

**FENOLOGÍA REPRODUCTIVA Y CAPACIDAD DE  
REGENERACIÓN DE DOS CARDONES, *STENOCEREUS  
GRISEUS* (HAW.) BUXB. Y *CEREUS REPANDUS* (L.) MILL.  
(CACTACEAE)**

**Reproductive phenology and regeneration capacity of two cardones,  
*Stenocereus griseus* (Haw.) Buxb. and *Cereus repandus* (L.) Mill.  
(Cactaceae)**

**Jafet M. NASSAR<sup>1</sup> y Unai EMALDI<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>Centro de Ecología, Instituto Venezolano de Investigaciones  
Científicas, Carretera Panamericana Km 11,  
Apto. 20632, Altos de Pipe, Caracas 1020-A, Venezuela

<sup>2</sup>Instituto de Ciencia y Tecnología de Alimentos,  
Universidad Central de Venezuela,  
Apto. Postal 47097, Caracas 1049-A, Venezuela  
jnassar@ivic.ve

**RESUMEN**

*Stenocereus griseus* y *Cereus repandus* son dos de las cactáceas columnares más abundantes y ampliamente distribuidas en las regiones áridas y semiáridas de Venezuela. A pesar de su valor como especies clave para la fauna silvestre y de su potencial valor económico, la información sobre su actividad reproductiva y capacidad de regeneración es muy limitada. Dichos aspectos fueron evaluados en poblaciones naturales de Padre Diego, estado Lara y la Península de Paraguaná, estado Falcón. Estos cactus poseen patrones reproductivos temporalmente amplios y niveles de fecundidad elevados (*S. griseus*: 44.225 semillas/ind, *C. repandus*: 322.749 semillas/ind), que les confieren grandes ventajas para su regeneración natural y propagación. Estas especies dependen de plantas nodriza para su establecimiento, presentando los porcentajes más elevados de supervivencia bajo la sombra de árboles. En condiciones naturales, estas plantas rinden media tonelada de pulpa de fruta por hectárea.

**Palabras clave:** Cactaceae, *Cereus repandus*, fenología reproductiva, flores, frutos, germinación, regeneración, *Stenocereus griseus*, supervivencia, Venezuela

**ABSTRACT**

*Stenocereus griseus* and *Cereus repandus* are two of the most abundant and widely distributed columnar cacti in the arid and semiarid regions of Venezuela. Despite their value as keystone species for wildlife and their potential economic value, information on their reproductive activity and regeneration capacities is quite limited. These aspects were evaluated in natural populations from Padre Diego, Lara State, and Paraguana Peninsula, Falcon State. These cacti have broad time windows for reproduction and considerably high fecundity levels (*S. griseus*: 44,225 seeds/ind, *C. repandus*: 322,749 seeds/ind), which confer them great advantages in terms of natural regeneration and propagation. These species depend on nurse plants for their establishment. The highest percentages of survival occurred under the shadow of trees. Under natural conditions, these species can produce half a ton of fruit pulp per hectare.

**Keywords:** Cactaceae, *Cereus repandus*, flowers, fruits, germination, reproductive phenology, *Stenocereus griseus*, survival, Venezuela

## INTRODUCCIÓN

De las cerca de 40 especies de cactáceas silvestres reconocidas para Venezuela (Hunt 1999), los cactus columnares, popularmente conocidos como cardones, son las plantas más conspicuas y abundantes en las zonas áridas y semiáridas del país (Ponce 1989). El cardón dato, *Stenocereus griseus* (Haw.) Buxb., el cardón lefaria, *Cereus repandus* (L.) Mill., y el cardón guanajo, *Pilosocereus lanuginosus* (L.) Byles & G.D.Rowley, llegan a conformar extensas unidades de vegetación espinosa conocidas como cardonales (Huber & Riina 1997). Estos cactus representan elementos clave para el mantenimiento de la vida en las zonas desérticas, constituyéndose como fuente primaria de alimento (polen, néctar, pulpa de fruta, semillas, tallos) para muchas aves, murciélagos y pequeños mamíferos no voladores que hacen vida en estos ecosistemas (Brown, Reichman & Davidson 1979; Bosque 1984; Sosa & Soriano 1993; Petit 1995; Silvius 1995; Nassar, Ramírez & Linares 1997; Soriano *et al.* 1999; Wolf, Martínez & Babson 2002; Nassar *et al.* 2003).

Los cactus columnares también representan un recurso importante para las poblaciones humanas habitantes de las zonas áridas. En países como México y Perú, donde las especies de cactáceas son muy diversas y dominan los ecosistemas desérticos, estas plantas son utilizadas comercialmente con diversos fines (Bravo-Hollis & Sánchez-Mejorada 1991; Casas *et al.* 1999; Nobel 2002). En Venezuela, los cardones y las cactáceas en general han sido subutilizadas. Sólo una pequeña fracción de la población humana que habita las zonas áridas consume los frutos de los cardones o usa las ramas como cercas naturales, forraje para el ganado caprino y vacuno o madera para sillas (Nassar & Emaldi 2006). No obstante, existen usos potenciales de estas plantas en la microindustria alimentaria a nivel nacional. Reyes-Silva (1993) indica que a partir de cactáceas como la tuna brava (*Opuntia caracassana* Salm-Dyck) de la isla de Margarita en Venezuela se puede elaborar un vino de notable aceptación. Asimismo, Emaldi, Nassar & Semprún (2006) demostraron la potencial aplicación de la pulpa de frutos de cardón dato en la fabricación artesanal y microindustrial de mermeladas. Quizá esta especie sea la cactácea con mayor potencial económico en Venezuela, debido a su alta abundancia en los ecosistemas áridos, el gran tamaño de sus frutos, su sabor dulce y los variados y llamativos colores de su pulpa (Emaldi, Nassar & Semprún 2004; Ramoni-Perazzi & Bianchi-Ballesteros 2004).

Pese al valor de los cardones como fuente de recursos para las poblaciones humanas y la vida silvestre en las zonas áridas y semiáridas de Venezuela, hasta el momento se desconoce cuál es el patrón reproductivo en las principales zonas de distribución de estas especies en el país. Sosa (1991) reportó que en el bolsón

árido de Lagunillas, estado Mérida, *S. griseus* es una especie que se reproduce la mayor parte del año, aunque presenta dos máximos de producción de flores (diciembre-marzo y junio-agosto) y de frutos (enero-abril y agosto-septiembre), los cuales están desfasados con respecto al único máximo de actividad reproductiva (febrero-agosto) presentado por *C. repandus* en esa zona de estudio. Petit (1995) y Silvius (1995) realizaron estudios fenológicos de *S. griseus* y *C. repandus* para las islas de Curaçao (ambas especies) y Margarita (*S. griseus*), reportando patrones de reproducción bimodal, concentrados entre principios de abril y finales de septiembre, pero no encontraron el desfase reproductivo entre las dos especies reportado para el bolsón andino. Falta por esclarecer cómo es el patrón reproductivo de estas especies en el complejo Lara-Falcón, que contiene las mayores extensiones de ecosistemas áridos en el país, y es donde las poblaciones de cardones están más ampliamente distribuidas y son presuntamente más abundantes. Conociendo la capacidad de producción anual de flores, frutos y semillas por individuo y por unidad de área de estas especies, se podría estimar la disponibilidad de alimento para la comunidad de consumidores silvestres asociados a los cardones en distintas regiones de Venezuela. Con esta información también se podría planificar un programa sostenible de cosecha anual de frutos de cardón para la industria artesanal de alimentos.

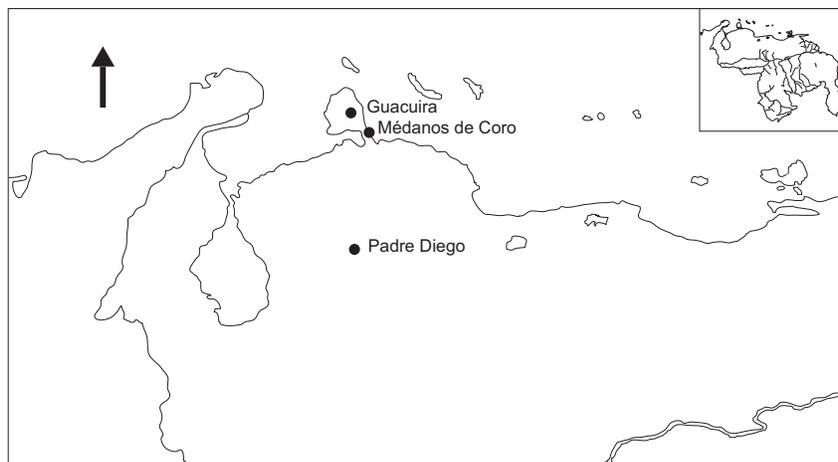
Muchos estudios han examinado los requerimientos para la germinación y establecimiento de un número considerable de cactáceas (Rojas-Aréchiga & Vázquez-Yánes 2000; Sosa & Fleming 2002; Flores *et al.* 2004). Estos análisis incluyen experimentos de germinación y supervivencia de plántulas bajo plantas nodriza, a partir de los cuales se ha demostrado que muchas especies necesitan de luz para la germinación y de un microambiente húmedo y sombreado para que las plantas sobrevivan y se desarrollen. Para el caso de los cardones venezolanos, Larrea-Alcázar & Soriano (2006) demostraron que *S. griseus* y *C. repandus* dependen de plantas nodrizas para su establecimiento en un enclave xérico de los Andes venezolanos. Faltaría confirmar si esta dependencia por plantas nodriza se mantiene bajo distintas condiciones ambientales.

