Variables ambientales de los sitios de estudio	14
<b>Tabla II.</b> Edad de las espinas estimadas con radiocarbono	23
<b>Tabla III.</b> Tasas de crecimiento promedio	24
<b>Tabla IV.</b> Exponentes alométricos ( $z$ ) altura-diámetro de cada sitio	28
<b>Tabla V.</b> Correlaciones de $k$ , diámetro y altura a ramificar con variables ambientes	32

## 1. INTRODUCCIÓN

Las técnicas de datación por radiocarbono ( $^{14}\text{C}$ ) han agilizado y facilitado el estudio de la dinámica poblacional de las plantas, sobre todo las que habitan en zonas áridas, ya que rara vez forman anillos de crecimiento. Tradicionalmente se requerían de largos periodos (10–20 años) y técnicas como la fotografía repetida para observar y evidenciar cambios a nivel poblacional en este tipo de especies (Bullock y Turner, 2010) y poder así estimar la longevidad de una especie, o era necesario darle seguimiento periódico a plantas para estimar las tasas de crecimiento a lo largo de varios años.

Con la datación por  $^{14}\text{C}$  se puede estimar la edad y la tasa de crecimiento de especies perennes carentes de anillos de crecimiento (English *et al.*, 2007; López-Medellín *et al.*, 2011), realizar estudios en poblaciones naturales con la posibilidad de efectuar múltiples réplicas en espacio y tiempo, y describir la dinámica poblacional de especies perennes y longevas en periodos relativamente cortos. Por lo tanto, se reduce la incertidumbre al decretar planes de aprovechamiento de plantas del desierto y se puede predecir cómo las actividades humanas o el cambio climático afectarán a las poblaciones naturales.

Las cactáceas columnares son elementos distintivos de la vegetación en regiones áridas y especies clave ya que proveen de hábitat, agua y nutrientes a un gran número de especies de fauna (Bezy *et al.*, 2008; Castrezana y Markow, 2008; Delgado-Fernández *et al.*, 2017; Wolf y Martínez del Río, 2003). En el desierto de la península de Baja California, el cardón (*Pachycereus pringlei*) es el cacto columnar con mayor área de distribución, expandiéndose a lo largo de más de 1000 km desde la Región del Cabo (23°N), caracterizada por los monzones durante el verano, hasta el Desierto de San Felipe (31°N), región donde el Desierto Sonorense colinda con el ecosistema mediterráneo de la provincia Florística de California y donde prevalecen las lluvias de invierno. Es el cacto de mayor tamaño en el Desierto Sonorense, alcanza los 20 m de altura y hasta 1.5 m de diámetro (Turner *et al.*, 1995) y es considerado una de las especies más grandes y más longevas de cactos columnares (Bullock *et al.*, 2005; Medel-Narváez *et al.*, 2006; Turner *et al.*, 1995).

El objetivo general de este estudio es describir las variaciones entre individuos en crecimiento y forma (*On Growth and Form*, en el sentido tradicional de D'Arcy W. Thompson, 1917) a lo largo del gradiente latitudinal de precipitación de la península de Baja California. Es decir,

este estudio aborda cómo varían los patrones individuales de crecimiento y la variación morfológica de esta especie a lo largo del gradiente latitudinal en el que se desarrolla para interpretar estos patrones a la luz de las diferentes presiones selectivas que la especie enfrenta de norte a sur. Para ello, como objetivos secundarios, responderemos a preguntas específicas relacionadas con el crecimiento y desarrollo de esta especie utilizando tanto técnicas novedosas como el uso de isótopos radiactivos, como técnicas tradicionales y actualmente relegadas, como la alometría y la morfometría cuantitativa. Por un lado, el presente estudio pone a prueba la factibilidad de estimar la edad de una planta suculenta que no presenta anillos de crecimiento utilizando técnicas radioisotópicas. Por otro lado, una vez estimada la relación tamaño–edad, el estudio investiga las relaciones morfométricas cambiantes en seis poblaciones a lo largo de la península de Baja California, sobre un gradiente de precipitación latitudinal.

## 2. ANTECEDENTES

### 2.1 Tasa de crecimiento y ramificaciones

La tasa de crecimiento de los tallos del cardón se ha medido en experimentos controlados bajo riego (por hasta 8 años), y se han estimado tasas de entre 14 a 23 cm año<sup>-1</sup> (Nerd *et al.*, 1993; Suzán-Azpíri y Sosa, 2006), pero se ha sugerido que en condiciones naturales las tasas son menores (Bacilio *et al.*, 2011; Bashan *et al.*, 1995). En condiciones naturales se ha estimado la tasa de crecimiento de otras cactáceas columnares, como (1) el saguaro (*Carnegiea gigantea*) con tasas de 1 a 20 cm año<sup>-1</sup> (Drezner, 2003 a) y han concluido que la variación está ligada a la precipitación de verano (Drezner, 2005); (2) *Stenocereus thurberi* con tasas de 1 a 92 cm año<sup>-1</sup>, siendo los individuos mayores a 5 m de altura los únicos que alcanzan tasas de crecimiento superiores a los 43 cm año<sup>-1</sup> (Parker, 1988); y (3) *Pachycereus schottii* de 1 a 155 cm año<sup>-1</sup>, siendo las plantas mayores a los 5 m de altura las que tienen tasas de crecimiento mayores a los 84 cm año<sup>-1</sup> (Parker, 1988). Este estudio es el primer esfuerzo, en nuestro conocimiento, por estimar las tasas de crecimiento de largo plazo para el cardón en condiciones naturales.

El crecimiento vertical en los cactus columnares les permite maximizar la intercepción de luz por las mañanas y minimizar la intercepción solar durante el mediodía, cuando el sol está cerca del cenit, y evitar así el riesgo de sobrecalentamiento durante las horas más calientes del día (Zavala-Hurtado *et al.*, 1998). Adicionalmente, las ramificaciones les permiten incrementar su superficie fotosintética y su capacidad para almacenar agua (Drezner, 2014). Por esta razón, la altura a la que las cactáceas columnares comienzan a ramificar parece estar asociada con la dinámica de fotosíntesis y de almacenamiento de agua, y en particular, con la relación superficie/volumen en decrecimiento a medida que la planta crece. El umbral crítico de ramificación, es decir, la altura de la planta en el momento en que empieza a ramificar, también se ha asociado a variaciones en las condiciones ambientales. Los saguaros (*C. gigantea*), por ejemplo, ramifican cuando alcanzan alturas de entre 4.4 a 5.5 m y esta variación se ha concluido que está relacionada a las diferencias en la precipitación, de tal forma que los sitios con mayor precipitación de invierno son los que tienen a los individuos que comienzan a ramificar con una menor altura (Drezner, 2013).

### 2.2 Datación de espinas por radiocarbono

Las espinas son ideales para datar por radiocarbono ( $^{14}\text{C}$ ), ya que se desarrollan secuencialmente desde el ápice en cuestión de pocas semanas (en el saguaro, *C. gigantea*, las espinas se desarrollan por completo en un periodo de 30 a 60 días; English *et al.*, 2010), y las células mueren, por lo tanto no intercambian materiales orgánicos con el resto de la planta (English *et al.*, 2007; Mauseth, 2006). English *et al.* (2007, 2010), utilizaron el método de datación por radiocarbono en espinas de saguaro (*C. gigantea*) para determinar cómo es la fisiología fotosintética de la planta, asociada con la variación de  $\delta^{13}\text{C}$  en el tiempo. La cronología estaba basada en la edad estimada por  $^{14}\text{C}$  de las espinas. Entre otros resultados, encontraron una alta correlación ( $r = 0.99$ ) entre la edad estimada por  $^{14}\text{C}$  y la altura medida en las plantas durante cuatro décadas. Una vez que acaba la formación de las espinas en los cactus, el  $^{14}\text{C}$ , debido a su inestabilidad comienza a transmutarse a nitrógeno a una tasa temporal constante, de manera que después de 5730 años la mitad de los átomos de  $^{14}\text{C}$  se habrán convertido en nitrógeno. Este comportamiento permite datar el tiempo transcurrido desde el momento de la fijación fotosintética a partir de la proporción de  $^{14}\text{C}$  que mantiene una estructura vegetal en un momento dado. La datación por  $^{14}\text{C}$  se ha utilizado en otras especies longevas que no generan anillos de crecimientos visibles. Por ejemplo, López-Medellín *et al.* (2011) pudieron estimar la edad de árboles de manglar datando por  $^{14}\text{C}$  celulosa de la médula de la base del tallo principal.

El uso de radioisótopos para datar especies sin anillos de crecimiento abre perspectivas novedosas para los estudios de demografía de plantas desérticas y tropicales. En contraste con las técnicas tradicionalmente empleadas para este fin, como el monitoreo de crecimiento de individuos a lo largo de un periodo de tiempo o la construcción de modelos de relación edad-altura, fechar mediante radiocarbono abre la posibilidad estudiar el crecimiento de una planta desde su inicio y seguirlo en detalle, año tras año.

### **2.3 Alometría en plantas**

La alometría en las plantas son los cambios de dimensión a escala de las partes a medida que éstas se desarrollan, y se relaciona con la biomecánica, ecología y evolución de las plantas (Niklas *et al.*, 2006). La selección natural afectaría por tanto estas relaciones, y se espera por

tanto que los rasgos alométricos varíen de manera predecible a lo largo de gradientes ambientales a gran escala (Blanin *et al.*, 2012).

La superficie fotosintética (clorénquima) que tienen los cactus es pequeña en comparación con la gran cantidad de tejido que tienen para almacenar agua (parénquima), es decir, los cactus tienen una baja proporción superficie-volumen, lo que limita su capacidad fotosintética (Martorell, 2006), por lo tanto la relación entre el diámetro del tallo y el tamaño de la planta es extremadamente importante. Los tallos delgados tienen una baja cantidad de parénquima a sostener por unidad de área de clorénquima, en comparación con los tallos gruesos, pero los tallos delgados también tienen poca capacidad de almacenaje de agua, lo que representa una desventaja en las regiones áridas.

Se han estudiado las variaciones alométricas a lo largo de gradientes ambientales en tres cactáceas (1) *Pachycereus schottii* en Sonora, México (27°41'N a 31°53'N; Felger y Lowe, 1967), (2) *Cephalocereus columna-trajani* en el valle de Tehuacán-Cuicatlán, México (17°20'N a 18°53'N; Valverde *et al.*, 2007) y (3) *C. gigantea* en Arizona, Estados Unidos de América (31°53'N a 33°51'N; Drezner, 2003b). En los dos primeros estudios, en los sitios tropicales secos que presentaban mayor precipitación y temperatura se encontraban los individuos más delgados y conforme se incrementaba la latitud (menor precipitación y temperatura), los individuos eran más robustos. En el estudio de saguaros, Drezner (2003) no encontró una correlación entre el diámetro de los cactus y la latitud, probablemente porque sólo estudió a las poblaciones más norteñas de saguaro (no incluyó las poblaciones de saguaro en Sonora, México). Las simulaciones biofísicas de Nobel (1980 a, b), concluyeron que el incremento en el diámetro en los saguaros (*C. gigantea*) aumenta la temperatura apical y con ello se explica la distribución de la especie en latitudes altas (sitios fríos), comparado con otras especies de cactáceas con tallos más delgados.

Otros dos estudios, que aunque no se centran en la alometría de plantas, describen patrones latitudinales de cactus columnares son el de Cornejo y Simpson (1997) y el de Medel-Narváez *et al.* (2006). En el primero, al estudiar 25 especies de cactáceas columnares de Norteamérica distribuidas entre la latitud 30°N (al sur de Arizona) a la 15°N en el Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, Cornejo y Simpson (1997) encontraron que en los sitios con temperaturas de invierno menores se encontraban los cactus de mayor circunferencia y en los

sitios con mayor precipitación anual se encontraban los cactus con menor número de ramificaciones y éstas estaban a una mayor altura. En el segundo estudio sobre la densidad y estructura de 26 poblaciones de *P. pringlei* a lo largo de su distribución en el Desierto Sonorense, Medel-Narváez *et al.* (2006) encuentran que en las poblaciones peninsulares el diámetro basal de los cardones ramificados tiende a incrementar con la latitud.

Las variaciones alométricas en la altura, diámetro del tallo, número de ramificaciones y patrón de ramificación tienen una estrecha correlación con la habilidad de la planta para (1) regular la intercepción de radiación fotosintéticamente activa (PAR, por sus siglas en inglés); (2) minimizar el auto-sombreado en plantas ramificadas (Geller y Nobel, 1986); (3) transportar y almacenar agua (Drezner, 2003b); (4) termo-regular (Felger y Lowe, 1967), y (5) evitar el daño tanto por el ambiente físico (sequía, viento, heladas) como por hongos o insectos (Bashan *et al.*, 1995).

### 3. JUSTIFICACIÓN

Posiblemente no hay especie más carismática en la península de Baja California que el cardón. Por su tamaño gigantesco ha llamado poderosamente la atención de exploradores y cronistas desde la llegada de los primeros exploradores a la región (Del Barco, 1780). En la actualidad, el turismo es la principal fuente de ingresos tanto en el estado de Baja California (58% del Producto Interno Bruto (PIB) como en el de Baja California Sur (73% del PIB; INEGI, 2015), siendo el turismo de naturaleza (ecoturismo, turismo de aventura) uno de los más importantes, y las singularidad paisajística y climática un elemento central de atracción. En esta región el turista busca una experiencia cercana con el entorno natural (paisaje, flora y fauna) y una de las razones por su alta demanda en la región es el alto número de endemismos de plantas (Riemann y Ezcurra, 2005), y sobre todo, la presencia de una “megaflora” de inmensa belleza, formada por planta gigantescas como el cirio, el cardón, el copalquín, o las palmas.

El cardón (*P. pringlei*) es una cactácea columnar endémica del Desierto Sonorense que por su tamaño y abundancia los turistas (nacionales y extranjeros) y personas locales lo reconocen como especie bandera, de tal forma que han creado sitios turísticos donde son la principal atracción, por ejemplo: Valle de los Gigantes en San Felipe (Baja California) y El Santuario de los Cactus en La Paz (Baja California Sur); o han nombrado establecimientos y usando su forma como ícono, ejemplos: Baja Cactus Motel en El Rosario (Baja California). Dada su importancia social, económica, cultural y ambiental, describir la biogeografía de la especie e identificar los factores ambientales que influyen en su espectacular morfología es prioritario para asegurar el manejo sustentable de la especie, y con ello se justifica este estudio, que tiene como objetivo conocer la edad de los cardones, sus tasas de crecimiento y alometría a lo largo de su distribución en la península.

#### 4. HIPÓTESIS

- Si el gradiente de precipitación latitudinal en la península de Baja California provoca variaciones en las tasas de crecimiento, entonces, en los sitios con menor precipitación media anual tendrán tasas de crecimiento anuales menores.
- Si el gradiente de precipitación latitudinal en la península de Baja California provoca variaciones en la relación edad-altura, entonces, a una misma edad, los individuos que crecen en los sitios con menor precipitación tendrán menor altura.
- Si el gradiente de precipitación latitudinal en la península de Baja California provoca variaciones en altura a la que comienzan a ramificar los cardones, entonces, la altura a la que comienzan a ramificar los cardones será mayor en las poblaciones con menor precipitación media anual de invierno.
- Si el gradiente de precipitación latitudinal en la península de Baja California provoca variaciones en el diámetro de los cardones, entonces, el diámetro de los cardones será menor en las poblaciones con una mayor precipitación media anual, por tanto incrementará con la latitud.

## **5. OBJETIVOS**

### **5.1 Objetivo general**

Describir la alometría diámetro-altura, estimar la tasa de crecimiento y edad de los cardones.

### **5.2 Objetivos particulares**

- Establecer con precisión la edad de cardones utilizando la datación por radiocarbono en espinas.
- Calcular la tasa de crecimiento anual promedio del tallo central de los cardones por sitio.
- Correlacionar la tasa de crecimiento anual promedio estimada con predictores de la planta y del ambiente.
- Establecer la alometría altura-diámetro del cardón por población.
- Establecer la altura de los cardones cuando comienzan a ramificarse por población.
- Describir la proporción superficie-volumen del cardón por población.

## 6. MATERIAL Y MÉTODOS

### 6.1. El cardón (*Pachyereus pringlei*)

El cardón (*P. pringlei* (S.Watson) Britton & Rose) es un cacto columnar autotetraploide (Murawski *et al.*, 1994) que llega a medir hasta 20 m de altura y 1.5 m de diámetro en los tallos (Turner *et al.*, 1995; Fig. 1); es endémico del Desierto Sonorense. Su distribución incluye la península de Baja California, desde el norte del paso de San Matías (23°N) hasta Los Cabos (31°N), las Islas del Golfo de California y las costas desérticas del estado de Sonora (Turner *et al.*, 1995; Fig. 2). Fotosintetizan vía metabolismo ácido de las crasuláceas (CAM) (Troughton, 1974), su ramificación es de tipo mesótoma, es decir, las ramas tienden a desarrollarse desde la parte media del tallo central (Vázquez-Sánchez *et al.*, 2012), típicamente genera de 2 a 11 ramificaciones (Medel-Narváez *et al.*, 2006) orientadas a maximizar la radiación fotosintéticamente activa (PAR) (Turner *et al.*, 1995). Cada ramificación tiene de 10 a 15 costillas que le permiten contraerse o expandirse para almacenar agua (Moran, 1968). Su sistema de reproducción varía geográficamente, siendo las poblaciones trioicas (compuestas por cardones hembras, machos y hermafroditas) las más comunes y las poblaciones ginodioicas (compuestas por hembras y hermafroditas) están restringidas a la parte sur de Sonora y al norte de Baja California (Fleming *et al.*, 1998). Su floración es durante la primavera (marzo a julio) (Shreve, 1964) siendo los principales polinizadores el murciélago *Leptonycteris curasoae*, las aves y abejas (Fleming *et al.*, 1994); los frutos los consumen murciélagos, aves y mamíferos terrestres siendo la dispersión de semillas durante el verano (Moran, 1968).

### 6.2 Sitios de estudio

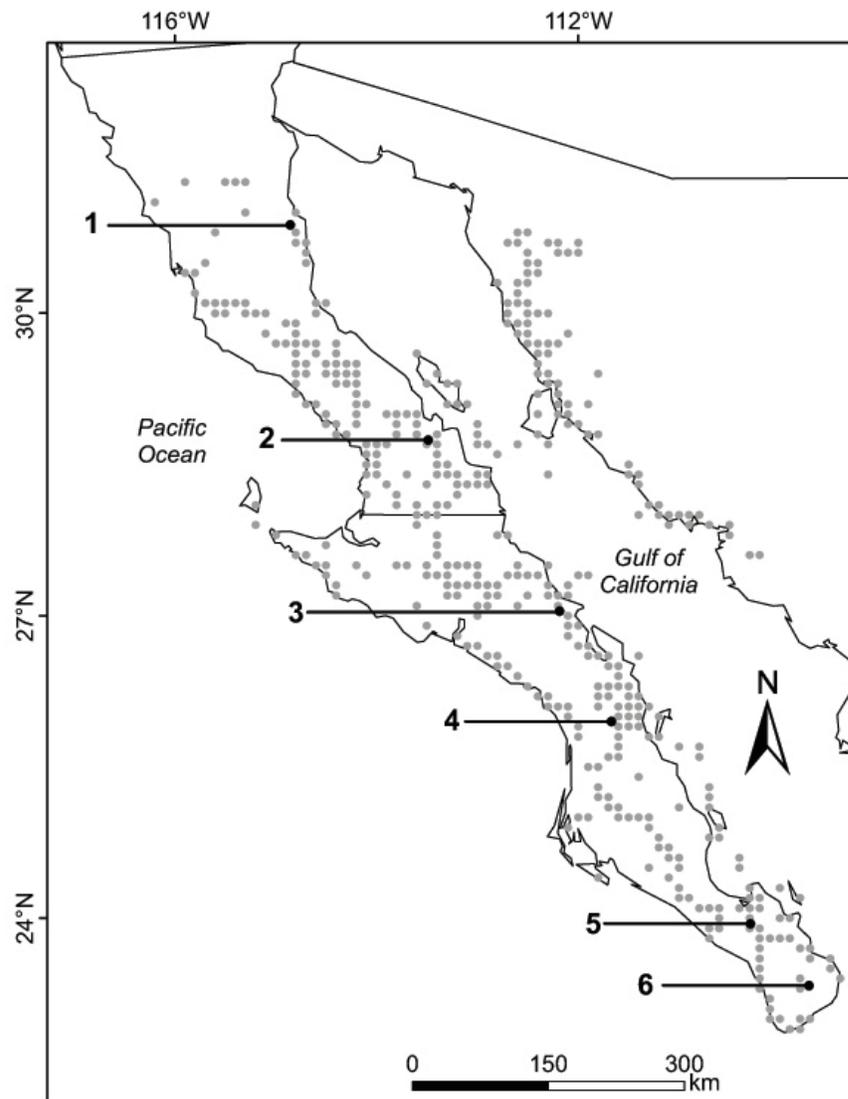
Se seleccionaron seis sitios de estudio a lo largo de la costa del Golfo de California, de la latitud 22.8°N a la 31.3°N, comprendiendo todo el gradiente de precipitación en donde la especie se distribuye, de los 517.9 a los 55.3 mm de precipitación media anual de acuerdo a los registros históricos (1951–2010) de las estaciones meteorológicas de la Comisión Nacional del Agua (CONAGUA, 2010; Fig. 2). Todos los sitios son planos, con pendientes bajas (< 4%), y sobre la vertiente del Golfo de California, para minimizar el efecto potencial de la humedad derivado de las constantes neblinas del Océano Pacífico. En cada sitio se

estableció un cuadrado de 1 ha (100 m × 100 m) ubicado a menos de 6 km de la estación meteorológica más cercana (variables ambientales por sitio en Tabla I), que contuviera una población de cardón (*P. pringlei*) que no cambiara apreciablemente en densidad y alturas que las que se veían en el paisaje (Fig. 3).

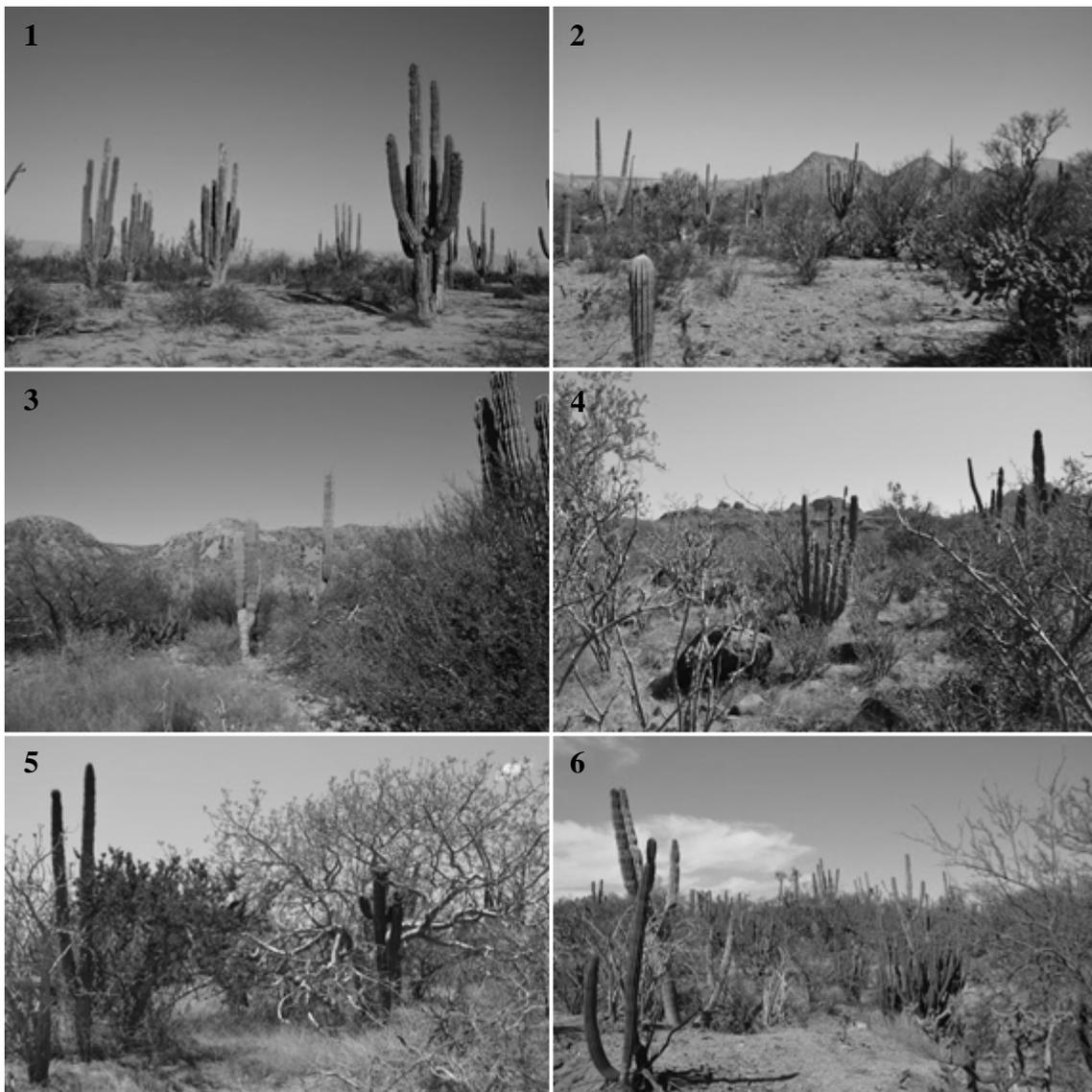


**Figura 1.** Cardones (*P. pringlei*) en Percebú, Baja California, al fondo se observa la Sierra de San Felipe (Fotografía por Mariana Delgado-Fernández, enero de 2015).

En octubre de 2015 se contaron los cardones presentes en el cuadrado, se contó el número de ramificaciones de cada cardón, se registró su altura utilizando un hipsómetro forestal (Nikon Foresty 550, Nikon Vision Co., Tokyo, Japón) y se midió el perímetro del tallo central a 1.3 m de altura sobre el suelo utilizando una cinta métrica; con esta medición posteriormente se estimó el diámetro de cada cardón.



**Figura 2.** Sitios de estudio y distribución geográfica del cardón. Los puntos grises muestran las observaciones y colectas por Turner *et al.* (1995). Los seis puntos negros muestran los sitios de estudio: (1) Percebú (30.88°N, -114.76°W), (2) San Borja (28.75°N, -113.76°W), (3) San José de Magdalena (27.09°N, -112.19°W), (4) San Javier (25.90°N, -111.54°W), (5) San Pedro (23.92°N, -110.28°W), y (6) Mangle (23.34°N, -109.64°W). La precipitación media anual de los seis sitios para el periodo de 1951–2010 fue de (1) 55.3 mm, (2): 114.1 mm, (3): 180 mm, (4): 297.1 mm, (5): 335.1 mm, and (6): 517.9 mm (CONAGUA, 2010); la elevación de cada sitio es de (1): 35 m, (2): 419 m, (3): 144 m, (4): 459 m, (5): 171 m y (6): 289 m; y el número de individuos por hectárea fue de (1): 39, (2): 187, (3): 50, (4): 157, (5): 57, y (6): 255. (Coordenadas: geográficas; datum: WGS84; proyección: Lambert; fuente: elaboración propia).



**Figura 3.** Cardones en los sitios de estudio 1) Percebú; 2) San Borja; 3) San José de Magdalena; 4) San Javier; 5) San Pedro y 6) Mangle. (Fotografías por Mariana Delgado-Fernández)

### 6.3 Marcaje de individuos

Con el objetivo de poder identificar a cada individuo dentro de la parcela en las diferentes visitas a campo, se marcaron a todos los individuos utilizando chaquiras de colores unidas a un clavo de acero que se clavó en el suelo junto a cada individuo y se tomaron sus coordenadas geográficas con un sistema de geo-posicionamiento global (GPS) Garmin 62sc.

**Tabla I.** Variables ambientales de los sitios de estudio. Los datos climáticos corresponden al periodo de 1951 a 2010 (CONAGUA, 2010).

	1 Percebú	2 San Borja	3 San José de Magdalena	4 San Javier	5 San Pedro	6 Mangle
Temperatura máxima promedio (°C)	28.0	27.8	30.8	28.1	31.8	32.9
Temperatura mínima promedio (°C)	15.8	12.1	14.3	12.4	14.3	16.0
Temperatura promedio (°C)	21.9	19.2	22.5	20.2	23.0	24.4
Altura máxima de los cardones (m)	13.50	11.20	7.60	6.50	7.15	8.95
Distancia al Océano Pacífico (km)	124	39	96	58	36	53
Distancia al Golfo de California (km)	5	28	8	19	29	21
Precipitación (mm)	55.3	114.0	180.0	297.1	335.1	517.9
Número de días de lluvia	5.3	12.5	10.5	12.6	25.2	23.5
Lluvia de verano (junio a octubre) (mm)	35.1	32.1	143.8	221.2	284.5	456.9
Lluvia de invierno (noviembre a mayo) (mm)	20.2	81.0	36.2	75.9	50.6	61.0
Densidad (cardones / ha)	39	187	50	157	57	255
Latitud	30.88	28.75	27.09	25.90	23.92	23.34
Longitud	-114.76	-113.76	-112.19	-111.54	-110.28	-109.64
Altitud (m)	35	419	144	459	171	289
Agua per cápita (m <sup>3</sup> / cardón) <sup>1</sup>	1.41	0.60	3.60	1.89	5.87	2.03

Notas: <sup>1</sup>Agua per cápita es la precipitación dividida entre el número de cardones por hectárea.

## 6.4 Datación por radiocarbono y calibración

### 6.4.1 Selección de muestras

Se colectó la espina central de la areola más cercana a la base de cada cardón y se midió la altura de ésta al suelo en cada uno de los seis sitios de estudio. Posteriormente, de entre todas las espinas colectadas se seleccionaron 25 espinas en total, siendo cuatro espinas por sitio, provenientes de cardones con alturas de 2, 4, 6 y 8 m. Del sitio más norteño, Percebú, al tener a los individuos más altos, agregamos una quinta espina proveniente de un cardón de 13.5 m.

Todas las espinas se envolvieron en papel aluminio y se guardaron en ambiente seco antes de ser enviadas al laboratorio *W.K. Keck Carbon Cycle Accelerator Mass Spectrometry* (KCCAMS), del departamento de *Earth System Science University of California Irvine* para datarlas por radiocarbono.