Para determinar cuál es la capacidad de producción anual de flores, frutos y semillas de estas cactáceas y las condiciones que propician el establecimiento de nuevas plantas, es necesario conducir estudios detallados de producción de estas estructuras, que consideren al individuo como unidad de producción y contemplen los aportes de biomasa total durante toda la fenofase de fructificación, la producción por unidad de área y la capacidad regenerativa de cada especie, incluyendo inversión en semillas, porcentajes de germinación y supervivencia bajo distintas condiciones microambientales. Los objetivos centrales del presente estudio fueron determinar la fenología reproductiva de *S. griseus* y *C. repandus* en dos regiones áridas continentales de Venezuela, examinar su capacidad anual de producción de flores, frutos y semillas y explorar las condiciones microambientales que propician la supervivencia de las plántulas bajo condiciones naturales.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Localidades de estudio

El estudio se llevó a cabo en tres localidades ubicadas en zonas áridas de los estados Falcón y Lara (Fig. 1). En Falcón, la localidad Médanos de Coro ( $11^{\circ}30'62''$  Lat. N,  $69^{\circ}42'68''$  Long. O) se encuentra dentro del Parque Nacional Médanos de Coro, a 2 km al norte de la alcabala de la Guardia Nacional, y la localidad de Guacuira ( $11^{\circ}58'30''$  Lat. N,  $69^{\circ}53'70''$  Long. O) está a 5 km al noreste de Pueblo Nuevo, en la Península de Paraguaná. En Lara, la localidad Padre Diego ( $10^{\circ}10'11''$  Lat. N,  $69^{\circ}30'52''$  Long. O) se ubica en el Sector Padre Diego, 4 km al oeste de Pavia, dentro de los límites del Parque Nacional Cerro Saroche. La localidad Padre Diego se mantuvo durante los dos años que duró el estudio fenológico, pero la localidad de estudio en el estado Falcón cambió de Médanos de Coro el primer año a Guacuira el segundo año. Todos los sitios de estudio corresponden a la formación vegetal conocida como cardonal, que constituye una comunidad vegetal con alta presencia de cactáceas columnares, arbustivas, esféricas o trepadoras, acompañadas por árboles frecuentemente espinosos, entre los cuales predominan miembros de Mimosaceae (Huber & Riina 1997). Médanos de Coro fue la localidad con menos vegetación, con suelos predominantemente arenosos por su cercanía a los médanos, además de estar expuesta a vientos y spray salino buena parte del año.



**Fig. 1.** Ubicación de las localidades de estudio en la región centro-occidental y nor-occidental de Venezuela. Las localidades Guacuira y Médanos de Coro están en el estado Falcón, la localidad de Padre Diego en el estado Lara.

En la Península de Paraguaná sólo se observa un período principal de precipitaciones a lo largo del año, comprendido entre octubre y diciembre, que abarca 54,5 % del total de precipitación anual (335,2 mm, datos promedio entre 1972 y 1997 para la estación Pueblo Nuevo con serial 0216, MARN). El resto de las

lluvias está distribuido entre los otros nueve meses, nunca superando los 31,6 mm/mes. En la localidad Padre Diego se pueden detectar al menos dos períodos de lluvias al año, uno entre junio y julio y otro más importante entre octubre y diciembre, alcanzando un total de precipitación anual promedio de 415,3 mm (datos promedio entre 1962 y 2004 para la estación Banco Baragua con serial 1272, MARN). La precipitación anual acumulada en esta localidad durante los dos años de estudio contrastó notablemente (2001: 360,3 mm, 2002: 520,4 mm; datos de la estación Banco Baragua serial 1272, MARN).

#### Especies de estudio

El cardón dato, *Stenocereus griseus*, es la cactácea columnar más ampliamente distribuida en Venezuela y una de las más abundantes en zonas áridas y semiáridas (Ponce 1989). Se caracteriza por presentar uno o varios ejes centrales del cual surgen las ramas laterales de hasta 9 m de altura, areolas afelpadas de color gris, flores solitarias (5-6 cm), yemas florales rosadas a marrones, antesis nocturna, perianto blanco o beige, frutos esferoidales con espinas en estado inmaduro y glabros en estado maduro, con abundante pulpa de color púrpura, amarilla, anaranjada o blanca y numerosas semillas. El cardón lefaria, *Cereus repandus*, es una cactácea columnar muy abundante en zonas áridas y semiáridas de Venezuela (Ponce 1989). Se caracteriza por presentar un tronco grueso único de hasta 10 m de altura del cual emergen todas las ramas laterales, ramas con numerosas constricciones a lo largo del eje longitudinal, areolas con espinas centrales muy largas, flores son solitarias (5-7 cm), yemas florales verdes con o sin sombras púrpura, antesis nocturna, perianto blanco, frutos elipsoidales y glabros de color verde, pulpa blanca y numerosas semillas.

#### Fenología de floración y fructificación

El estudio fenológico se inició el 15 de febrero de 2001 en las localidades de Padre Diego y Médanos de Coro. A partir del 15 de febrero de 2002 se cambió la localidad Médanos de Coro por Guacuira, manteniéndose la localidad de Padre Diego hasta el 15 de febrero de 2003, para un total de dos años completos de seguimiento de fenología reproductiva. En cada localidad de estudio se seleccionaron y marcaron 25 individuos reproductivos de cada especie. Se verificó que fueran individuos sanos, con al menos 2 m de altura y que estuvieran separados como mínimo 10 m entre sí. Desde el momento de marcado se realizaron censos periódicos (cada 30 días) de la condición reproductiva de cada individuo, determinándose el número de yemas florales, flores, frutos inmaduros y maduros. Se marcaron y contaron todas las yemas florales producidas por cada individuo en una temporada de floración. Esto permitió saber cuál fue la producción anual de yemas florales por individuo. Esta operación se llevó a cabo durante dos años. Para cada mes, se estimó el porcentaje de individuos en cada fenofase (número de individuos en fenofase/total individuos  $\times$  100) y la intensidad de floración (*IFlo*: número de flores por individuo/número máximo de flores que dicho individuo puede producir al mes) y fructi-

ficación (*IFru*: número de frutos por individuo/número máximo de frutos que dicho individuo puede producir al mes). Adicionalmente, se determinó el Índice de Solapamiento de Fenofases (*ISF*) entre especies. La fórmula para calcular este índice es equivalente a la ecuación de solapamiento de nicho de Pianka (1986):

$$ISF_{ij} = \frac{\sum_{i=1}^n p_{ij}p_{ik}}{\sqrt{\sum_{i=1}^n p_{ij}^2 \sum_{i=1}^n p_{ik}^2}} ;$$

donde  $p$  = proporción de individuos mostrando una fenofase dada en el episodio  $i$  de monitoreo respecto a la suma de individuos mostrando dicha fenofase a través de  $n$  episodios de monitoreo, con  $j$  y  $k$  como subscritos del par de especies comparadas. Valores de *ISF* cercanos a 0 indican escaso solapamiento de fenofases entre especies y valores de *ISF* cercanos a 1 indican total solapamiento de fenofases.