### 6.4.2 Pretratamiento

Para asegurar que las espinas estuvieran libres de residuos provenientes de su entorno natural se les aplicó el pretratamiento ácido/base/ácido (ABA) (Olsson, 1986) en UCI KCCAMS. El lavado inicial es con ácido (1N HCl) para disolver cualquier contaminante carbonado proveniente del polvo o suelo. Posterior se hacen varios lavados básicos (1N NaOH) para

remover las sustancias húmicas provenientes del suelo y por último se hace un lavado de ácido (1N HCl) para remover cualquier CO<sub>2</sub> atmosférico absorbido durante los lavados alcalinos. Después del pretratamiento ABA las muestras se lavaron con agua Milli-Q para remover los cloruros y se secaron en un bloque térmico.

#### **6.4.3 Combustión**

Para convertir la muestra en grafito, previamente se tiene que extraer el CO<sub>2</sub> contenido en la muestra. Para llevar a cabo este proceso se utilizó el protocolo de combustión UCI AMS de 2011. Las muestras de espina se colocaron en tubos de cuarzo previamente calentados a 900 °C junto con óxido de cobre (CuO) y Plata (Ag). El óxido de cobre actúa como fuente de oxígeno para la reacción y el alambre de plata actúa como captador de azufre y cloro del material. Los tubos de cuarzo se sellaron y se calentaron a 90 °C durante 3 horas.

#### **6.4.4 Grafito**

Se utilizó el método de reducción por hidrógeno para convertir las muestras en grafito, tal y como se indica en el protocolo de grafitización de UCI KCCAMS 2001. El CO<sub>2</sub> producido por las espinas es purificado criogénicamente, cuantificado en un volumen calibrado y reducido a grafito a través de la reacción Bosch, usando H<sub>2</sub> sobre una malla catalizadora de polvo de hierro Alfa Aesar -325 (Lloyd *et al.*, 1991; Vogel *et al.*, 1984). Con esto se logran dos reducciones sucesivas: primero a monóxido de carbono (CO) y después a grafito, que crece como filamentos en la superficie del polvo de hierro.

#### **6.4.5 Radiocarbono**

El KCCAMS opera un espectrómetro de masas con acelerador (AMS) de la National Electrostatics Corporation (NEC 0.5MV 1.5SDH-2), que está equipado con el pulverizador de iones NEC 40-sample MC-SNICS de Cs. La medición secuencial de <sup>14</sup>C se lleva a cabo mediante la variación en el voltaje de polarización de la caja imantada al vacío.

El sistema de análisis de alta energía consta de un imán de 90° con análisis de doble enfoque y un analizador esférico electrostático de 90°, que realizan un transporte del haz acromático

de las partículas  $^{14}\text{C}$  al detector. Un detector de ionización de silicio en estado sólido en el extremo de la línea mide energías de las partículas para distinguir el  $^{14}\text{C}$  del ruido.

#### 6.4.6 Radiocarbono post-bombas

La concentración de radiocarbono en la atmósfera varía naturalmente en el tiempo debido a los cambios en su tasa de producción y el ciclo del carbono. En los años 40 cuando estallaron las bombas atómicas se esparció radiocarbono artificialmente aumentando su concentración troposférica a partir de 1955, llegando a su máximo a mediados de 1960 y desde entonces continúa disminuyendo su concentración (Hua *et al.*, 2013).

Para estimar las fluctuaciones de radiocarbono en la atmósfera a lo largo del tiempo en el mundo se han realizado modelos que se van ajustando con el tiempo, el más reciente es Intcal13. México se encuentra catalogado dentro de la zona 2 del Hemisferio Norte (*NH zone 2*) (Hua *et al.*, 2013).

#### 6.4.7 Calibración por CALIBomb

La edad radiocarbono no es la misma que el año calendario debido a las fluctuaciones de radiocarbono en la atmósfera, por ello es necesario calibrar la edad radiocarbono y emplear el intervalo de confianza  $2\sigma$ , para garantizar que en el 95% de probabilidad la edad verdadera este en ese rango. La calibración de las muestras se realizó empleando el software CALIBomb (<http://calib.org/CALIBomb/>) con el modelo Intcal13 (Reimer *et al.*, 2013), el cual calcula la fecha calendario asumiendo que cada año tiene 365 días y cada mes 30 días y da los resultados en años fraccionados.

El software CALIBomb requiere que se transforme el  $\Delta^{14}\text{C}$  dado por el laboratorio en  $F^{14}\text{C}$  de acuerdo a la fórmula de (Reimer *et al.*, 2004). La ecuación de esta transformación es:

$$F^{14}\text{C} = (\Delta^{14}\text{C} * 10^{-3} + 1) * e^{(a-1950)/8266.6} \quad (1)$$

$a$  = año de la medición de radiocarbono

8266.6 = decaimiento promedio de  $^{14}\text{C}$  en materiales orgánicos

### 6.5 Tasas de crecimiento

De cada planta se obtuvieron tres datos relacionados con la edad: (1) la altura del tallo más alto ( $h_p$ ), (2) la altura a la que se colectó la espina más baja ( $h_s$ ) y (3) la edad calibrada de la espina más baja ( $\Delta t$ ) estimada por  $^{14}\text{C}$ , que corresponde a la diferencia entre la edad del cacto en el momento de la formación de la espina ( $t_s$ ) y la edad actual de la planta ( $t_p$ ). A partir de estos valores, se estimó la tasa promedio de crecimiento anual ( $\rho$ ):

$$\rho = (h_p - h_s)/(t_p - t_s) \quad (2)$$

Se realizó una regresión entre la tasa de crecimiento estimada  $\rho$  y la altura de la planta ( $h_p$ ), y se ajustó a un modelo lineal:

$$\rho = a + bh \quad (3)$$

Una vez calculada la tasa de crecimiento de los cardones, se realizó un análisis de covarianza (ANCOVA), en el programa R (R Core Team, 2016), siendo las tasas de crecimiento la variable dependiente y la altura de la planta ( $h_p$ ) la covarianza, y se utilizaron variables ambientales independientes (sitio, precipitación anual promedio, disponibilidad de agua per cápita, lluvia de verano, distancia a la costa del Océano Pacífico, altitud y latitud) como predictores adicionales independientes y dos variables relacionadas a la población (densidad y altura máxima de las plantas en el sitio).

## 6.6 Estimación de la edad

Dado que la tasa de crecimiento se asoció linealmente con la altura de la planta, la edad de la planta cuando se formó la espina más baja colectada se calculó por extrapolación, utilizando los parámetros de la regresión para estimar la edad de la espina inferior ( $t_s$ ). Los cambios en la altura y edad entre la germinación y la formación de la espina más baja colectada se calcularon:

$$\frac{\Delta h_s}{\Delta t_s} = \frac{h_s}{t_s} = a + bh_s \quad (4)$$

y, resolviendo para  $t_s$ , la edad de la planta a la altura  $h_s$  se estimó como

$$t_s = \frac{h_s}{a+b.h_s} \quad (5)$$

Finalmente para estimar la edad actual de la planta ( $t_p$ ), se sumó la edad estimada de la planta cuando la areola más baja se formó a la edad calibrada de radiocarbono de la espina inferior:

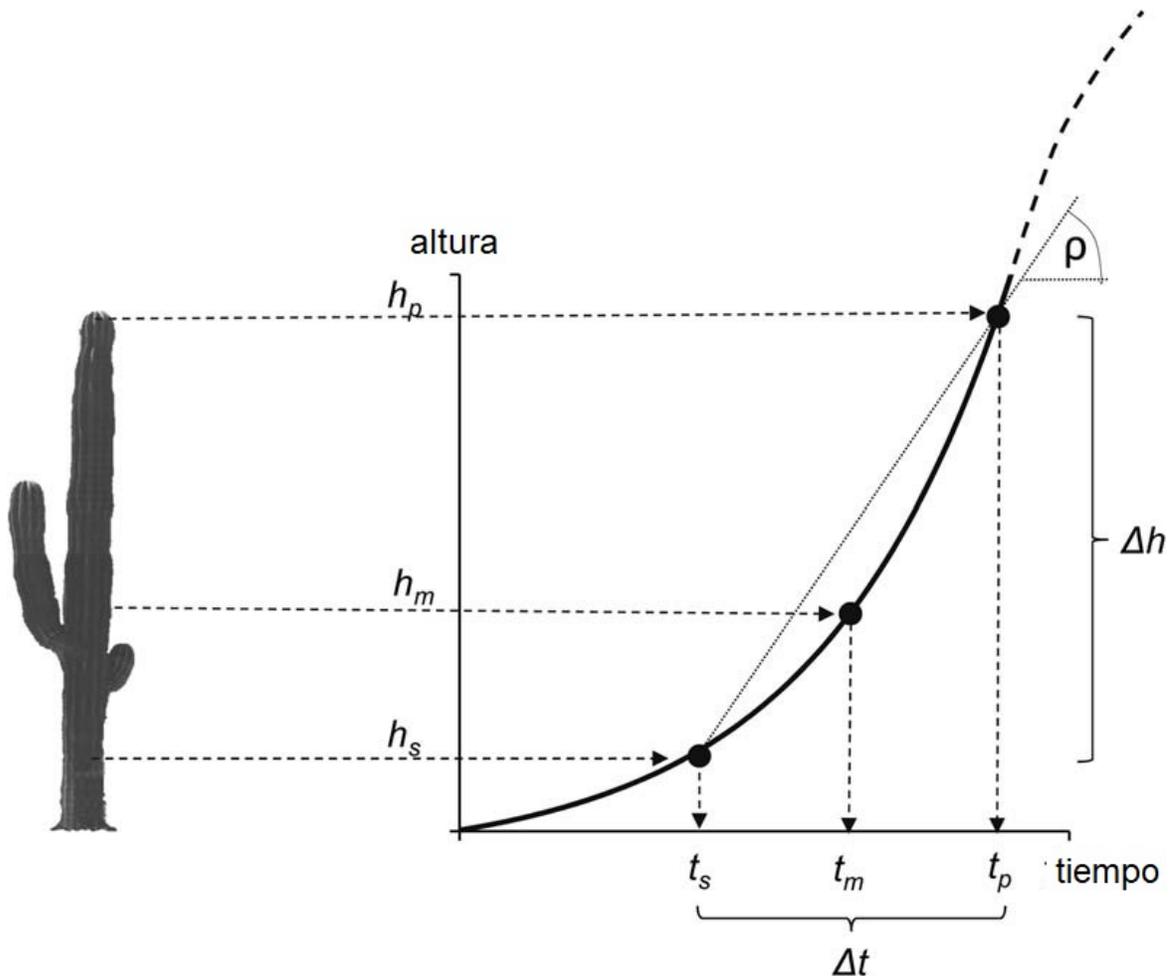
$$t_p = t_s + \Delta t \quad (6)$$

### 6.7 Modelo de altura de la plantas vs. edad

El modelo ANCOVA demostró que la tasa de crecimiento promedio en el intervalo entre la edad de la espina inferior y la actual estaba relacionada linealmente con la altura de la planta. Las tasas promedio de crecimiento se atribuyeron a la edad media de la planta (el punto  $[t_m, h_m]$  en la Fig. 4), definida como la edad en la que la tasa de crecimiento anual ( $dh/dt$ ) es equiparable a la tasa de crecimiento a largo plazo  $\rho = \Delta h/\Delta t$ , (la derivación exacta para obtener el punto medio se presentan en el anexo A). Dado que el punto medio de altura es una fracción de la altura total, también hubo una correlación entre la tasa de crecimiento promedio de cada planta y la altura de la planta en la que se alcanzó dicha tasa de crecimiento. Esta relación se puede escribir en forma de ecuación diferencial,  $\frac{dh}{dt} = a + bh$ . Esta ecuación se puede reescribir como  $\frac{dh}{a+bh} = dt$ , y al integrar en ambas partes, tenemos  $\ln(a) + bt$ . Al resolver para  $h$ , obtenemos el modelo final:

$$h = \frac{a}{b}(e^{b \cdot t} - 1) \quad (7)$$

que predice la altura esperada de la planta en función de su edad ( $t$ ). Debido a que la relación edad-altura en la planta está basada en los coeficientes  $a$  y  $b$  de una regresión lineal, los errores estándar de los coeficientes se pueden usar para obtener los intervalos de confianza. Los detalles algebraicos sobre la derivación de los modelos y la estimación de los parámetros se dan en el Anexo A.



**Figura 4.** Diagrama conceptual de los parámetros medidos en cada cardón: altura de la planta ( $h_p$ ), altura de la espina más baja ( $h_s$ ), edad estimada por radiocarbono de la espina más baja ( $\Delta t$ ). Con estos valores, se estimó la tasa de crecimiento anual de cada planta [ $\rho = (h_p - h_s)/(t_p - t_s)$ ], la altura a la que la planta alcanza dicha tasa de crecimiento ( $h_m$ ), la edad de la planta cuando la espina inferior fue formada ( $t_s$ ), y la edad de la planta ( $t_p = t_s + \Delta t$ ).

### 6.8 Alometría de diámetro-altura

Para el análisis de la alometría diámetro-altura, se utilizó la ecuación alométrica estándar  $y = kx^z$ , donde el parámetro  $z$  es el exponente alométrico que mide la curvatura de la función alométrica y  $k$  es el coeficiente de escala. Para estimar el exponente alométrico  $z$  se utilizó una regresión no-lineal (Gould, 1979; Zar, 1968), el ajuste se realizó usando la función *nls*. Una vez estimado el exponente alométrico para cada sitio, se realizaron pruebas  $t$  para detectar diferencias significativas entre ellos.

Dado que los exponentes alométricos no variaron entre sí, se mantuvo la hipótesis nula de que la relación alométrica entre la altura y el diámetro es similar en todos los sitios (Gould, 1979), y se prosiguió a probar si el coeficiente de escala difería entre sitios, para ello se transformaron los valores de altura en una nueva variable  $w$ , o “altura alométrica”, de tal forma que  $w = h^z$ . El modelo alométrico (al ser  $z$  constante en todos los sitios) se ajustó a una regresión lineal con intercepto en cero ( $d = k \cdot w$ ), y se estimó el error estándar para  $k$ . Se utilizó un ANCOVA para incluir el efecto de sitio en el coeficiente de escala  $k$ , y los valores estimados cada sitio del parámetro  $k$  se compararon utilizando pruebas de Bonferroni. Los coeficientes de escala  $k$  se correlacionaron con un conjunto de variables ambientales descriptivas de cada sitio (Tabla I) para explorar las posibles tendencias geográficas. Para todos los análisis se utilizó el programa estadístico R (R Core Team, 2016).

### **6.9 Altura de la planta para comenzar a ramificar**

Los cardones pueden mantener una forma de vida monopódica por varios años antes de llegar a una altura crítica y comenzar a ramificar. La altura promedio que tienen los cardones cuando comienzan a ramificar se estimó mediante una regresión lineal de la altura del cardón en función del número de ramas laterales. El intersepto de esta línea es un estimado de la altura cuando la formación de ramas inicia. Se estimó la altura que tienen los cardones cuando comienzan a ramificar y el error estándar, y la altura estimada se correlacionó con el conjunto de variables ambientales de cada sitio (Tabla I).

### **6.10 Cociente/relación superficie-volumen**

Se utilizaron los parámetros alométricos estimados para calcular la proporción superficie-volumen promedio para cardones de diferentes alturas de cada uno de los sitios. Para ello, se calculó la superficie y el área de un cilindro. El área estimada se ajustó utilizando un factor de corrección  $c$  debido al efecto de las costillas de los cardones (la forma de “acordeón” de la superficie exterior aumenta el área de la planta para un diámetro dado). El factor se estimó a partir de cuatro cardones de 4.1, 4.3, 5.0 y 5.5 m de altura. En cada planta, se estimó con una cinta métrica el perímetro real (tomando en cuenta las facetas de las costillas) y este valor se dividió por el perímetro exterior medido con una cinta métrica para obtener el valor de  $c$ .