#### Producción de flores, frutos y semillas

Durante el período de maduración de los frutos de cada especie se intensificó la observación de las plantas seleccionadas. Se hicieron observaciones tres veces por semana a las poblaciones de estudio. Se contaron y colectaron los frutos que habían alcanzado el estadio de madurez en cada individuo y se estimó el número total de frutos producidos por individuo por temporada reproductiva. Para evitar consumo de frutos por aves y murciélagos, los frutos cercanos a la madurez fueron cubiertos con bolsas de tela. Se determinó el peso fresco total de cada fruto y el peso de pulpa + semillas. Utilizando individuos no marcados para este estudio, se colectó un total de  $N = 30$  flores maduras y  $N = 30$  frutos maduros de cada especie. De las flores se determinó el peso fresco y peso seco. Se estimó el peso fresco total de flores por individuo por temporada. De los frutos se determinó el peso fresco total y se estimó el peso fresco total de frutos por individuo por temporada. Las semillas se aislaron de la pulpa por lavado con agua empleando coladores, se removieron las semillas abortadas (que flotan en agua o deformes) y se estimó el número total de semillas sanas producidas por fruto y su peso fresco total. Se determinó el peso promedio de una semilla ( $N = 30$ ) y el peso total de la carga de semillas contenida en cada fruto. Se realizó una estimación indirecta del número de semillas por fruto, dividiendo el peso de una carga de semillas entre el peso promedio de una semilla. Otro grupo de  $N = 30$  frutos maduros fue colectado y secado para estimar peso seco. El secado de flores y frutos se realizó usando una estufa a 50°C por 2-4 semanas. A partir de las variables antes señaladas, se obtuvo la relación número de frutos por individuo:número de flores por individuo. De cada uno de los individuos seleccionados para el estudio se midió altura y

número de ramas reproductivas. Esta última variable permitió estimar la producción de flores y frutos por rama. Las variables estimadas se compararon entre especies de cardón y entre localidades y años dentro de cada especie utilizando pruebas *t* de student.

### Pruebas de germinación y supervivencia de plántulas

Las semillas usadas en estas pruebas se obtuvieron mezclando las semillas obtenidas a partir de 30 frutos maduros de la zona por cada especie. Para la prueba de germinación en condiciones controladas, se escogieron 20 grupos de 50 semillas viables cada uno. Cada grupo se colocó en una placa de Petri con triple papel para cromatografía marca Whatman humedecido con agua destilada, tapadas y colocadas en un ambiente con 10 h de luz blanca (bombillos fluorescentes) a temperatura constante de 23°C. Estas condiciones ambientales favorecen la germinación de la mayoría de las cactáceas para las que se ha estudiado el proceso de germinación (Rojas-Aréchiga & Vázquez-Yáñez 2000). Las placas fueron regadas cada dos días. El porcentaje de semillas con radícula emergida fue determinado cada cinco días durante un mes. Para el experimento de emergencia de radículas en condiciones naturales se esperó a que llegara la temporada de lluvias en la localidad Padre Diego. En el año 2001, las lluvias prolongadas ocurrieron en diciembre y el experimento con semillas de *S. griseus* se inició el 14 de ese mes, después de una lluvia de varias horas. En el caso de las semillas de cardón lefaria, se aprovecharon las lluvias de mayo de 2002 para llevar a cabo el experimento. En condiciones naturales se aplicaron tres tratamientos de acuerdo a los tipos de vegetación circundante a las muestras de semillas: (1) semillas expuestas directamente al sol, (2) semillas bajo vegetación rala no muy alta (ejemplo: arbustos de hasta 1 m de altura y matorrales), y (3) semillas bajo la sombra de árboles con dosel de más de 3 m de altura. Para cada tratamiento se escogieron 20 grupos de 50 semillas viables cada uno. Cada muestra de semillas se colocó directamente sobre el suelo, dentro de un círculo con diámetro similar a una placa de Petri, rodeando la muestra de semillas con un cerco de pequeñas piedras que ayudaba a delimitar el círculo. Los grupos de semillas así formados se protegían de los potenciales depredadores con una jaula hecha de tela de alambre para pollos y rodeando la jaula con veneno en polvo para hormigas Bayer™. El veneno se volvía a aplicar cada vez que desapareciera de los bordes de las jaulas. Dentro de cada jaula se colocaron cuatro grupos de semillas. Las muestras nunca fueron regadas. La única agua que recibieron fue de lluvia. El porcentaje de semillas con radícula emergida fue determinado cada cinco días durante un mes de observación.

Para el estudio de supervivencia de plántulas en condiciones naturales se trabajó primero con el cardón dato (2002) y posteriormente con el cardón lefaria (2003-2004). En el caso de *S. griseus*, se prepararon en un invernadero 180 bandejas de cartón biodegradable de 9 x 22 cm, cada una con cuatro celdas. Las celdas se llenaron con una mezcla 1:1:1 de suelo proveniente de lugares expuestos al sol, bajo arbustos y bajo árboles. En las celdas se sembraron semillas germinadas

de acuerdo al siguiente patrón de tratamientos: celda 1 (1 plántula), celda 2 (3 plántulas), celda 3 (6 plántulas) y celda 4 (10 plántulas). Este arreglo permitió examinar el efecto del factor 'agrupamiento de plántulas' sobre la supervivencia de las mismas. Después de un mes y medio en el vivero, las bandejas fueron sometidas a una combinación de dos factores adicionales: 'tipo de vegetación' y 'herbivoría'. El factor 'tipo de vegetación' constó de tres tratamientos: (1) plántulas expuestas directamente al sol, (2) bajo vegetación rala baja (ejemplo: arbustos de hasta 1 m de altura y matorrales), y (3) bajo la sombra de árboles con dosel de más de 3 m de altura. Para cada condición de vegetación, se estimó la intensidad total de radiación alcanzando las bandejas al mediodía (12:00 m-1:00 pm), usando un radiómetro manual marca LI-COR™ (N = 8). Para el caso de lugares sin cobertura vegetal, se registró una radiación promedio de 1.196,7 (223,23 EE)  $\mu\text{moles fotón/m}^2/\text{seg}$  (intervalo: 470-1.800). Para sitios con vegetación de bajo porte, se registró una radiación promedio de 988,8 (172,4 EE)  $\mu\text{moles fotón/m}^2/\text{seg}$  (intervalo: 310-1.650). Finalmente, para sitios bajo cobertura de árboles, se registró una radiación promedio de 254,4 (66,9 EE)  $\mu\text{moles fotón/m}^2/\text{seg}$  (intervalo: 140-700). El factor 'herbivoría' constó de dos tratamientos: (1) exclusión de herbívoros mediante jaulas de exclusión y veneno antihormigas, y (2) libre acceso a herbívoros, dejando las bandejas expuestas y sin veneno. En resumen, la combinación de los tratamientos de los tres factores examinados ('agrupamiento de plántulas'  $\times$  'tipo de vegetación'  $\times$  'herbivoría') rindió un total de 24 combinaciones posibles, cada una con N = 20 celdas con plántulas sembradas. Adicionalmente, se estableció un grupo de 10 bandejas 'control' en cada tratamiento de 'tipo de vegetación' combinado con exclusión de herbívoros, en las cuales se dispensó agua *ad libitum* a las plántulas dos veces al día (7:00 am y 7:00 pm) cada dos días. La fecha de inicio de este experimento fue el 4 de marzo de 2002.

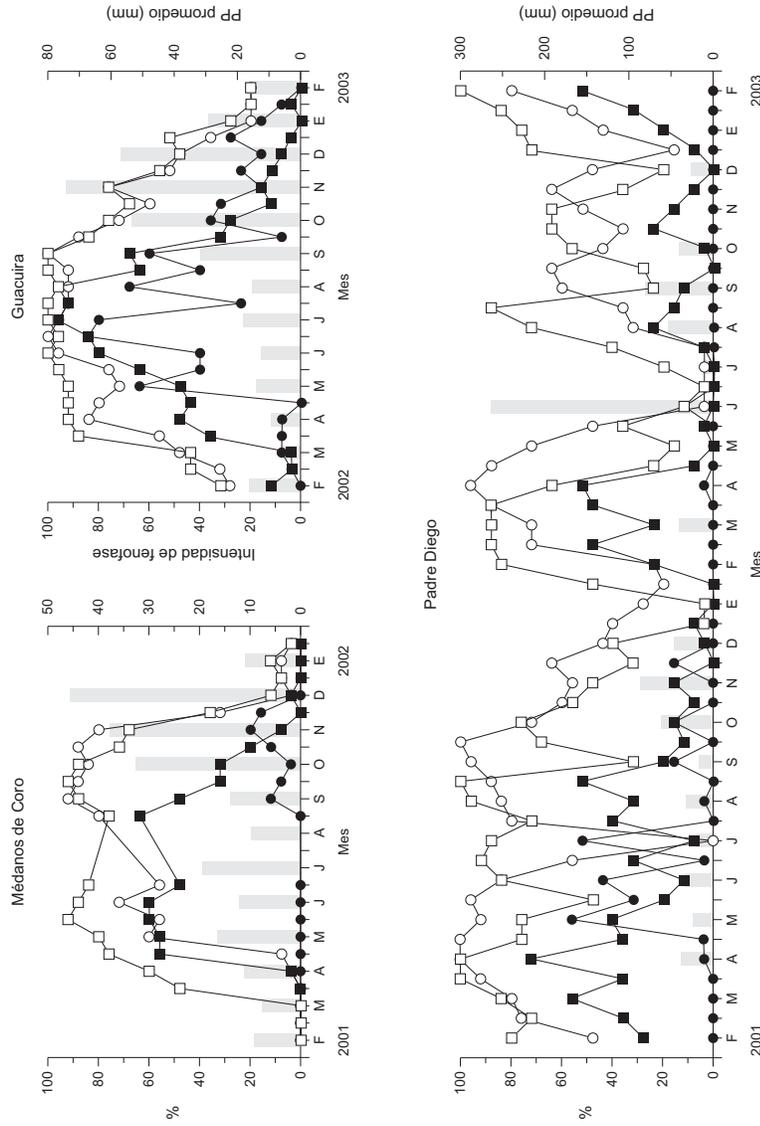
Para *C. repandus* el mismo experimento se inició en noviembre de 2003. Para esta especie no se contó con tantas plántulas como las usadas para *S. griseus*, sin embargo, se realizaron todos los tratamientos arriba señalados. Lo que varió fue el número de réplicas, que se redujo a N = 10 para el caso de bandejas con plántulas expuestas directamente al sol y bajo vegetación rala baja, y N = 5 para el caso de bandejas bajo la sombra de árboles con dosel de más de 3 m de altura. Además, el número de plántulas dentro de cada celda para el factor agrupamiento de plántulas quedó de la siguiente forma: celda 1 (1 plántula), celda 2 (2 plántulas), celda 3 (3 plántulas) y celda 4 (10 plántulas). Todas las bandejas de ambos experimentos fueron examinadas cada 15 días, determinándose el número de plántulas sobrevivientes en cada combinación de tratamientos. Se hizo un seguimiento del porcentaje de plántulas que sobrevivieron en cada bandeja de cada tratamiento. Los efectos principales de los tres factores estudiados y las interacciones entre éstos se examinaron utilizando un modelo lineal general multifactorial, con medidas repetidas para el factor tiempo, utilizando el programa STATISTICA '99 Edition versión 5.5 (Statsoft Inc. 1999).

## RESULTADOS

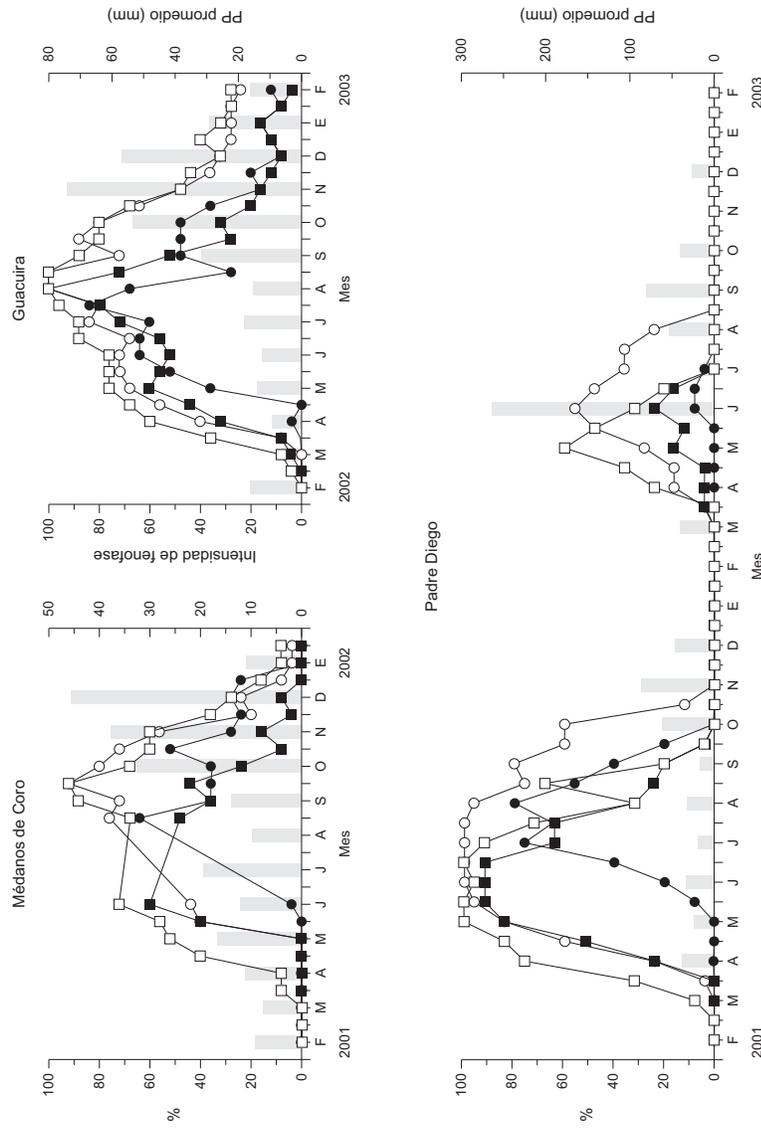
### Fenología de floración y fructificación

Las cactáceas estudiadas presentan patrones reproductivos que variaron considerablemente dependiendo de la localidad y del año en que se hicieron los registros (Fig. 2, 3). *Stenocereus griseus* posee una actividad reproductiva extendida a la mayor parte del año en todas las localidades. En las localidades falconianas, esta especie presentó patrones fenológicos muy similares para las fenofases de yemas florales, flores maduras y frutos inmaduros. Sin embargo, destaca el hecho de que Guacuira tuvo mayor producción de flores y frutos que Médanos de Coro. Específicamente, la producción de frutos se restringió a tres meses en esta última localidad, comparados con los 11 meses de producción de frutos observados en Guacuira. En Médanos de Coro la mayoría de los frutos inmaduros con desarrollo pronunciado mostraban evidencias de haber sido consumidos por aves de la zona. En Padre Diego el patrón general reproductivo fue bastante fluctuante. Se produjeron yemas florales durante la mayor parte del primer año, pero durante el segundo año hubo una reducción drástica en la presencia de éstas entre abril y julio. Los máximos de presencia de flores maduras ocurrieron durante marzo-abril y agosto-septiembre en los dos años. Hubo menor presencia de frutos inmaduros durante el segundo año y esta diferencia se acentuó en el caso de los frutos maduros. Mientras que en el primer año se registraron frutos maduros durante un total de seis meses, la presencia de frutos maduros durante el segundo año fue prácticamente nula. *Cereus repandus* posee un patrón reproductivo estacional de tipo unimodal en todas las localidades muestreadas. Para las dos localidades del estado Falcón los patrones fenológicos observados fueron muy similares para todas las fenofases, con inicio de la floración entre marzo y abril y máximo principal entre agosto y octubre. De nuevo, la actividad reproductiva en la localidad de Guacuira fue superior a los Médanos de Coro. En Padre Diego el patrón reproductivo fue marcadamente estacional a lo largo de los dos años, con la actividad reproductiva circunscrita entre marzo y octubre, pero se apreciaron diferencias marcadas tanto en la duración de las fenofases como en los porcentajes de presencia de cada una de éstas. El período reproductivo fue relativamente amplio durante el primer año (yemas florales 7 meses, flores maduras 6 meses, frutos inmaduros 7 meses y medio, frutos maduros 4 meses), en cambio, durante el segundo año la actividad reproductiva se restringió a menos de la mitad del tiempo para todas las fenofases (yemas florales 3 meses, flores maduras 2 meses y medio, frutos inmaduros 4 meses y medio, frutos maduros menos de 1 mes). Los últimos tres meses de 2002 en Padre Diego fueron comparativamente más secos que en 2001.

Los estimados de intensidad de fenofases permiten ubicar los períodos del año cuando cada fase reproductiva es más importante o intensa (Fig. 4, 5). *S. griseus* en la Península de Paraguaná presentó patrones de intensidad de fenofases notablemente similares para las dos localidades examinadas. Sin embargo, en