Luego se promedió el factor de corrección  $c$  para las cuatro plantas, que arrojó un valor de  $1.28 \pm 0.10$ . De manera similar, se corrigieron todas las estimaciones del volumen de las plantas restando la altura media de las costillas de la estimación del diámetro del tallo (ver Anexo C para detalles del método).

Dado que la superficie de una planta se calcula como:

$$s = c \pi d h \quad (8)$$

donde  $d$ , es el diámetro promedio,  $h$  es la altura y  $c$  es el factor de corrección. Se realizó la corrección tomando en cuenta el espacio de las costillas y el volumen del tallo se estimó como:

$$v = \pi h (d^2 - 2d\varepsilon)/4 \quad (9)$$

donde  $\varepsilon$  es la profundidad de la costilla. Simplificando el cociente  $s/v$ , la proporción superficie-volumen es:

$$\frac{s}{v} = \frac{4c}{d-2\varepsilon} \quad (10)$$

Y recordando que  $d = k h^z$ , la superficie proporción superficie-volumen se puede expresar como:

$$\frac{s}{v} = \frac{4c}{k h^z - 2\varepsilon} \quad (11)$$

donde  $k$  y  $z$  son los parámetros alométricos de cada sitio y la elevación promedio de costilla  $\varepsilon$  fue de 1 cm.

### 6.11 Modelo de intercepción de luz

La irradiación recibida por un cardón que crece en Percebú (el sitio más norteño) y uno creciendo en Mangle (el sitio más sureño), se estimó al descomponer un cardón monopódico de 5 m de altura en 37 planos, los 2 m inferiores se descompusieron en 12 planos de azimuts variables, los 3 m superiores se descompusieron en 13 planos y el domo apical se descompuso en 12 planos pequeños (ver Zavala-Hurtado *et al.*, 1998). Los datos para la construcción de la figura se seleccionaron de cardones adultos con alturas cercanas a los 5 m creciendo en un plano sin obstrucciones (Zavala-Hurtado *et al.*, 1998). Se utilizó un programa de computadora que simula la radiación solar directa (Ezcurra *et al.*, 1991) a partir de los datos proporcionados de fecha, latitud del sitio, azimut, inclinación y área de los 37 planos

interceptores de luz a ser simulados. Se utilizaron las ecuaciones astronómicas estándar (Meeus, 1988) y el programa calcula la posición del Sol desde el amanecer hasta el atardecer en intervalos de 10 min, y utilizando el método de Gates (1980), se estimó la radiación solar directa (en *joules* por metro cuadrado por día) durante un año, empleando el valor de 0.75 de transmitancia atmosférica.

## 7. RESULTADOS

### 7.1 Fechamiento por radiocarbono

Sólo dos del total de espinas datadas por radiocarbono, fueron de antes de 1950 (pre-bombas), una de ellas provino del sitio de Percebú (cardón #742) y la segunda del sitio de San Borja (cardón #177); del resto de las espinas su año de formación fue posterior a 1950 (Tabla II).

**Tabla II.** Sitio y número de cardón, altura de la planta ( $h_p$ ), altura de colecta de la espina ( $h_s$ ), fracción moderna de  $^{14}\text{C}$  ( $F^{14}\text{C}$ ), intervalo de años en los que se formó la espina ( $2\sigma$ ) y la probabilidad de que la espina se haya formado en ese intervalo de años entre paréntesis, edad estimada para la espina.

Sitio y número	$h_p$ (m)	$h_s$ (m)	$F^{14}\text{C}$ [ $\pm$ error]	$2\sigma$ años (%)	Edad de la espina (años)
(1) 709	1.6	0.04	1.1000 [ $\pm$ 0.0023]	1997–2000 (92)	18
(1) 713	13.5	0.16	1.0855 [ $\pm$ 0.0023]	1957–1958 (07)	58
(1) 726	5.9	0.54	1.0951 [ $\pm$ 0.0024]	1957–1958 (07)	57
(1) 734	9.9	0.13	1.1170 [ $\pm$ 0.0024]	1957–1958 (07)	58
(1) 742	8.0	0.15	0.9741 [ $\pm$ 0.0023]	1938–1954 (16)	77
(2) 168	6.0	0.02	1.0384 [ $\pm$ 0.0022]	1956–1956 (90)	59
(2) 177	4.0	0.02	1.2734 [ $\pm$ 0.0028]	1979–1981 (86)	34
(2) 196	2.0	0.08	0.9724 [ $\pm$ 0.0021]	1943–1952 (06)	63
(2) 282	10.0	1.55	1.3695 [ $\pm$ 0.0029]	1974–1976 (87)	41
(3) 335	4.0	0.60	1.0484 [ $\pm$ 0.0022]	1956–1957 (28)	58
(3) 339	2.0	0.16	1.0645 [ $\pm$ 0.0023]	1957 (10)	58
(3) 365	7.2	0.62	1.1531 [ $\pm$ 0.0024]	1958–1958 (09)	57
(3) 368	6.2	0.11	1.0607 [ $\pm$ 0.0025]	1956–1957 (10)	59
(4) 407	5.1	0.43	1.1082 [ $\pm$ 0.0023]	1957–1958 (03)	57
(4) 423	4.1	0.13	1.2758 [ $\pm$ 0.0027]	1979–1981 (75)	36
(4) 465	2.0	0.10	1.2785 [ $\pm$ 0.0028]	1979–1980 (77)	35
(4) 481	6.5	0.44	1.1257 [ $\pm$ 0.0024]	1957–1958 (05)	58
(5) 005	4.9	0.07	1.0719 [ $\pm$ 0.0025]	1957 (08)	58
(5) 026	2.0	0.05	1.0750 [ $\pm$ 0.0023]	1957 (07)	58
(5) 037	4.0	0.03	1.0700 [ $\pm$ 0.0023]	1957 (09)	58
(5) 054	7.1	0.93	1.0347 [ $\pm$ 0.0022]	1956(100)	59
(6) 079	8.9	0.25	1.0694 [ $\pm$ 0.0025]	1957 (10)	58
(6) 112	4.0	0.05	1.0367 [ $\pm$ 0.0022]	1956 (97)	59
(6) 539	6.4	0.09	1.0434 [ $\pm$ 0.0022]	1956–1957 (54)	59
(6) 664	2.0	0.02	1.2206 [ $\pm$ 0.0027]	1983–1985 (37)	30

### 7.2 Tasas de crecimiento

Las tasas de crecimiento promedio son muy variables entre cardones, de 3 a 23 cm por año (Tabla III). La tasa de crecimiento promedio anual está correlacionada linealmente con la altura de la planta ( $h_p$ ) ( $r^2 = 0.82$ ,  $P < 0.0001$ ), por tanto, la tasa de crecimiento de los cardones tiende a aumentar al menos hasta que alcanza los  $\approx 4$  m de altura (Fig. 5), por lo tanto también hay una correlación significativa entre la tasa de crecimiento y la altura media ( $h_m$ ), que es a la altura a la que el cardón tuvo la tasa de crecimiento promedio estimada ( $r^2 = 0.85$ ,  $P < 0.0001$ ).

**Tabla III.** Sitio y número de cardón, altura de la planta ( $h_p$ ), tasa de crecimiento promedio ( $\rho$ ) y edad del cardón.

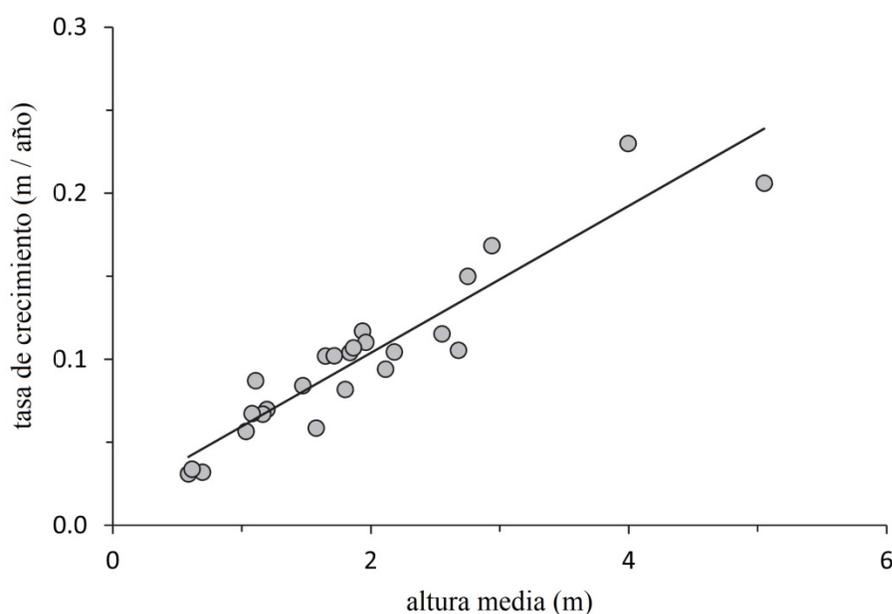
Sitio y número	$h_p$ (m)	$\rho$ (cm / año)	Edad (año)
(1) 709	1.6	8.7	19.83
(1) 713	13.5	23.0	65.21
(1) 726	5.9	9.4	81.69
(1) 734	9.9	16.8	64.25
(1) 742	8.0	10.1	84.08
(2) 168	6.0	10.2	60.14
(2) 177	4.0	11.7	35.10
(2) 196	2.0	3.1	69.25
(2) 282	10.0	20.6	85.67
(3) 335	4.0	5.8	91.10
(3) 339	2.0	3.2	70.38
(3) 365	7.2	11.5	82.87
(3) 368	6.2	10.4	64.82
(4) 407	5.1	8.1	78.25
(4) 423	4.1	11.0	42.71
(4) 465	2.0	5.6	41.22
(4) 481	6.5	10.4	77.93
(5) 005	4.9	8.4	62.00
(5) 026	2.0	3.3	61.85
(5) 037	4.0	6.9	59.84
(5) 054	7.1	10.5	96.57
(6) 079	8.9	15.0	69.28
(6) 112	4.0	6.6	62.05
(6) 539	6.4	10.6	63.81
(6) 664	2.0	6.7	31.20

El análisis de covarianza no mostró ninguna correlación significativa entre la tasa de crecimiento anual promedio y las variables ambientales del sitio (precipitación, precipitación

de verano, latitud, altitud, distancia a la costa del Océano Pacífico) o características de la población de cardones (densidad, altura máxima de las plantas).

### 7.3 Estimación de la edad

Las edades estimadas a partir de la datación por radiocarbono de espinas variaron de 19.5 a 84.3 años. El cardón más joven se encuentra en Percebú (sitio 1) con 1.6 m de altura y 19.5 años y el cardón con más años se encuentra en San Pedro (sitio 5) con una altura de 7.1 m y 84.3 años (Tabla III).

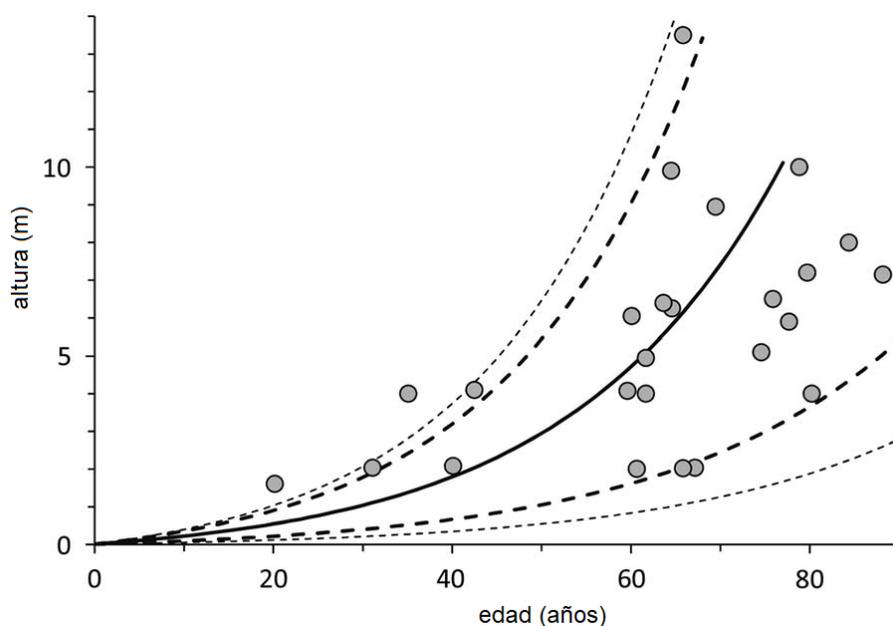


**Figura 5.** Correlación entre la tasa de crecimiento anual promedio del cardón ( $\rho$ ) y la altura de la planta. La tasa de crecimiento anual incrementa linealmente con la altura media ( $y = 0.0166 + 0.0424 x$ ;  $r^2 = 0.85$ ,  $P < 0.00001$ ) .

### 7.4 Modelo de altura de la plantas vs. edad

Nuestro modelo, que se obtuvo de resolver la ecuación diferencial de tasa de crecimiento vs. edad, predice un crecimiento exponencial de la planta hasta que el cardón llega a los ~80 años de edad (presuntamente, después de ese punto el incremento en altura disminuye, dando paso a la ramificación lateral, pero nuestros datos no incluyen plantas lo suficientemente longevas para verificar este resultado). Debido a que las tasas de crecimiento en las plantas

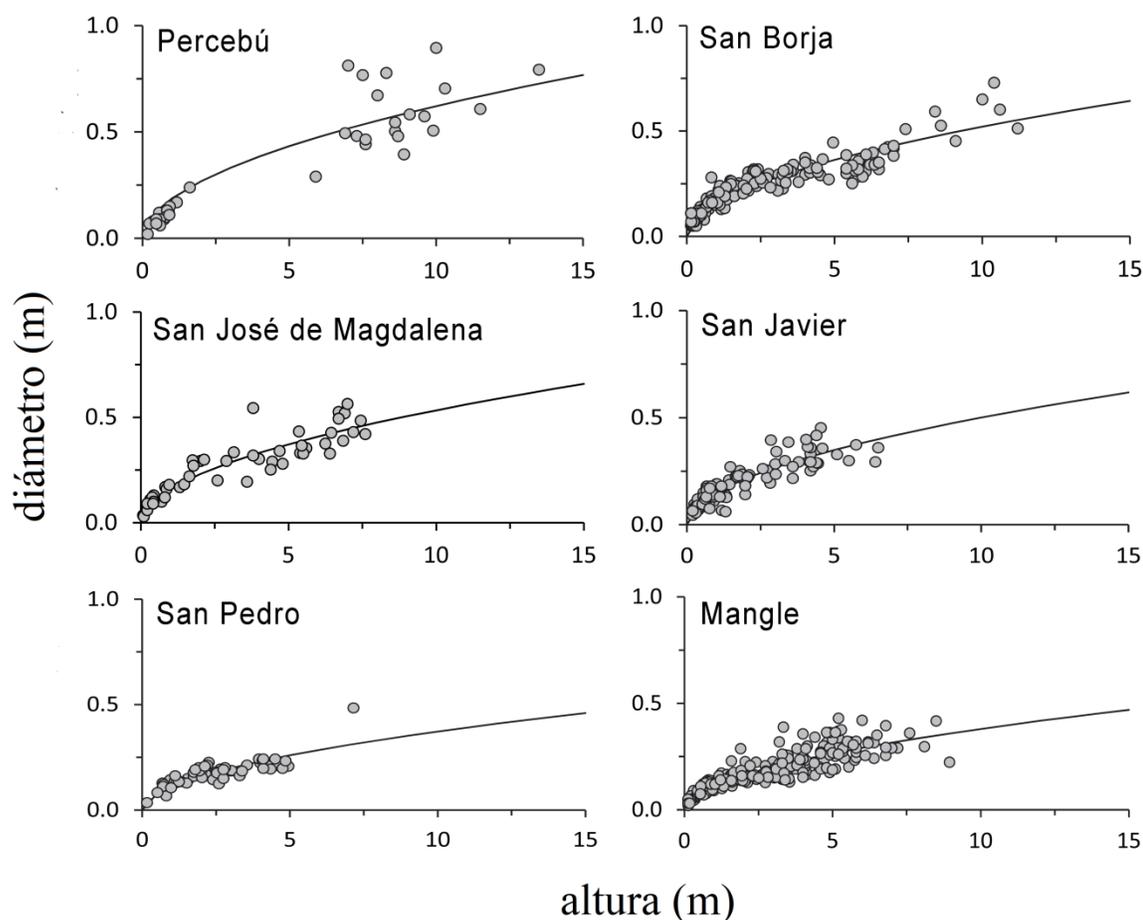
varían, las funciones de error integradas produjeron una distribución de varianza en forma de embudo, mostrando que, aun cuando la relación lineal entre las tasas de crecimiento y la altura de las plantas es estadísticamente significativa ( $r^2 = 0.85$ ,  $P < 0.0001$ ), las variaciones en las tasas de crecimiento a lo largo de la vida de la planta harán que plantas de 60 años de edad puedan tener alturas de entre 2 a 14 m. La relación entre la edad y la altura en nuestros datos también mostró una alta dispersión, que incrementa conforme la planta crece en tamaño y edad (Fig. 6). Aunque el modelo y los puntos de los datos de la figura 6 coinciden, aún no está claro en nuestro conjunto de datos cuánto de la variación en la altura de la planta, dada una cierta edad, es debido a la variación aleatoria dentro de los sitios o a los efectos entre sitios.