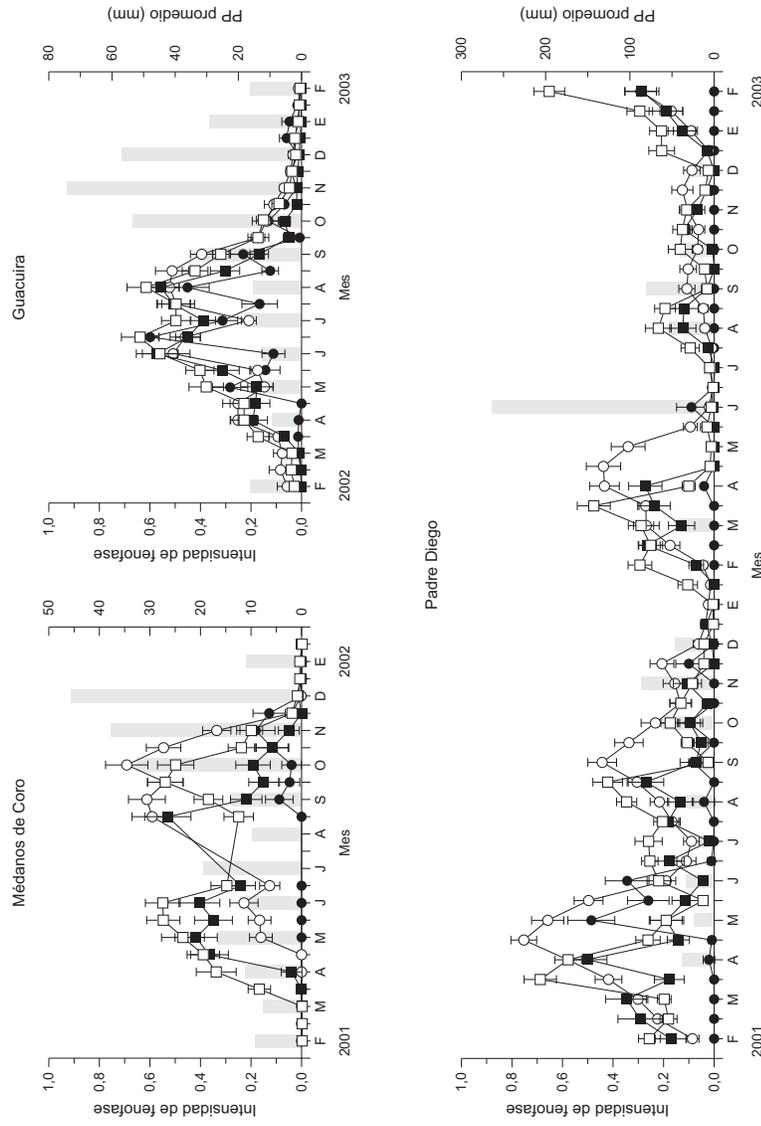
**Fig. 2.** Fenogramas de los porcentajes de individuos en floración y fructificación en el cardón dato (*Stenocereus griseus*) en dos localidades de la Península de Paraguaná, estado Falcón, y una localidad de las zonas áridas del estado Lara. Fenofases: yemas florales (□), flores (●), frutos inmaduros (○), frutos (●). La precipitación promedio del mes de junio de 2002 es un valor acumulado de abril, mayo y junio.



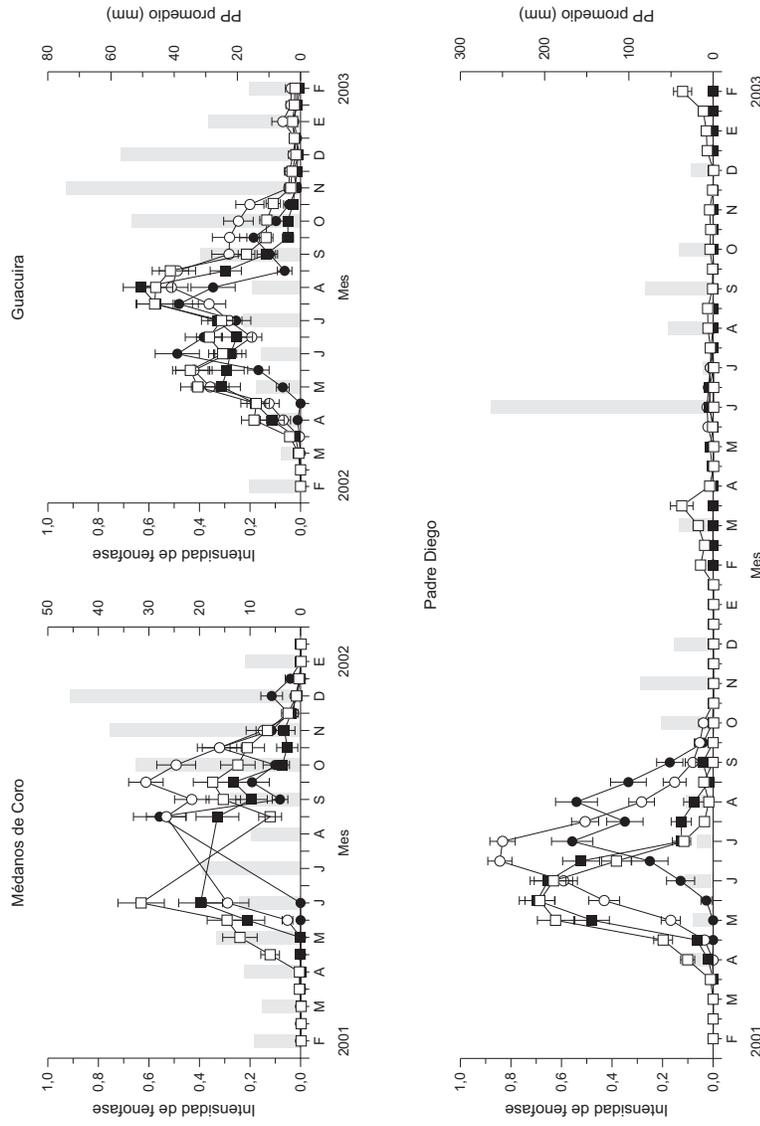
**Fig. 3.** Fenogramas de los porcentajes de individuos en floración y fructificación del cardón lefaria (*Cereus repandus*) en dos localidades de la Península de Paraguaná, estado Falcón, y una localidad de las zonas áridas del estado Lara. Fenofases: yemas florales (□), flores (○), frutos inmaduros (○), frutos (●). La precipitación promedio del mes de junio de 2002 es un valor acumulado de abril, mayo y junio.

Médanos de Coro se apreció una reducción en la producción de yemas florales entre julio y septiembre que no ocurrió en Guacuire. La diferencia más importante entre las localidades falconianas se observa en la intensidad de producción de fruta madura. Para Médanos de Coro la intensidad de esta fenofase fue muy baja casi todo el año ( $IFru < 0,2$ ). En cambio, en Guacuire la producción de fruta fue mucho más extendida, con intensidades de producción mucho más altas ( $IFru = 0,2-0,6$ ). En la localidad larense, los patrones generales de intensidad de producción de yemas florales, flores y frutos inmaduros se repitieron durante los dos años de estudio, pero en el segundo año la intensidad de todas las fenofases fue menor en los mismos individuos censados el primer año. Los máximos de intensidad de producción de yemas florales y flores maduras ocurrieron entre marzo y abril y entre agosto y septiembre de los dos años. Los máximos de intensidad de producción de frutos inmaduros ocurrieron entre abril y mayo y entre septiembre y noviembre de los dos años. Se observaron diferencias marcadas en la intensidad de producción de frutos maduros entre los dos años. Los máximos de intensidad de producción de fruta se dieron entre mayo y junio, siendo hasta cinco veces más altos durante el primer año ( $IFru = 0,3-0,5$ ) que durante el segundo ( $IFru < 0,1$ ). En el caso de *C. repandus*, los patrones de intensidad de las fenofases reproductivas fueron semejantes en tiempo y magnitud para las dos localidades falconianas. La mayor intensidad de producción de frutos inmaduros se ubicó entre agosto y octubre en ambas localidades. La disponibilidad de frutos maduros ocurrió más temprano (desde junio) para la población de Guacuire que para la población de Médanos de Coro (desde agosto), pero las intensidades fueron muy similares en ambas localidades. En Padre Diego se evidenció claramente el contraste de niveles de producción de flores y frutos que puede ocurrir entre dos estaciones reproductivas para un mismo grupo de individuos. El primer año, los patrones de intensidad de las diferentes fenofases se asemejaron a los observados para las localidades falconianas, con los valores de intensidad promedio más altos observados en *C. repandus* para todas las fenofases. La producción de frutos inmaduros alcanzó su máximo de intensidad entre junio y agosto ( $IFru = 0,9$ ). Esta situación contrasta drásticamente con lo observado para el siguiente año, durante el que la actividad reproductiva tuvo una intensidad mínima en todas las fenofases.

La fenofase 'yema floral' presentó alto grado de solapamiento entre especies de cardón en las localidades falconianas ( $ISF = 0,95-0,97$ ) durante los dos años de observaciones. Por el contrario, para la localidad larense el  $ISF$  de yemas florales fue elevado solo durante el primer año de estudio ( $ISF = 0,76$ ); durante el segundo año el  $ISF$  entre especies fue muy bajo ( $ISF = 0,19$ ). El caso de las fenofases 'flores maduras' y 'frutos inmaduros' fue muy parecido al anterior en las localidades falconianas durante los dos años, con valores de  $ISF$  entre 0,82 y 0,97. Por el contrario, en la localidad larense el grado de solapamiento en producción de flores y frutos inmaduros fue entre intermedio y alto para el primer año ( $ISF = 0,58-0,75$ ), pero muy bajo para el segundo año ( $ISF = 0,11-0,30$ ). Para la fenofase 'frutos maduros' los niveles de solapamiento entre especies dentro de



**Fig. 4.** Fenogramas de las intensidades de floración y fructificación en el cardón dato (*Stenocereus griseus*) en dos localidades de la Península de Paraguaná, estado Falcón, y una localidad de las zonas áridas del estado Lara. Fenofases: yemas florales (□), flores (■), frutos inmaduros (○), frutos (●).