**Figura 6.** El modelo edad-altura obtenido al integrar la ecuación de tasa de crecimiento muestra un crecimiento exponencial esperado en tallos de 0 a 6 m de altura, pero aún más importante, un incremento en el error en cuanto a la predicción de la edad de la planta. Los puntos corresponden a las 25 plantas a las que se le midió su altura y se estimó su edad por radiocarbono. La línea continua es relación predicha por el modelo de edad-altura, la línea punteada gruesa corresponde al intervalo de confianza del 5%, y la línea punteada fina corresponde al intervalo de confianza del 1%.

### 7.5 Alometría de diámetro-altura

El exponente alométrico  $z$  fue similar en todos los sitios (aproximadamente 0.5) con excepción de Percebú, el sitio más norteño, donde el valor fue de 0.64 (se  $\pm$  0.08). La altura de los cardones de Percebú es bimodal: hay un grupo de cardones pequeños con alturas menores a 1.6 m, y un segundo grupo con cardones de más de 6 m de altura, mientras que no hay cardones con alturas intermedias (Fig. 7).



**Figura 7.** Correlación alométrica entre la altura y diámetro del cardón de cada una de las poblaciones de estudio, graficados en una escala aritmética. Las líneas de tendencia (función de potencia específica de cada sitio) muestran como el diámetro varía dependiendo de la altura planta, asumiendo un coeficiente alométrico ( $z$ ) similar de 0.52.

La falta de continuidad en la distribución de alturas en Percebú podría explicar el valor mayor de  $z$  para el sitio y específicamente su error estándar mayor que tiene, si es comparado con

los exponentes  $z$  de los otros sitios (Tabla IV). Sin embargo, al aplicar comparaciones múltiples, no se evidenciaron diferencias significativas, por lo tanto se calculó un valor de  $z$  para toda la base de datos ( $z = 0.52 \pm 0.01$ ) al promedio los valores de  $z$  de todos los sitios.

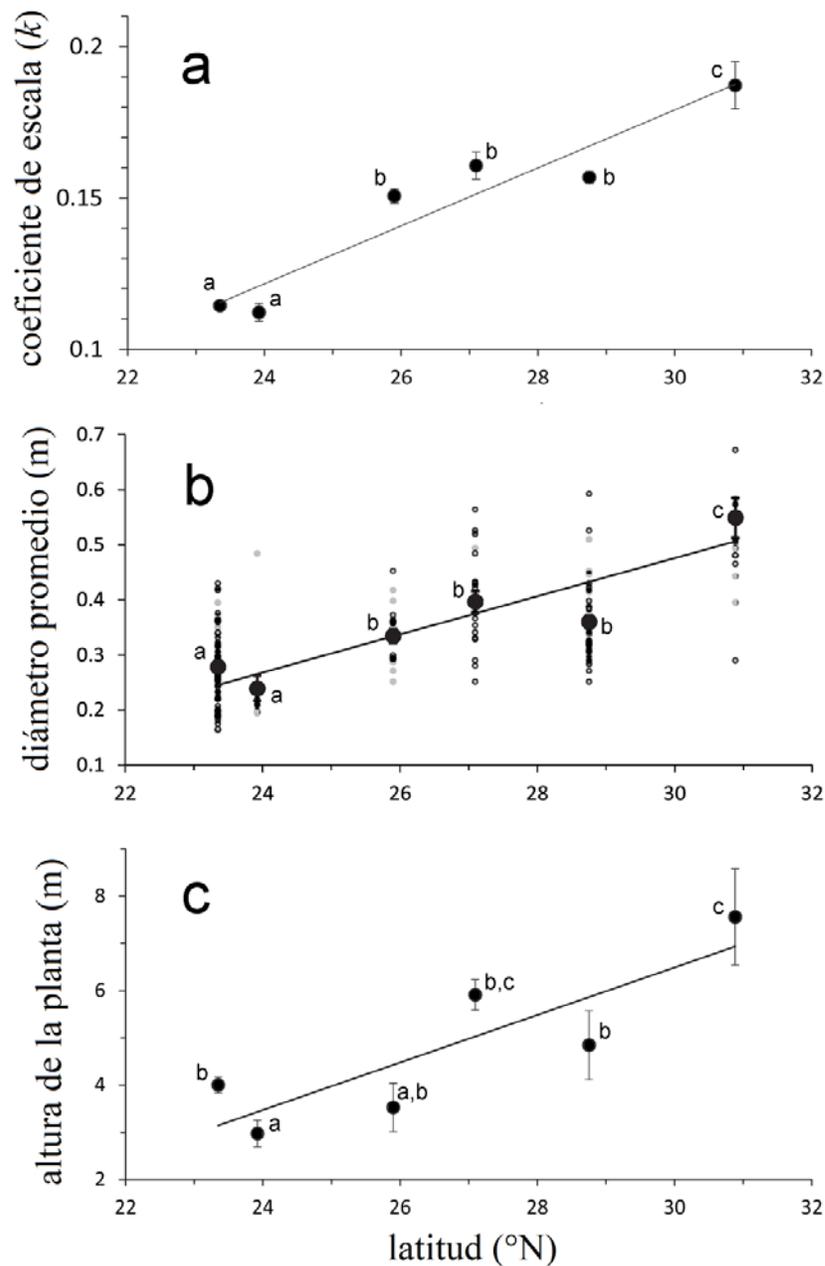
**Tabla IV.** Exponentes alométricos ( $z$ ) altura-diámetro de cada sitio obtenidos a través de una estimación no-lineal, con sus errores estándar  $se(z)$ , y tamaño de la muestra ( $n$ ).

Sitio	$z$	$se(z)$	$n$
1. Percebú	0.64847	0.08503	35
2. San Borja	0.47563	0.01525	55
3. San José de Magdalena	0.49772	0.04548	155
4. San Javier	0.50703	0.01813	48
5. San Pedro	0.47138	0.04909	253
6. Mangle	0.50762	0.02246	185

En contraste, el coeficiente de escala  $k$  (estimado en todos los sitios con un valor fijo de  $z = 0.52$ ), mostró una clara tendencia de incrementar con la latitud en todos los sitios ( $r^2 = 0.95$ ,  $P = 0.004$ , Fig. 8 a). El diámetro promedio de los cardones adultos, seleccionados como los cardones de entre 4 a 10 m de altura de cada sitio (no se tomaron en cuenta los cardones de mayor altura debido a que sólo están presentes en los dos sitios más norteños, Percebú y San Borja), también muestra una clara tendencia a lo largo del gradiente N-S (correlación con el sitio:  $r^2 = 0.92$ ,  $n = 6$ ,  $P = 0.009$ ; correlación con todos los cardones  $r^2 = 0.74$ ,  $n = 176$ ,  $P = 0.0001$ ; Fig. 8 b). Las variables ambientales relacionadas con la disponibilidad de agua, como el número de días de lluvia, precipitación total y precipitación de verano, que a su vez están relacionadas con el gradiente latitudinal donde la especie se distribuye, también mostraron correlaciones significativas (Tabla V).

### 7.6 Altura de la planta para comenzar a ramificar

La altura en la que los cardones dejan de ser monopódicos y comienzan a ramificar varía entre los sitios, de 7.55 ( $\pm 1.01$ ) m en Percebú, a los 2.96 ( $\pm 0.51$ ) m en San Pedro (Fig. 9).

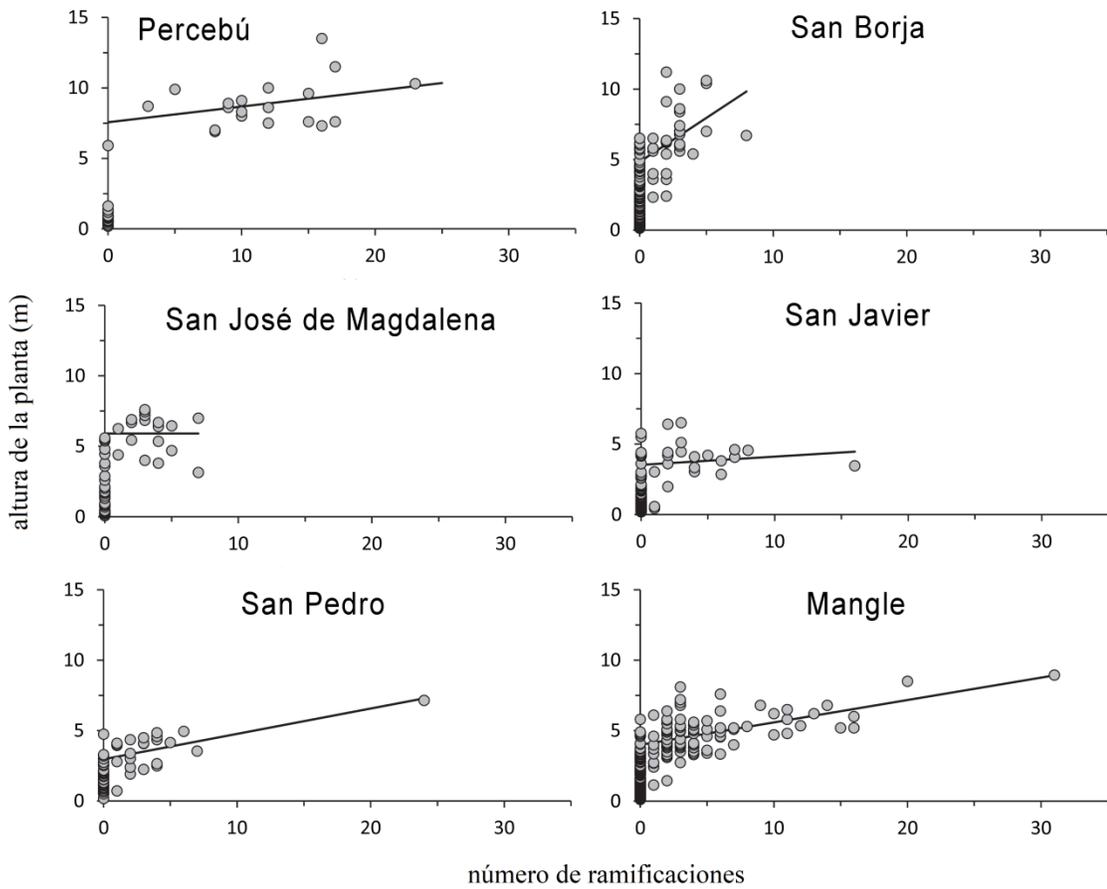


**Figura 8.** Correlaciones entre la latitud y (a) el coeficiente de escala  $k$  de los sitios; (b) el diámetro de los cardones adultos (círculos grises) y diámetros promedios (círculos negros); (c) altura de la planta para comenzar a ramificar, que muestra que las plantas en el límite norte de la distribución son más gruesas y comienzan a ramificar cuando llegan a los 6–7 m de altura, mientras que las plantas en el límite tropical, son más delgadas y comienzan a ramificar al llegar a los 3–4 m de altura (los intervalos de confianza son  $\pm 1$  error estándar; los círculos con letras similares no difieren significativamente entre ellos).

Los cardones en Percebú, que en promedio mantienen una forma de crecimiento monopólica hasta pasar los 7 m de altura, una vez que comienzan a ramificar generan el mayor número de ramificaciones, si se comparan con los cardones de los otros sitios. A pesar de el gran error estándar en la regresión en la figura 9, las diferencias en la altura a la que comienzan a ramificar entre sitios fue significativa. La altura a la que los cardones comienzan a ramificar también está correlacionada con la latitud ( $r^2= 0.85$ ,  $P = 0.03$ ; Fig. 8 c), y por lo tanto con las variables ambientales correlacionadas con la latitud como el número de días de lluvia y la precipitación total (Tabla V).

### **7.7 Cociente/relación superficie-volumen**

La proporción superficie-volumen calculada, decrece conforme incrementa la altura del cardón, como sería alométricamente esperado (Fig. 10 a). La simulación agrupó a los sitios en tres grupos: (a) los sitios más sureños, San Pedro y Mangle, localizados en la Región del Cabo, tienen consistentemente mayores valores de  $s/v$  que el resto de los sitios. (b) Los tres sitios localizados en la parte media de la Península (San Borja, San José de Magdalena y San Javier), muestran curvas similares de  $s/v$ . Y (c), el sitio más norteño, Percebú, que muestra los valores más bajos de  $s/v$ .