**Fig. 5.** Fenogramas de las intensidades de floración y fructificación en el cardón lefaria (*Cereus repandus*) en dos localidades de la Península de Paraguaná, estado Falcón, y una localidad de las zonas áridas del estado Lara. Fenofases: yemas florales (◻), flores (○), frutos inmaduros (○), frutos (●). La precipitación promedio del mes de junio de 2002 es un valor acumulado de abril, mayo y junio.

cada localidad fueron entre intermedios y altos durante los dos años de estudio ( $ISF = 0,41-0,88$ ).

### Producción de flores, frutos y semillas

La producción de yemas florales por individuo por año fue más estable espacial y temporalmente en *S. griseus* que en *C. repandus* (Tabla 1). En *S. griseus* la producción promedio anual varió entre 38,2 ( $\pm 5,3$  error estándar) y 125,72 ( $\pm 14,13$ ) yemas por individuo, según la localidad y el año. Un individuo reproductivo puede producir hasta 313 yemas florales al año. No se detectaron diferencias significativas en la producción total de yemas florales por individuo y por rama entre años en la localidad larense (Nivel individuo:  $t = 0,56$ ,  $p = 0,58$ , g.l. = 48, prueba de dos-colas; Nivel rama:  $t = 0,69$ ,  $p = 0,49$ , g.l. = 48), pero las diferencias fueron significativas entre las localidades falconianas (Nivel individuo:  $t = 5,81$ ,  $p < 0,0001$ , g.l. = 48, prueba de dos-colas; Nivel rama:  $t = 8,10$ ,  $p < 0,0001$ , g.l. = 48). Para *C. repandus* la producción promedio anual de yemas florales por individuo varió entre 12,4 ( $\pm 3,0$ ) y 457,8 ( $\pm 55,0$ ). Un individuo de esta especie puede producir un máximo de 1.149 yemas florales durante un período reproductivo. La producción total de yemas florales por individuo y por rama varió marcadamente entre años para la localidad larense (Nivel individuo:  $t = 8,1$ ,  $p < 0,0001$ , g.l. = 48, prueba de dos-colas; Nivel rama:  $t = 6,51$ ,  $p < 0,0001$ , g.l. = 48). Para las localidades falconianas, las diferencias interanuales en producción total de yemas florales ocurrieron solo a nivel de individuo ( $t = 4,02$ ,  $p < 0,001$ , g.l. = 48, prueba de dos-colas). En promedio, un cardón lefaria produce durante un ciclo reproductivo 3,6 veces más yemas florales que un cardón dato. Las correlaciones examinadas (coeficiente de correlación de Pearson) entre el número de ramas reproductivas y el número de yemas florales para cada especie en cada localidad resultaron no significativas en tres ( $r(\text{cardón dato} - \text{Médanos de Coro}) = 0,19$ ,  $N = 25$ ,  $p = 0,36$ ;  $r(\text{cardón lefaria} - \text{Médanos de Coro}) = 0,10$ ,  $N = 25$ ,  $p = 0,63$ ;  $r(\text{cardón lefaria} - \text{Padre Diego}) = 0,39$ ,  $N = 25$ ,  $p = 0,06$ ); ( $r(\text{cardón dato} - \text{Guacuira}) = 0,65$ ,  $N = 25$ ,  $p < 0,001$ ;  $r(\text{cardón dato} - \text{Padre Diego}) = 0,68$ ,  $N = 25$ ,  $p < 0,001$ ;  $r(\text{cardón lefaria} - \text{Guacuira}) = 0,82$ ,  $N = 25$ ,  $p < 0,0001$ ) de los seis casos analizados.

**Tabla 1.** Estimado del número total y promedio (1 error estándar) de yemas florales producidas por individuo y por rama reproductiva en *Stenocereus griseus* (SG) y *Cereus repandus* (CR) durante el período reproductivo de cada especie.

Especie	Localidad	N	Promedio por individuo (1 EE)	Intervalo (mín-máx)	Promedio por rama	Intervalo (mín-máx)	Período reproductivo (meses)
SG	PD (1er año)	25	80,0 (11,7)	(12-246)	4,9 (0,5)	(0,5-12,4)	11
SG	PD (2do. año)	25	71,3 (10,3)	(7-200)	4,3 (0,6)	(0,77-11,7)	11

**Tabla 1.** Continuación...

Especie	Localidad	N	Promedio por individuo (1 EE)	Intervalo (mín-máx)	Promedio por rama	Intervalo (mín-máx)	Período reproductivo (meses)
SG	MED (1er año)	25	38,2 (5,3)	(0-103)	1,7 (0,2)	(0,0-4,5)	6,5
SG	GUA (2do. año)	25	125,7 (14,1)	(49-313)	5,9 (0,5)	(3,0-8,3)	12
CR	PD (1er. año)	25	457,8 (55,0)	(16-1149)	13,6 (2,0)	(0,5-40,5)	6
CR	PD (2do. año)	25	12,4 (3,0)	(0-56)	0,4 (0,1)	(0,0-3,1)	3,5
CR	MED (1er. año)	25	111,5 (27,4)	(0-485)	5,5 (1,4)	(0,0-23,2)	5,5
CR	GUA (2do. año)	25	156 (40,9)	(11-1002)	5,2 (0,7)	(0,9-17,3)	9

N = número de individuos observados; PD (Padre Diego, estado Lara), MED (Médanos de Coro, estado Falcón), GUA (Guacuirea, estado Falcón)

El peso promedio de una flor de *S. griseus* es de 14,2 ( $\pm 0,7$ ) g y el de *C. repandus* 19,2 ( $\pm 0,42$ ) g. El contenido de agua en estas flores fue de 91,0% y 92,1%, respectivamente. En función del número promedio de yemas florales producidas por individuo en un ciclo reproductivo, un cardón de *S. griseus* puede producir un promedio de 1,8 kg de flores/año y un cardón de *C. repandus* 8,8 kg de flores/año, lo que equivale a 0,16 kg y 0,70 kg de biomasa floral seca, respectivamente.

Para el análisis de producción de frutos maduros, no se pudieron realizar conteos de fruta durante dos meses críticos (junio y julio) para el proceso de fructificación en la localidad falconiana Médanos de Coro, durante el primer año de estudio. Los esfuerzos diferenciales de muestreo llevados a cabo entre ésta y las otras localidades impidieron establecer comparaciones entre las mismas para el primer año de estudio. La producción promedio anual de fruta por individuo fue más estable en *S. griseus* que en *C. repandus* (Tabla 2). En *S. griseus* este parámetro varió entre 2,4 ( $\pm 1,4$ ) y 29,0 ( $\pm 7,0$ ) frutos maduros por individuo, según la localidad y el año. La producción promedio por rama fue relativamente baja en todos los casos, variando entre 0,1 y 1,28 frutos/rama por período reproductivo. Las poblaciones más productivas fueron la de Padre Diego en Lara durante el primer año y Guacuirea en Falcón durante el segundo año de monitoreo. Un cardón dato puede llegar a producir un máximo de 167 frutos maduros anualmente. Por otra parte, algunos individuos pueden no producir fruta madura durante una temporada reproductiva completa. En *C. repandus*, la producción promedio anual de fruta madura por individuo varió entre 0,8 ( $\pm 0,4$ ) y 199,4 ( $\pm 25,5$ ) frutos, según la localidad y el año. Un cardón lefaria puede llegar a producir un máximo de 482 frutos maduros durante una estación reproductiva. Sin embargo, algunos indivi-

duos pueden bajar la producción a 0, como fue el caso de la localidad Padre Diego durante el segundo año de observaciones. Como en el caso anterior, las poblaciones más productivas fueron Guacaira durante el segundo año de observaciones y Padre Diego durante el primer año. En función de los valores máximos de producción de fruta, *C. repandus* puede producir hasta tres veces más frutos maduros que *S. griseus* en una temporada reproductiva. Pero si se consideran los valores promedio por individuo, la diferencia de producción puede ser de hasta siete veces más. El peso fresco promedio de los frutos de *S. griseus* fue de 42,9 ( $\pm 0,7$ ) g y 49,1 ( $\pm 1,7$ ) g en *C. repandus*. Para *S. griseus* el año de mayor abundancia de fruta en Padre Diego se produjeron en promedio 0,94 ( $\pm 0,04$ ; min-max: 0,04-4,71) kg de fruta fresca por individuo, mientras que para *C. repandus* se produjeron en promedio 9,79 ( $\pm 1,25$ ; min-max: 0,59-23,67) kg. El contenido de agua en los frutos fue de 78,3% para *S. griseus* y 89,2% para *C. repandus*, según lo cual la producción promedio de fruta en peso seco fue de 0,20 kg y 1,1 kg por individuo, respectivamente. En cuanto al aporte de biomasa fresca de pulpa (semillas incluidas) en los frutos de estas cactáceas, se encontraron diferencias significativas en los aportes de biomasa fresca de pulpa por fruto entre especies ( $t = 28,5$ ,  $p < 0,00001$ , g.l. = 531, prueba de dos colas). Los frutos de *S. griseus* duplican en peso de pulpa ( $0,028 \pm 0,001$  kg) a los frutos de *C. repandus* ( $0,014 \pm 0,0001$  kg). Aproximadamente, 66% de la biomasa fresca de los frutos de *C. repandus* es aportada por una gruesa cáscara, siendo el aporte de pulpa de esta especie de aproximadamente 34%. En cambio, la pulpa en los frutos de *S. griseus* representa en promedio 66% de la biomasa fresca total, y la cáscara representa menos de 34%.

**Tabla 2.** Estimado del número total de frutos maduros producidos por individuo y por rama en *Stenocereus griseus* (SG) y *Cereus repandus* (CR) durante el período reproductivo de cada especie.

Especie	Localidad	N	Promedio por individuo (1 EE)	Intervalo (mín-máx)	Promedio por rama	Intervalo (mín-máx)	Período reproductivo (meses)
SG	PD (1er. año)	25	22,0 (0,9)	(1-110)	1,3 (0,2)	(0,2-3,4)	11
SG	PD (2do. año)	25	2,4 (1,4)	(0-32)	0,1 (0)	(0-0,7)	11
SG	MED* (1er. año)	25	4,4 (1,0)	(1-14)	0,2 (0,1)	(0,03-0,5)	6,5
SG	GUA (2do. año)	25	29,0 (7,0)	(3-167)	1,5 (0,4)	(0,11-9,8)	12
CR	PD (1er. año)	25	199,4 (25,5)	(12-482)	5,9 (1,0)	(0,8-19,8)	6
CR	PD (2do. año)	25	0,8 (0,4)	(0-10)	0,02 (0,01)	(0-0,3)	3,5
CR	MED* (1er. año)	25	26,1 (5,4)	(1-89)	1,5 (0,3)	(0,1-4,3)	5,5

**Tabla 2.** Continuación...

Especie	Localidad	N	Promedio por individuo (1 EE)	Intervalo (mín-máx)	Promedio por rama	Intervalo (mín-máx)	Período reproductivo (meses)
CR	GUA (2do. año)	25	65,2 (18,6)	(0-302)	1,9 (0,4)	(0-7,2)	9

N = número de individuos monitoreados; PD (Padre Diego, estado Lara), MED (Médanos de Coro, estado Falcón), GUA (Guacuire, estado Falcón)

\*Falta información de dos meses reproductivos

De acuerdo a la densidad de cardones de las dos especies en las localidades de estudio, se puede estimar el aporte de frutos y biomasa de pulpa por hectárea. En el caso de Padre Diego, la densidad de *S. griseus* es de aproximadamente 220 ind/ha (Nassar 1999), lo que implica que en un año de buena productividad esta especie puede aportar en promedio 128 kg de pulpa/ha (min-max: 8,4-732,6 kg/ha). En Guacuire, esta misma especie tiene una densidad de 637,5 ind/ha (Nassar 1999) y un aporte promedio de 509,4 kg de pulpa por hectárea (min-max: 52,9-2 928,0 kg/ha) durante un año de buena producción. Para *C. repandus* la densidad poblacional en Padre Diego es de 215 ind/ha, lo que se traduce en un promedio de 514,5 kg de pulpa/ha (min-max: 45,4-1 484,4 kg/ha), el mayor valor de producción de fruta por unidad de área encontrado en este estudio.

En promedio, un fruto maduro de *S. griseus* contiene 1 525,0 ( $\pm 62,2$ ) semillas. Combinando esta información con los estimados de producción de frutos maduros por individuo y por hectárea, este cardón en la población de Guacuire puede producir en promedio 44 225 ( $\pm 10.675$ ) semillas por individuo y más de 28 000 000 semillas/ha durante un ciclo reproductivo. Por su parte, un fruto maduro de *C. repandus* contiene un promedio de 1 618,6 ( $\pm 57,9$ ) semillas por fruto, y un cardón de esta especie en la población Padre Diego puede producir en promedio 322 749 ( $\pm 41 277$ ) semillas por individuo y más de 69 000 000 semillas/ha durante un ciclo reproductivo.

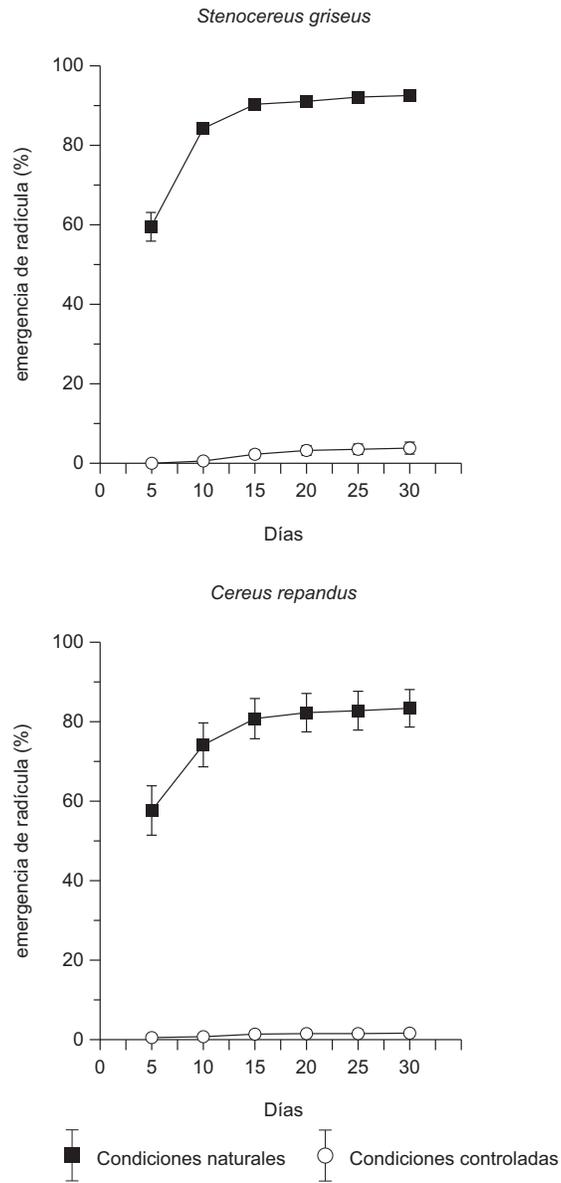
La relación frutos maduros:yemas florales en cada población y especie se puede interpretar como un índice general de la efectividad reproductiva natural de las poblaciones estudiadas. Para *S. griseus*, los valores de esta relación fueron notablemente diferentes dependiendo de la localidad considerada y el año: 0,07 en Médanos de Coro el primer año, 0,23 en Guacuire el segundo año, 0,28 en Padre Diego el primer año y 0,03 en la misma localidad el segundo año. Algo similar ocurrió con *C. repandus*: 0,19 en Médanos de Coro el primer año, 0,42 en Guacuire el segundo año, 0,44 en Padre Diego el primer año y 0,06 en la misma localidad el segundo año. En su conjunto, los valores obtenidos indican una marcada diferencia en efectividad reproductiva para una misma especie entre localidades distintas, entre especies dentro de una misma localidad y entre años de observación para poblaciones de una misma especie y localidad.