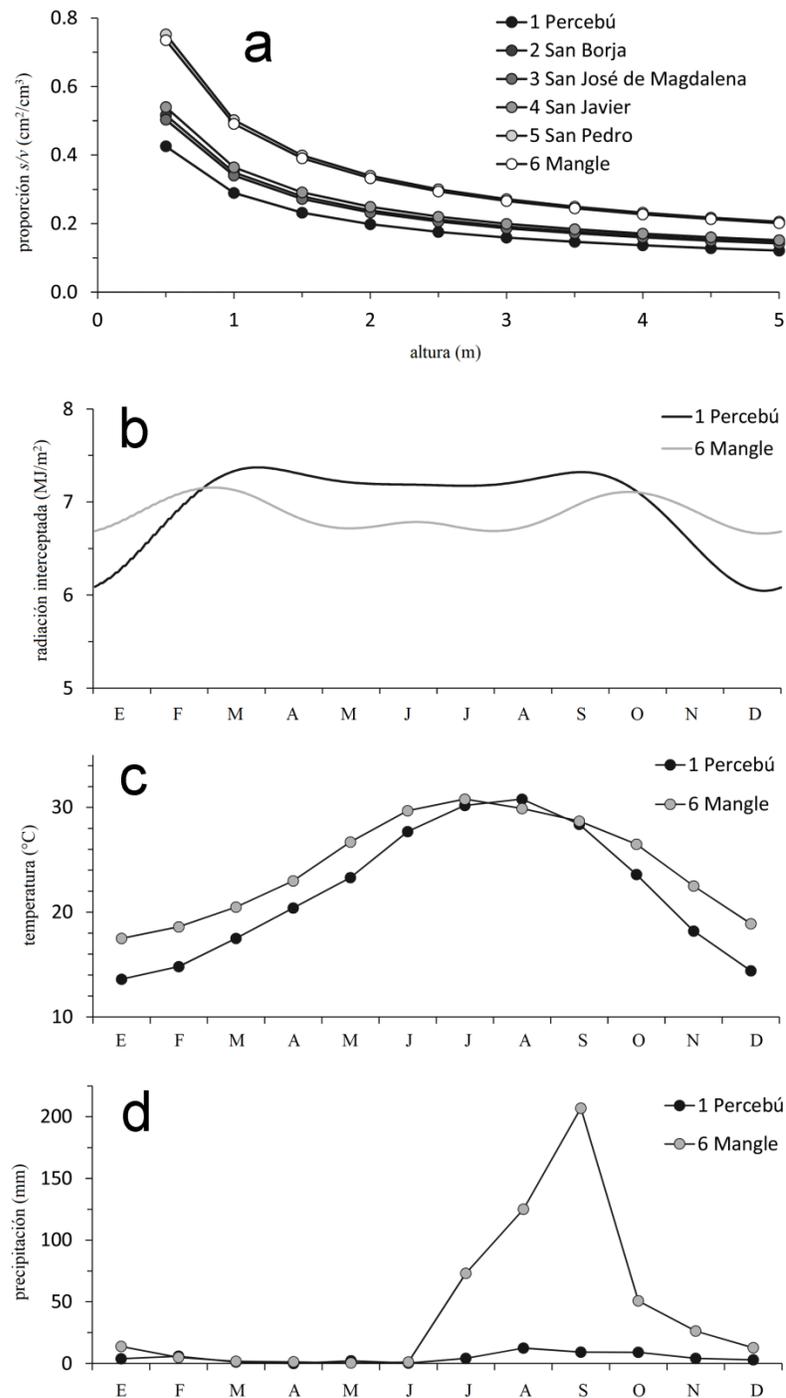
**Figura 9.** Estimación de la altura de los cardones cuando comienzan a ramificar en los seis sitios a lo largo de la península de Baja California. El punto de intersección de las regresiones lineales decrecen de consistentemente de norte (Percebú) a sur (Mangle).

**Tabla V.** Correlaciones entre el coeficiente de escala  $k$ , el diámetro promedio de los cardones adultos y la altura de los cardones cuando comienzan a ramificar con las variables ambientales. Las correlaciones significativas al 5% están marcadas en itálicas, las correlaciones significativas al 1% están marcadas en negritas.

	$k$	diámetro promedio de los cardones adultos	altura de la planta para comenzar a ramificar
Temperatura máxima promedio (°C)	-0.79	-0.63	-0.42
Temperatura mínima promedio (°C)	-0.10	0.22	0.37
Temperatura promedio (°C)	-0.53	-0.26	-0.08
Máxima altura de los cardones (m)	0.61	0.74	0.76
Densidad (cardones / ha)	-0.44	-0.46	-0.45
Distancia al Océano Pacífico (km)	0.77	0.89	0.90
Distancia al Golfo de California (km)	-0.72	-0.81	-0.83
Latitud	<b>0.95</b>	<b>0.92</b>	<b>0.85</b>
Precipitación (mm)	-0.89	-0.79	-0.73
Número de días de lluvia	<b>-0.99</b>	<b>-0.91</b>	-0.82
Agua per cápita (m <sup>3</sup> / cardón)	-0.55	-0.50	-0.43
Lluvia de verano (junio a octubre) (mm)	-0.86	-0.74	-0.66
Lluvia de invierno (noviembre a mayo) (mm)	-0.40	-0.61	-0.69

### 7.8 Modelo de intercepción de luz

La cantidad de radiación solar directa estimada que recibe un cardón de 5 m de altura en Percebú y en Mangle a lo largo de un año (Fig. 10 b) muestra que los cardones en Percebú reciben una menor cantidad de radiación solar comparados con los que crecen en Mangle durante los meses de octubre a febrero, periodo en el que se presentan las más bajas temperaturas, pero reciben una mayor cantidad de radiación solar durante los meses restantes (marzo a septiembre), siendo en estos meses cuando se presentan las temperaturas más altas (Fig. 10 c). Los cardones en la Región del Cabo han de soportar una menor variación en cuanto a la radiación solar recibida a lo largo del año, además de tener menor variación en la temperatura y recibir mayor precipitación a lo largo del año, principalmente durante el verano (Fig. 10 d).



**Figura 10.** Morfologías del cardón a lo largo de su historia de vida. (a) Variación de la proporción superficie-volumen en cardones monopódicos de las seis poblaciones. (b) Radiación solar directa interceptada a lo largo de un año por un cardón sin ramificar de 6 m de altura en Percebú ( $31^{\circ}\text{N}$ ) y en Mangle ( $23^{\circ}\text{N}$ ). (c) Temperatura promedio mensual y (d) precipitación promedio mensual en Percebú y en Mangle.

## 8. DISCUSIÓN

Estimar la edad de las cactáceas columnares gigantes es un factor clave para su estudio, manejo y conservación, y, tradicionalmente, los estudios sobre demografía de cactáceas columnares han utilizado la altura como un indicador sustitutivo de la edad (Danzer y Drezner, 2010; Drezner, 2003 a; Steenbergh y Lowe, 1977). Nuestros resultados demuestran que este método puede tener grandes errores, es decir, que dada una cierta altura diferentes plantas pueden tener edades muy distintas. Nuestro modelo confirma los resultados teóricos de Bullock *et al.* (2004), quienes utilizando modelos de crecimiento de plantas, concluyeron que estimar la edad de cactáceas columnares gigantes con base en su tamaño y tasas de crecimiento está sujeto a grandes errores ya que algunos individuos son de rápido y otros son de lento crecimiento. Bullock *et al.* (2004), concluyeron además que el error en la estimación de las edades se convierte en un problema grave al momento de querer crear análisis ecológicos y de manejo de las especies y subraya la necesidad de utilizar métodos más precisos, siendo la datación por radiocarbono es un método robusto confirmado para estimar la edad y las tasas de crecimiento de los cactus columnares.

Los estudios sobre la demografía del cardón sugieren que son más longevos que los saguaros (*C. gigantea*), para los cuales, a partir de su tasa de crecimiento, se ha estimado una longevidad de 200 años (Bullock *et al.*, 2005; Drezner, 2014; Pierson *et al.*, 2013). Nuestros resultados muestran que un cardón de 10 a 13 m puede tener menos de 100 años de vida, lo que indica que las tasas de crecimiento del saguaro y del cardón son muy similares. Sin embargo, nuestro muestreo no iba dirigido a encontrar a los individuos más longevos de las poblaciones muestreadas, por tanto con nuestros datos no se puede hacer una estimación sobre la longevidad del cardón.

Las tasas de crecimiento vertical del cardón están asociadas a la misma altura de la planta por una relación lineal (al menos en las categorías de tamaño que se estudiaron), sin embargo el error en la predicción altura-edad aumenta a lo largo de la historia de vida de la planta; por tanto a medida de que un cardón crece, la estimación de su edad a partir de su altura es más incierta, de ahí surge la necesidad de implementar métodos de radiocarbono para hacer estimaciones de edad en cactáceas columnares.

Además de la asociación entre la tasa de crecimiento y la altura de la planta, ningún otro factor ambiental tiene influencia en las tasas de crecimiento. En particular, es notable que la precipitación anual promedio no sea un predictor de la tasa de crecimiento. Nuestros datos indican que la variación entre individuos en la tasa de crecimiento es mayor dentro de un mismo sitio que la variación media observada entre los sitios. Es interesante hacer notar que en otros estudios (Bullock *et al.*, 2005; Turner *et al.* 2003) donde utilizan el método de fotografía repetida muestran la aparición de poblaciones de *P. pringlei* adultos (5 m o más) en diferentes partes del Desierto Sonorense en periodos de 90 años, lo que implica tasas de crecimiento de 0.05 a 0.10 m por año, que son tasas de crecimiento muy similares a las reportadas en este estudio. Otros estudios (p. ej., Drezner 2003a, Steenberg y Lowe 1977) han estimado las tasas de crecimiento utilizando estadales topográficos para hacer mediciones repetidas de la altura de las plantas, y reportan asimismo resultados similares: las plantas crecen lentamente al principio (~2 cm/año en plántulas de 10 cm de altura) y van acelerando su crecimiento hasta alcanzar en promedio unos 10 cm/año en plantas adultas de 3–6 m.

El diámetro de los cardones adultos, la proporción superficie-volumen y la altura a la que los cardones comienzan a ramificar están asociados a las variables ambientales que a su vez varían con la latitud (precipitación, número de días de lluvia, precipitación de verano). El patrón latitudinal en la alometría altura-diámetro en *P. pringlei* es similar a los reportados en *Pachycereus schottii* y *Cephalocereus columna-trajani*: las plantas en sitios tropicales, con mayor temperatura y precipitación, son relativamente más delgadas comparadas con las que se encuentran en latitudes superiores, con menor precipitación y menor temperatura (Felger y Lowe, 1967; Valverde *et al.*, 2007).

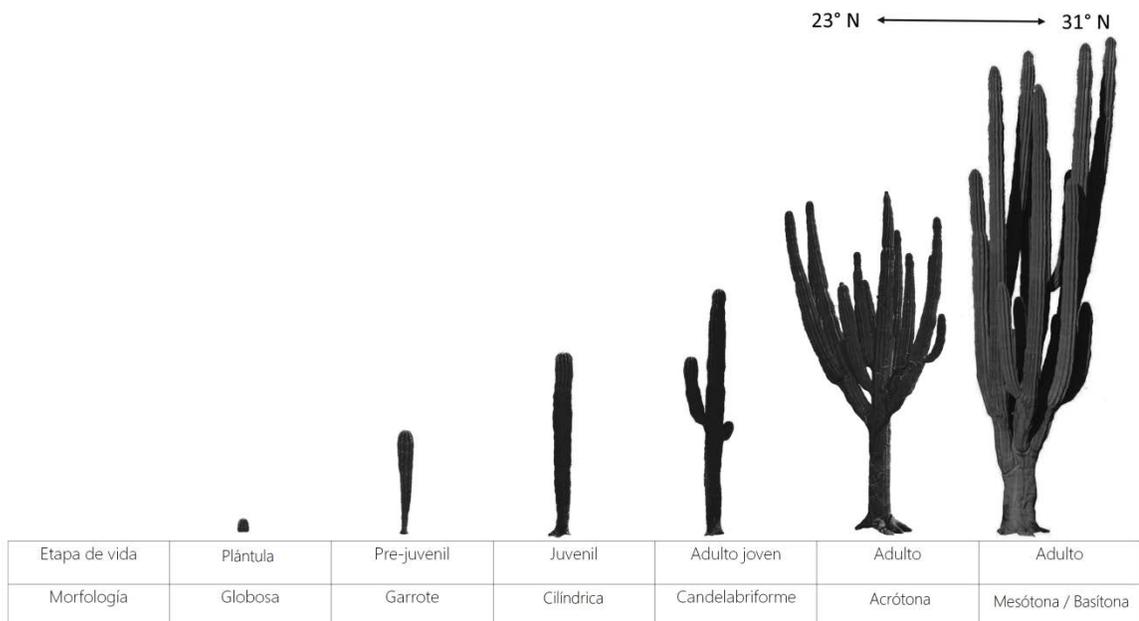
En el Desierto de El Colorado, las temperaturas varían mucho más que en la Región del Cabo, es una región muy árida, con escasa cobertura vegetal y por lo tanto pocas sombras de plantas nodrizas, y donde los cactus necesitan precipitación muy superior a la media para su establecimiento exitoso. El conjunto de estos factores podría explicar la gran brecha en la distribución de alturas de las plantas en Percebú: en un ambiente de alta varianza es posible que puedan pasar varias décadas sin que se produzca precipitación necesaria para el establecimiento exitoso de una cohorte.

En Percebú, en invierno puede llegar a temperaturas de helada en las madrugadas, mientras que en el verano puede llegar a los 48 °C. Nuestro modelo de radiación solar indica que los cardones que se ubican en esta zona —el límite norte de distribución— interceptan menor radiación solar en invierno, cuando el riesgo de heladas es alto, comparados con las poblaciones tropicales del sur. El incremento en el diámetro hacia el norte es muy probablemente un resultado de esto: Las simulaciones biofísicas en saguaro de Nobel (1980 a, b), indican que un incremento en el diámetro del tallo puede aumentar la temperatura apical de madrugada en más de 3 °C, suficiente para proteger los meristemas durante una helada. De manera convergente, Felger y Lowe (1967) concluyeron que en la parte norte del Desierto Sonorense los saguaros más masivos y robustos que tengan una mayor inercia térmica asociada a una mayor masa del tallo tienen una ventaja selectiva frente a las bajas temperaturas.

La altura a la que los cardones comienzan a ramificar incrementa con la latitud. Drezner (2014) reportó que los saguaros (*C. gigantea*) de Arizona ramificaban no sólo para incrementar su superficie fotosintética, sino también para aumentar su potencial reproductivo, ya que las nuevas ramificaciones implican una mayor cantidad de meristemas reproductivos para producir flores. En apoyo a la hipótesis de Drezner, las poblaciones más norteñas de *P. pringlei*, al parecer invierten durante mucho más tiempo de su vida sus recursos energéticos en la estructura vegetativa de su tallo central antes que en la reproducción, si se comparan con las poblaciones sureñas. En nuestro estudio sólo estimamos la altura que ha de tener el tallo central para comenzar a ramificar, es decir, el desencadenamiento ontogenético del desarrollo de las ramas, pero no determinamos la altura del tallo central desde donde las ramificaciones emergen, sin embargo este aspecto del desarrollo del cactus ha sido bien estudiado por Cornejo y Simpson (1997) y por Cody (1984, 2000). Aun cuando los patrones de ramificación están determinados filogenéticamente, sus estudios reportan que, como regla general, en ambientes cálidos tropicales tales como bosques espinosos, la ramificación es acrótona, es decir, tiende a ocurrir en la parte superior de los tallos dando a las plantas una apariencia de árboles, mientras que en los desiertos más secos de latitud media, la ramificación tiende a ser de tipo mesótona o incluso basítona, es decir, las ramas tienden a desarrollarse desde la parte baja del tallo central dándole a la planta

una apariencia de arbusto. El patrón descrito por estos autores fue claramente visible a lo largo el gradiente latitudinal: los cardones al norte de su distribución (Desierto de San Felipe) ramifican desde la parte baja del tallo central, mientras que los cardones que crecen en el sur de la distribución (Región del Cabo) ramifican desde la parte central e incluso de la parte superior del tallo (Fig. 11).

Finalmente, es interesante hacer notar que el patrón alométrico altura-diámetro que se reporta en este estudio parece ocurrir en otros grupos. Ávila-Lovera y Ezcurra (2016) reportan que la abundancia relativa de especies sarcocaulales en Baja California tiende a aumentar desde los bosques espinosos de la Región del Cabo hacia el matorral sarcocaulale del Desierto Central, lo que sugiere que el desarrollo de tallos masivos tiene una tendencia geográfica definida y es un carácter adaptativo. De manera similar, Felger y Joyal (1999) describieron que las palmas en Baja California mostraban una tendencia parecida: las especies más norteñas *Brahea armata* y *Washingtonia filifera* tienen tallos robustos y hojas color opaco (grisáceas), al compararlas con las especies sureñas *Brahea brandegii* y *Washingtonia robusta*, que se caracterizan por tener tallos más delgado y hojas de color más verde, y sugirieron que este patrón podría ser adaptativo frente a la aridez y/o las heladas invernales, posiblemente por el efecto antitranspirativo de las ceras (que dan el color grisáceo al follaje) y la mayor inercia térmica de los tallos masivos (Nobel 1980 a, b).



**Figura 11.** Morfologías del cardón a lo largo de su historia de vida. Las morfologías durante las primeras cuatro etapas de vida son similares en todo el gradiente latitudinal, sin embargo las diferencias en las morfologías impuestas por la latitud se hacen evidentes en la etapa adulta: los cardones de los bosques tropicales secos de Mangle (23°N) tienen tallos más delgados ( $\approx 35$  cm de diámetro) y patrón de ramificación acrótona, mientras que los cardones que crecen en la parte baja del árido Desierto del Colorado en Percebú (31°N) tienen tallos más gruesos ( $\approx 50$  cm de diámetro) y patrón de ramificación mesótona.

## **9. CONCLUSIONES**

Las tasas de crecimiento varían conforme los cardones aumentan en altura, siendo las variaciones dentro de una población mayor que la variación entre poblaciones. La precipitación no mostró ser un factor determinante en las variaciones en las tasas de crecimiento, por tanto los sitios con menor precipitación media anual no necesariamente tendrán tasas de crecimiento anuales menores, ni los cardones a una misma edad (al comparar entre sitios) tendrán menor altura.

El gradiente de precipitación latitudinal en la península de Baja California provoca variaciones en altura a la que comienzan a ramificar los cardones, siendo esta mayor en las poblaciones con menor precipitación media anual, donde mantienen tallos monopódicos más gruesos de 6 m o más de altura. Además, el gradiente de precipitación y temperatura es acompañado por variaciones en el diámetro de los cardones, que es menor en las poblaciones tropicales y con una mayor precipitación media anual, e incrementa con la latitud hasta hacerse México en hábitats de extrema aridez y alto riesgo de heladas.

La relación superficie-volumen de los cardones decrece desde la Región del Cabo hacia los desiertos áridos de latitud media, y la altura de las plantas más longevas también incrementa hacia el norte, lo cual sugiere edades más altas y mayores supervivencias de plantas adultas. Finalmente, tal como lo demostró Nobel (1980 a, b) con modelos biofísicos, los tallos masivos con baja proporción superficie-volumen les dan a los cardones una alta inercia térmica, que al parecer juega un papel crucial adaptativo frente al riesgo de heladas en el extremo norte de su distribución.

### **9.1 Perspectivas**

La datación con radiocarbono de espinas de cactus abre nuevas posibilidades en el estudio de la ecología de cactáceas, incluyendo (a) estudio de tasas de crecimiento a gran detalle a lo largo de la vida de un cardón al datar espinas de todo el tallo central; (b) hacer comparaciones de cardones para entender la variación dentro de una población; (c) estudiar la relación entre las condiciones atmosféricas y oceanológicas como El Niño y las tasas de crecimiento; y (d) estudiar con precisión (edades) la morfología de los cactus y su patrón de ramificación.

Dado que el número de espinas para datar por radiocarbono por sitio fue bajo, es necesario hacer un estudio más detallado para explicar cómo varían las tasas de crecimiento dentro de los sitios y entre sitios, ya que en nuestro estudio las limitadas muestras de espinas no permiten llegar a conclusiones definitivas.

Un paso atractivo a seguir para entender los rasgos morfológicos de las cactáceas columnares a lo largo de gradientes biogeográficos a gran escala es estudiar la variación en el color del cardón a lo largo del patrón latitudinal donde se distribuye y ver si sigue un patrón similar a la tendencia descrita en las palmas.

## 10. LITERATURA CITADA

Ávila-Lovera, E., E. Ezcurra. 2016. Stem-succulent trees from the old and new world tropics. En: Goldstein, G., L.S. Santiago. (eds.). *Tropical Tree Physiology: Adaptations and Responses in a Changing Environment*. Springer. New York. pp 45-65.

Bacilio, M., P. Vazquez, Y. Bashan. 2011. Water versus spacing: a possible growth preference among young individuals of the giant cardon cactus of the Baja California Peninsula. *Environ. Exp. Bot.* 70:29-36.

Bashan, Y., G. Toledo, G. Holguin. 1995. Flat top decay syndrome of the giant cardon cactus (*Pachycereus pringlei*): description and distribution in Baja California Sur, México. *Can. J. Bot.* 73:683-92.

Bezy, R.L., K.B. Bezy, K. Bolles. 2008. Two New Species of Night Lizards (*Xantusia*) from Mexico. *J. Herpetol.* 42(4):680-688.

Blanin, L., T.R. Feldpaush, O.L. Philips, T.R. Baker, J. Lloyd, K. Affum-Baffoe, E.J.M.M. Arets, N.J. Berry, M. Bradford, R.J.W. Brienen, S. Davies, M. Drescher, N. Higuchi, D.W. Hilbert, A. Hladik, Y. Iida, K. Abu Salim, A.R. Kassim, D.A. King, G. Lopez-Gonzalez, D. Metcalfe, R. Nilus, K.S.-H. Peh, J.M. Reitsma, B. Sonké, H. Taedoumg, S. Tan, L. White, H. Wöll, S.L. Lewis. 2012. What controls tropical forest architecture? Testing environmental, structural and floristic drivers. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 21(12):1179-1190.

Bullock, S.H., R.M. Turner, J.R. Hastings, M. Escoto-Rodríguez, Z. Ramírez, A. López, J.L. Rodríguez-Navarro. 2004. Variance of size-age curves: bootstrapping with autocorrelation. *Ecology.* 85(8):2114-7.

Bullock, S.H., N.E. Martijena, R.H. Webb, R.M. Turner. 2005. Twentieth century demographic changes in cirio and cardon in Baja California, Mexico. *J. Biogeogr.* 32(1):127-143.

Bullock, S.H., R.M. Turner. 2010. Plant population fluxes in the Sonoran Desert shown by repeat photography. En: Webb, R.H., D.E. Boyer, R.M. Turner (eds.). *Repeat Photography: Methods and Applications in the Natural Sciences*. Island Press. Washington. pp 119-132.

Castrezana, S., T. Markow. 2008. Sexual isolation and mating propensity among allopatric *Drosophila mettleri* Populations. *Behav. Genet.* 38:437-445.

Cody, M.L. 1984. Branching patterns in columnar cacti. En: Margaris, N., M. Arianoutsou-Farragatiki, W. Oechel. (Eds.). *Being Alive on Land*. T: VS 13. The Hague. pp 201-236.

Cody, M.L. 2002. Growth form variations in columnar cacti (Cactaceae: pachycereeae) within and between North American habitats. En: Fleming, T.H., A. Valiente-Banuet. (eds.).

Columnar Cacti Ant Their Mutualists. Evolution, Ecology and Conservation. The University of Arizona Press. USA. pp 164-188.

CONAGUA (Comisión Nacional del Agua). 2010. Normales Climatológicas por Estación. Base de datos en línea, último acceso 26 de julio de 2017. Disponible en: <http://smn.cna.gob.mx/es/component/content/article?id=42>. Ciudad de México.

Cornejo, D.O., B.B. Simpson. 1997. Analysis of form and function in North American columnar cacti (tribe pachycereeae). *Am. J. Bot.* 84(11):1482-1501.

Danzer, S., T.D. Drezner. 2010. Demographics of more than 12,000 individuals of keystone species in the northern Sonoran Desert since the mid-1800s. *Int. J. Plant. Sci.* 171(5):538-46.

Del Barco, M. 1780 *ca.* Correcciones y adiciones a la historia o noticia de la California en su primera edición de Madrid, año de 1757. Editado por M. León-Portilla como Historia Natural y Crónica de la antigua California; Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Investigaciones Históricas, 1988; México, D.F.

Delgado-Fernández, M., J.G. Escobar Flores, K. Franklin. 2017. El cardón gigante (*Pachycereus pringlei*) y sus interacciones con la fauna en la península de Baja California, México. *Acta Universitaria.* 27(5): 3-12.

Drezner, T.D. 2003a. Saguaro (*Carnegiea gigantea*, Cactaceae) age-height relationship and growth: the development of a general growth curve. *Am. J. Bot.* 90(6):911-4.

Drezner, T.D. 2003b. Revisiting Bergmann's rule for saguaros (*Carnegiea gigantea* (Engelm.) Britt. and Rose): stem diameter patterns over space. *J. Biogeogr.* 30(3):353-359.

Drezner, T.D. 2005. Saguaro (*Carnegiea gigantea*, cactaceae) growth rate over its American range and the link to summer precipitation. *Southwest Nat.* 50(1):65-106.

Drezner, T.D. 2013. Variability in reproductive effort of a keystone species: age and height of branch establishment. *Physical Geography.* 34(2):136-148.

Drezner, T.D. 2014. Regional branching relationships in *Carnegiea gigantea*, a keystone cactus. *West. N. Am. Nat.* 74(2):155-161.

English, N.B., D.L. Dettman, D.R. Sandquist, D.G. Williams. 2007. Past climate changes and ecophysiological responses recorded in the isotope ratios of saguaro cactus spines. *Oecologia.* 154:247-58.

English, N., D. Dettman, D. Sandquist, D.G. Willams. 2010. Daily to decadal patterns of precipitation, humidity, and photosynthetic physiology recorded in the spines of the columnar cactus, *Carnegiea gigantea*. *J. Geophys. Res. Biogeosci.* 115(2):1-12.

- Ezcurra, E., C. Montaña, S. Arizaga. 1991. Architecture, light interception, and distribution of *Larrea* species in the Monte Desert, Argentina. *Ecology*. 72(1): 23-34.
- Felger, R.S., C.C. Lowe. 1967. Clinal variation in the surface-volume relationships of the columnar cactus *Lophocereus Schottii* in Northwestern Mexico. *Ecology*. 48(4):530-536.
- Felger, R.S., E. Joyal. 1999. The palms (arecaeae) of Sonora, México. *Aliso*. 18(1):1-18.
- Fleming, T.H., S. Maurice, S.L. Buchmann, M.D. Tuttle. 1994. Reproductive biology and relative male and female fitness in a trioecious cactus, *Pachycereus pringlei* (Cactaceae). *Am. J. Bot.* 81:854-867.
- Fleming, T.H., S. Maurice, J.L. Hamrick. 1998. Geographic variation in the breeding system and the evolutionary stability of trioecy in *Pachycereus pringlei* (Cactaceae). *Evol. Ecol.* 12:279-289.
- Gates, D.M. 1980. *Biophysical Ecology*. Springer-Verlag, New York. 569p.
- Geller, G.N., P.S. Nobel. 1986. Branching patterns of columnar cacti: influences on PAR interception and CO<sub>2</sub> uptake. *Am. J. Bot.* 73(8):1193-1200.
- Gould, S.J. 1979. An allometric interpretation of species-area curves: the meaning of the coefficient. *Am. Nat.* 114(3):335-343.
- Hua, Q., M. Barbetti, A.Z. Rakowski. 2013. Atmospheric radiocarbon for the period 1950–2010. *Radiocarbon*. 55(4):2059-72.
- INEGI (Instituto Nacional de estadística y geografía). 2015. Producto Interno Bruto por Entidad Federativa. Base de datos en línea, último acceso 27 de julio de 2017. Disponible en: <http://www.inegi.org.mx/est/contenidos/proyectos/cn/pibe/default.aspx>
- Lloyd, D.H., J.S. Vogel, S. Trumbore. 1991. Lithium Contamination in AMS measurement of <sup>14</sup>C. *Radiocarbon*. 33(3):297-301.
- López-Medellín, X., E. Ezcurra, C. González-Abraham, J. Hak, L.S. Santiago, J.O. Sickman. 2011. Oceanographic anomalies and sea-level rise drive mangroves inland in the Pacific coast of Mexico. *J. Veg. Sci.* 22(1):143-151.
- Martorell, C., E. Vega, E. Ezcurra. 2006. Morphological consequences of the trade-off between growth and reproduction in a columnar cactus (*Lophocereus schottii*). *Plant Ecology* 183:125-131.
- Mauseth, J.D. 2006. Structure–function relationships in highly modified shoots of Cactaceae. *Ann. Bot.* 98(5):901-26.

- Medel-Narváez, A., J.L. León de la Luz, F. Freaner-Martinez, F. Molina-Freaner. 2006. Patterns of abundance and population structure of *Pachycereus pringlei* (Cactaceae), a columnar cactus of the Sonoran Desert. *Plant Ecol.* 187: 1-14.
- Meeus, J. 1988. *Astronomical Formulae for Calculators*. Willmann-Bell, Richmond, Virginia. 201 p.
- Moran, R. 1968. Cardón. *Pacific Discovery*. 21:2-9.
- Murawski D. A., T.H. Fleming, K. Ritland, J.L. Hamrick. 1994. Mating system of *Pachycereus pringlei*: an autotetraploid cactus. *Heredity*. 72:86-94.
- Nerd, A., E. Raveh, Y. Mizrahi. 1993. Adaptations of five columnar cactus species to various conditions in the Negev desert of Israel. *Econ. Bot.* 47(3):304-11.
- Niklas, K.J., E.D. Cobb, T. Marler. 2006. A comparison between the record height-to stem diameter allometries of *Pachycaulis* and *Leptocaulis* species. *Ann. Bot.* 97(1):79-83.
- Nobel, P. 1980a. Morphology, nurse plants, and minimum apical temperatures for young *Carnegiea gigantea*. *Bot. Gaz.* 141(2):188-191.
- Nobel, P.S. 1980b. Morphology, surface temperatures, and northern limits of columnar cacti in the Sonoran Desert. *Ecology*. 61(1):1-7.
- Olsson, I. 1986. Radiometric Methods. En: Berglund, B. (ed.) *Handbook of Holocene palaeoecology and palaeohydrology*. John Wiley & Sons. Primera Edición. Chichester. pp 273-312.
- Parker, K.C. 1988. Growth rates of *Stenocereus thurberi* and *Lophocereus schottii* in Southern Arizona. *Botanical Gazette*. 149(3):335-346.
- Pierson E.A., R.M. Turner, J.L. Betancourt. 2013. Regional demographic trends from long-term studies of saguaro (*Carnegiea gigantea*) across the northern Sonoran Desert. *J. Arid Environ.* 88:57-69.
- R Core Team. 2016. *R: a Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>.
- Reimer, P., T. Brown, R. Reimer. 2004. Discussion: reporting and calibration of post-bomb <sup>14</sup>C data. *Radiocarbon*. 46(3):1299-1304.
- Reimer, P.J., E. Bard, A. Bayliss, J.W. Beck, P.G. Blackwell, C. Bronk Ramsey, D.M. Brown, C.E. Buck, R.L. Edwards, M. Friedrich, P.M. Grootes, T.P. Guilderson, H. Haflidason, I. Hajdas, C. Hatté, T.J. Heaton, A.G. Hogg, K.A. Hughen, K.F. Kaiser, B. Kromer, S.W. Manning, R.W. Reimer, D.A. Richards, E.M. Scott, J.R. Southon, C.S.M.

- Turney, J. van der Plicht. 2013. Selection and treatment of data for radiocarbon calibration: an update to the International Calibration (IntCal) criteria. *Radiocarbon*. 55(4):1923-1945.
- Riemann, H., E. Ezcurra. 2005. Plant endemism and natural protected areas in the peninsula of Baja California, Mexico. *Biol. Cons.* 122:141-150.
- Shreve, F., I.L. Wiggins. 1964. *Vegetation and flora of the Sonoran Desert* (Vol. 591). Stanford University Press. Primera Edición. Stanford. 1687p.
- Suzán-Azpiri, H., V. Sosa. 2006. Comparative performance of the giant cardon cactus (*Pachycereus pringlei*) seedlings under two leguminous nurse plant species. *J. Arid Environ.* 65:351-362.
- Steenbergh W.F., Ch. Lowe. 1977. *Ecology of Saguaro: Reproduction, Germination, Establishment, Growth and Survival of the Young Plant*. National Park Service Scientific Monograph Series. Washington, DC: Department of the Interior.
- Thompson, D.W. 1917. *On Growth and Form*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 793 p.
- Troughton, J. H., K.A. Card, C.H. Hendy. 1974. Photosynthetic pathways and carbon isotope discrimination by plants. *Carnegie Instn. Yearbk.*73:768-80.
- Turner, R.M., J.E. Bowers, T.L. Burgess. 1995. *Sonoran desert plants: an ecological atlas*. University of Arizona Press. Tucson. 501p.
- Turner R.M., R.H. Webb, J.E. Bowers, J.R. Hastings. 2003. *The Changing Mile Revisited: An Ecological Study of Vegetation Change with Time in the Lower Mile of an Arid and Semiarid Region*. University of Arizona Press. Tucson. 334p.
- Valverde, P.L., F. Vite, M.A. Pérez-Hernández, J.A. Zavala-Hurtado. 2007. Stem tilting, pseudocephalium orientation, and stem allometry in *Cephalocereus columna-trajani* along a short latitudinal gradient. *Plant Ecol.* 188(1):17-27.
- Vázquez-Sánchez, M., T. Terrazas, S. Arias. 2012. El hábito y forma de la forma de crecimiento de la tribu Cactaceae (Cactaceae, Cactoideae). *Bot. Sci.* 90(2):97-108.
- Vogel, J. S., J.R. Southon, D.E. Nelson, T.A. Brown. 1984. Performance of catalytically condensed carbon for use in accelerator mass spectrometry. *Nucl. Instr. Meth. Phys. Res.* 5(2):289-293.
- Wolf, B. O., C. Martínez del Río. 2003. How important are CAM succulents as sources of water and nutrients for desert consumers? A review. *Isotopes Environ. Health. Stud.* 39:53-67.

Zar, J.H. 1968. Calculation and miscalculation of the allometric equation as a model in biological data. *BioScience*. 18(12):1118-1120.

Zavala-Hurtado, J.A., F. Vite, E. Ezcurra. 1998. Stem tilting and pseudocephalium orientation in *Cephalocereus columna-trajani* (Cactaceae): a functional interpretation. *Ecology*. 79(1):340-348.

## 11. ANEXOS

### 11.1 Anexo A. Estimación de los parámetros del modelo de altura vs. edad

*Tasas de crecimiento:* las tasas de crecimiento se estimaron a partir de tres parámetros relacionados con la edad medidos en cada planta: (a) altura total ( $h_p$ ), (b) altura a la espina más baja ( $h_s$ ), y (c) edad estimada por radiocarbono de la espina inferior ( $\Delta t$ ). Con estos valores, se estimó la tasa de crecimiento anual promedio ( $\rho$ ) como:  $\rho = (h_p - h_s)/\Delta t$ , o  $\Delta h/\Delta t$ .

*Punto medio:* El punto  $\{t_m, h_m\}$  donde la tasa de crecimiento promedio ( $\rho$ ) es igual a la tasa instantánea ( $dh/dt$ ) se puede encontrar analíticamente. Si recordamos que  $\Delta h = h_p - h_s$ , y que los valores predichos por el modelo de  $h_p$  y  $h_s$  son:  $h_p = \frac{a}{b} (e^{b \cdot t_p} - 1)$  y  $h_s = \frac{a}{b} (e^{b \cdot t_s} - 1)$ . Sin embargo, dado que  $t_p = t_s + \Delta t$ , se deduce que  $h_p = \frac{a}{b} e^{b \cdot t_s} (e^{b \cdot \Delta t} - 1)$ . Por otro lado, al derivar la ecuación 7 respecto al tiempo, encontramos que la tasa de crecimiento instantánea en el punto  $t_m$  es  $\frac{dh}{dt} = a \cdot e^{b \cdot t_m}$ . Pero el punto  $t_m$  está entre  $t_s$  y  $t_p$ , por lo tanto podemos definir el valor de la diferencia como  $\delta t$  de tal manera que  $t_m = t_s + \delta t$ . Ahora la ecuación de la derivada se convierte en  $dh/dt = a \cdot e^{b \cdot t_s} \cdot e^{b \cdot \delta t}$ , y el problema se reduce a encontrar el valor de  $\delta t$  tal que  $dh/dt = \Delta h/\Delta t$ , de modo que a partir de las ecuaciones anteriores:  $a \cdot e^{b \cdot t_s} \cdot e^{b \cdot \delta t} = \frac{a}{b} e^{b \cdot t_s} (e^{b \cdot \Delta t} - 1)/\Delta t$ . Al simplificar y resolver para  $\delta t$ , obtenemos  $\delta t = \left[ \frac{1}{b} \ln(e^{b \cdot \Delta t} - 1)/b \Delta t \right]$ , en consecuencia,  $t_m$ , la edad de la planta cuando  $dh/dt = \rho$ , es igual a  $t_s + \delta t$ .

La coordenada del punto medio en el eje de altura de la planta puede derivarse, recordando que  $\Delta h = (a/b) [\exp(b(t_s + \Delta t)) - \exp(bt_s)]$  y que  $\delta h = (a/b)[\exp(b(t_s + \delta t)) - \exp(bt_s)]$ . El cociente entre ambas ecuaciones se simplifica en:

$$\frac{\delta h}{\Delta h} = \frac{e^{b \cdot \delta t} - 1}{e^{b \cdot \Delta t} - 1}$$

y, resolviendo para  $\delta h$  tenemos

$$\delta h = \Delta h \frac{e^{b \cdot \delta t} - 1}{e^{b \cdot \Delta t} - 1}$$

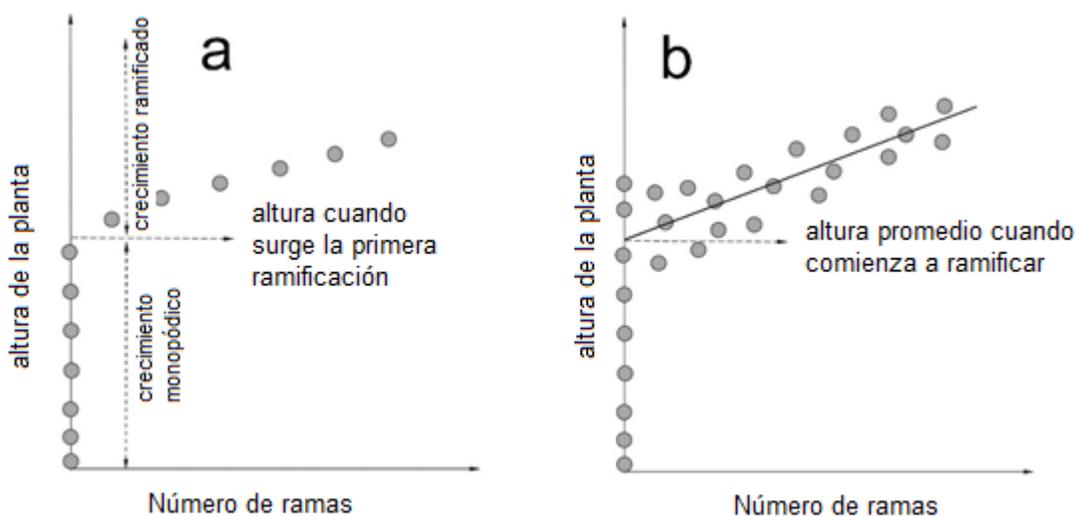
Por lo tanto,  $h_m$ , la altura en el que la tasa instantánea  $dh/dt$  es igual a la tasa media  $\rho$ , se puede estimar como  $h_m = h_s + \delta h$ .

Es importante señalar que el parámetro  $b$  de la regresión (la pendiente de la tasa vs. punto medio de la curva de altura  $\rho = a + b.h$ ) es necesario para calcular  $\delta h$  (la altura de la planta en el punto medio del intervalo de tiempo), pero a la vez  $\delta h$  es necesario para calcular la regresión lineal. El problema de referencias circulares se resolvió por aproximaciones sucesivas, partiendo de un valor inicial para  $b$ , calculando la regresión lineal y obteniendo de la regresión un nuevo valor para  $b$ , que fue utilizando para reemplazar el primer valor y así se repitió reiteradamente el proceso. En siete iteraciones, el algoritmo convergió a un único valor para  $b$  con una precisión de cinco dígitos significativos.

*Intervalos de confianza:* debido a que la relación edad-altura de las plantas está basada en los coeficientes  $a$  y  $b$  de una regresión lineal, el error estándar de los coeficientes puede ser utilizado para obtener los intervalos de confianza. Para cada parámetro, se tomaron puntuaciones estandarizadas ( $z$ , la derivada del promedio en una distribución normal) que corresponde a el 22.3% y al 10% de probabilidad de error ( $P = 0.223$  y  $P = 0.1$ ), de manera que conjuntamente, la probabilidad de error para las dos regresiones fue de 5% y de 1% ( $0.05 = 0.223^2$ , y  $0.01 = 0.1^2$ ). Añadiendo o restando el valor del error a los parámetros se trazaron los intervalos de confianza superior e inferior del 99% en las predicciones del modelo.

### 11.2 Anexo B. Estimación de la altura de la planta cuando comienza a ramificar

Uno de los rasgos más distintivos de las cactáceas columnares es su fuerte dominio apical durante las primeras etapas de su historia de vida, manteniéndose sin ramificaciones, con crecimiento monopódico por muchos años o incluso décadas. En algún momento de su desarrollo la dominancia apical disminuye y las plantas comienzan a ramificar. Si se grafica el número de ramificaciones contra la altura de una planta a lo largo de su historia de vida (Fig. AB1a), se podrá observar que la planta crece sin ramificaciones hasta que alcanza un umbral y es entonces cuando la planta comienza a ramificarse y sigue acumulando ramas a partir de ese punto. Este punto de transición, al que llamaremos “altura en la primera ramificación”, marca un cambio crítico en la historia de vida de la planta, el cambio de un crecimiento monopódico a polipódico y el comienzo de modo reproductivo impulsado por numerosas areolas a lo largo de las costillas desde donde se desarrollan las flores.

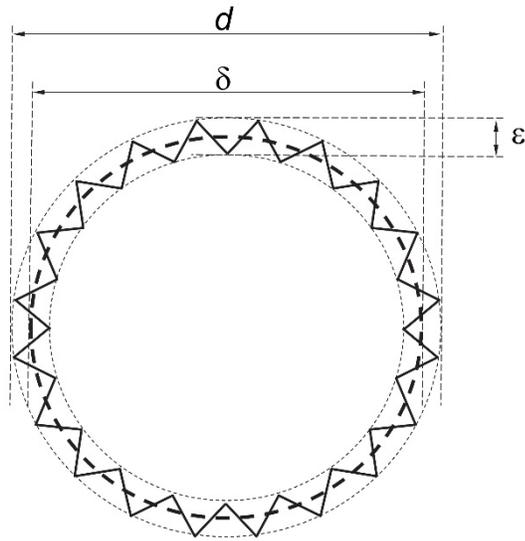


**Figura AB1.** (a) Patrón de ramificación durante la ontogenia de un cacto columnar gigante: la planta primero crece monopódicamente como un tallo simple, sin ramificar hasta que alcanza el umbral (“altura en la primera ramificación”), donde la dominancia apical disminuye y la planta comienza a ramificar. (b) En consecuencia, en una población con múltiples individuos, las plantas más pequeñas serán monopódicas hasta que las plantas alcanzan el umbral. El intersepto de la regresión lineal del número de ramificaciones en plantas ramificadas contra la altura es un estimado de la altura del tallo central cuando la formación de ramas inicia.

Si en lugar de dar seguimiento a una sola planta a lo largo de su vida graficamos el número de ramificaciones contra la altura del tallo central de toda una población, encontramos una variación similar, aunque más dispersa por ser entre individuos, el patrón es similar: las plantas grandes tienen ramificaciones, mientras que las plantas pequeñas no. Si se calcula una regresión lineal entre la altura del tallo central contra el número de ramificaciones laterales en individuos ramificados (Fig. AB1b), es sencillo ver el intercepto de esta línea es un estimado de la altura promedio del tallo central cuando la formación de ramificaciones inicia. Utilizando la regresión lineal se estimó para cada sitio la altura en la primera ramificación y su error estándar (ver Fig. 8 en el texto principal)

### 11.3 Anexo C. Estimación del volumen de la planta

La cactáceas columnares tienen tallos verticales con costillas. El diámetro externo ( $d$ ) de una planta sobreestima el área de la sección transversal del tallo debido a que incluye los espacios entre costillas (Fig. AC1). Si la profundidad de las costillas es un número  $\varepsilon$ , cuanto menor sea el diámetro  $\delta = (d - \varepsilon)$  será más preciso predecir el área de la sección transversal del tallo. Efectivamente, si reducimos el diámetro en cada extremo al punto medio de la profundidad de la costilla ( $\varepsilon/2$ ) la punta de las costillas que están fuera del nuevo perímetro será aproximadamente igual al espacio entre costillas que queda dentro del nuevo perímetro (línea perimetral punteada gruesa en la Fig. AC1). Por tanto, una forma eficiente de estimar el área trasversal del tallo será igual a  $\pi\delta^2/4$ , o  $\pi(d - \varepsilon)^2/4$ , que se puede reescribir como  $\pi(d^2 - 2d\varepsilon + \varepsilon^2)/4$ . Debido a que la profundidad de la costilla  $\varepsilon$  es más pequeña comparado con el diámetro externo  $d$  en las plantas adultas, el término  $\varepsilon^2$  es insignificamente pequeño y puede ser descartado sin introducir mucho error (0.5%–0.1%). Así, el volumen de la planta se puede aproximar como  $v = \pi h (d^2 - 2d\varepsilon)/4$ . Si ahora recordamos que, tal y como lo explicamos en el texto principal, el área superficial de la planta es  $s = c \pi h d$ , entonces la proporción superficie-volumen se puede expresar como  $s/v = 4 c/(d - 2\varepsilon)$ . Si recordamos además que el diámetro  $d$  se puede expresar alométricamente en función de la altura de la planta  $h$ , de tal forma que  $d = k h^z$ , entonces la ecuación de la proporción superficie-volumen se puede expresar en términos de la altura de la planta como  $s/v = 4 c/(k h^z - 2\varepsilon)$ .



**Figura AC1.** Representación esquemática de una sección transversal de un cacto columnar. El diámetro exterior ( $d$ ), medido con una cinta métrica incluye las puntas de las costillas. El diámetro indicado con la línea punteada gruesa ( $\delta$ ) tiene la misma sección transversal que la de la planta y es igual al diámetro externo menos la profundidad de las costillas ( $\epsilon$ ).