### Germinación y supervivencia de plántulas

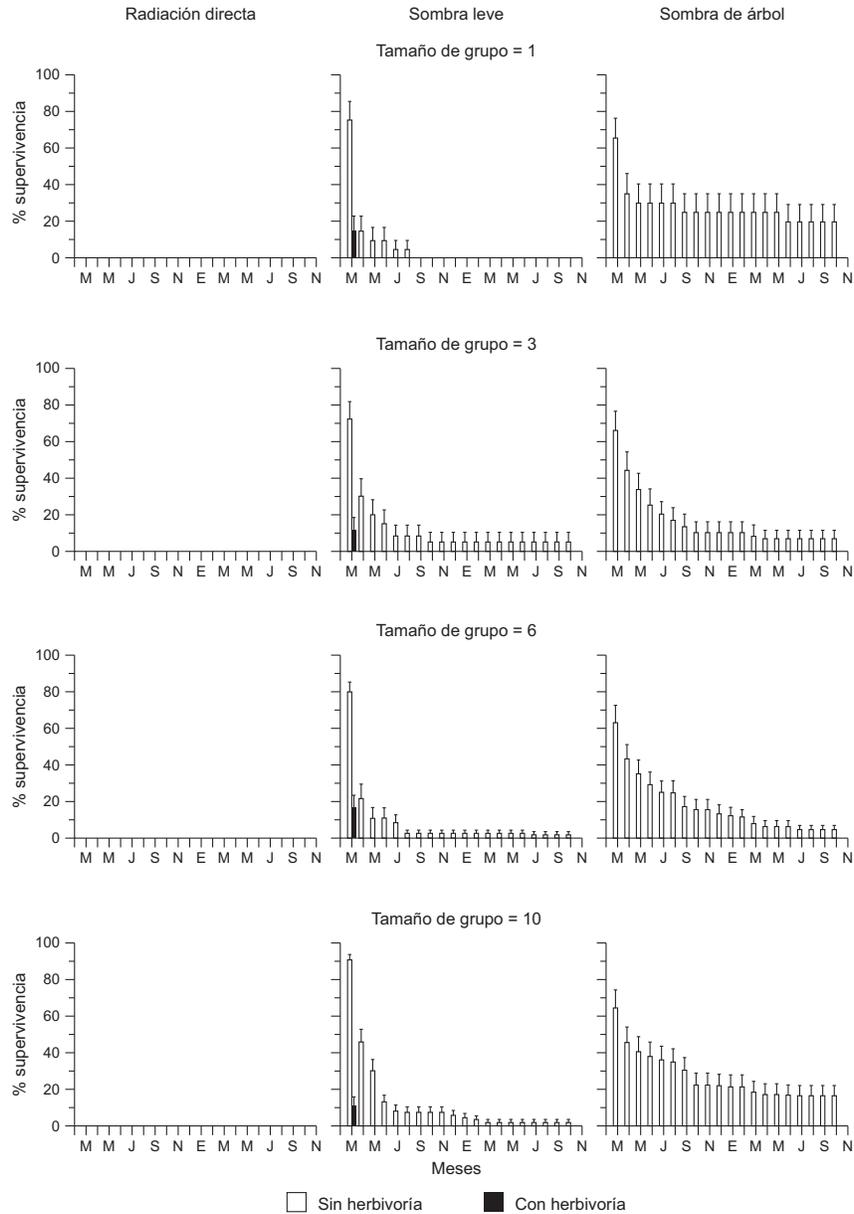
En condiciones controladas de laboratorio, entre 50 y 60% de las semillas de ambas especies presentaron emergencia de la radícula a los cinco días de iniciado el experimento (Fig. 6). Transcurridos 15 días, la mayoría de las placas habían alcanzado 90% de emergencia para *S. griseus* y 80% para *C. repandus*. A partir de ese tiempo y hasta el final del experimento, el incremento en porcentaje de germinación fue mínimo. En condiciones naturales, no se registró emergencia de radícula en ninguna de los parches de semillas bajo el tratamiento de sol directo o bajo vegetación de bajo porte para las dos especies de cardón. En ocho de 20 parches de semillas de *S. griseus* bajo sombra de árbol, las semillas desaparecieron en grietas que se formaron en la tierra donde fueron colocadas. Tan sólo en siete de los parches bajo sombra de árboles se registraron porcentajes de emergencia de 2 a 10% para las semillas de este cardón a los 15 días de iniciado el experimento. En el caso de *C. repandus*, se observó emergencia de radícula en ocho de los parches bajo la sombra de árboles y se registraron porcentajes de emergencia de 1 a 16% a los quince días de iniciado el experimento. En conjunto, los valores promedio de germinación en condiciones naturales fueron muy bajos (< 2%) para las dos especies, independientemente del intervalo de días observado.

La supervivencia de las plántulas de *S. griseus* no se vio afectada por el tamaño de grupo del parche en las que se encontraban ( $F = 0,98$ , g.l. = 27,  $p = 0,499$ ), por el contrario, en el caso de *C. repandus*, el agrupamiento de plántulas tuvo un efecto neto significativo sobre la supervivencia de éstas ( $F = 4,76$ , g.l. = 18,  $p < 0,0001$ ), ya que la supervivencia neta fue mayor en los tamaños de grupo más pequeños que en el de mayor tamaño (Fig. 7, 8).

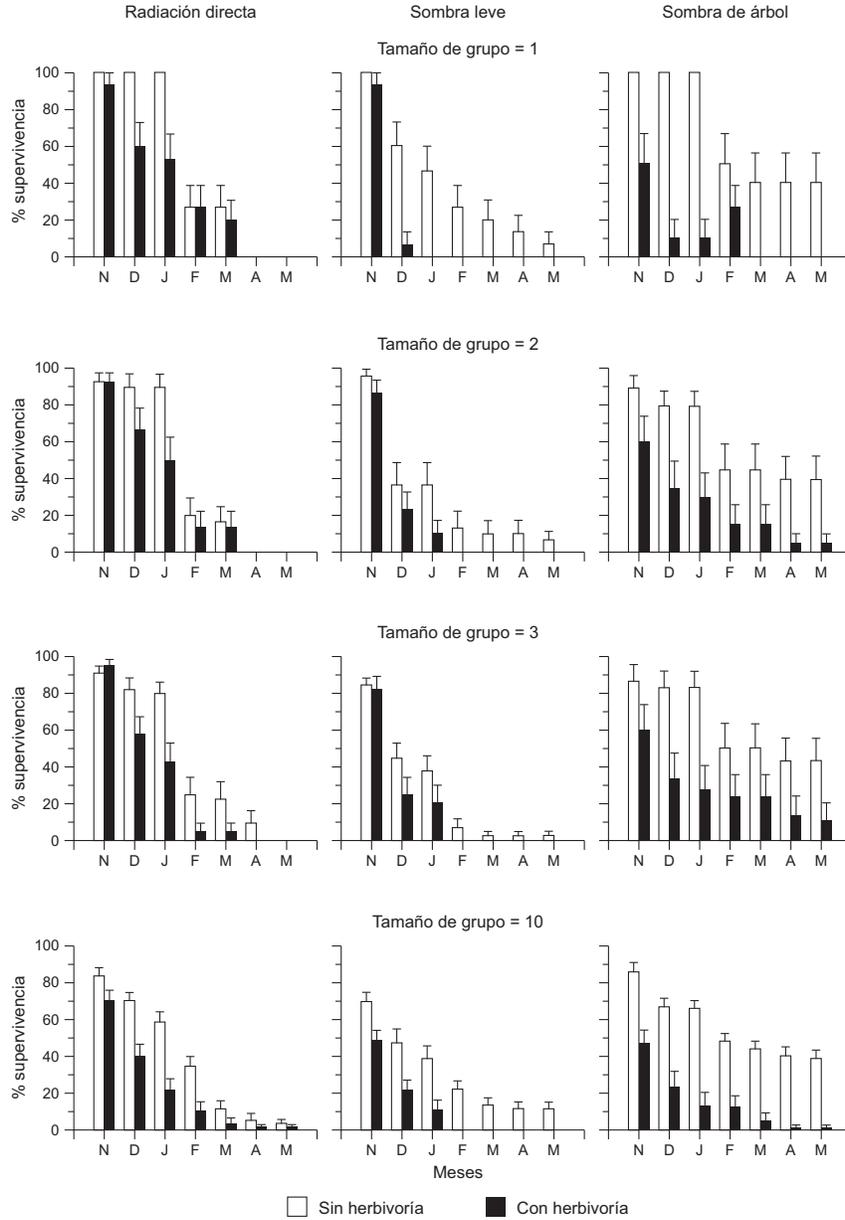
El tipo de vegetación y la herbivoría tuvieron efectos netos significativos sobre la supervivencia de las plántulas de *S. griseus* ( $F(\text{herbivoría}) = 16,83$ , g.l. = 18,  $p < 0,0001$ ;  $F(\text{tipo de vegetación}) = 36,48$ , g.l. = 9,  $p < 0,0001$ ) y *C. repandus* ( $F(\text{herbivoría}) = 27,4$ , g.l. = 6,  $p < 0,0001$ ;  $F(\text{tipo de vegetación}) = 16,0$ , g.l. = 12,  $p < 0,0001$ ). Independientemente del tamaño del grupo de plántulas y de la protección contra herbívoros, ninguna plántula de *S. griseus* sobrevivió a la exposición directa de la luz solar. Para el caso de plántulas de este cactus a la sombra de vegetación de bajo porte y bajo árboles de leguminosas, se observó supervivencia de algunas plántulas, pero esta supervivencia siempre estuvo asociada a celdas protegidas de la herbivoría. En plántulas a la sombra de arbustos de bajo porte, la supervivencia bajó drásticamente de cerca de 80-90% a menos de 20% durante los primeros cuatro meses de iniciado el experimento. Para el caso de celdas con tamaño de grupo igual a 1, no sobrevivió ninguna plántula pasado el sexto mes de observaciones. Para los otros tres tamaños de grupo, el porcentaje de plántulas sobrevivientes se mantuvo estable por el resto de los meses observados. No se detectó un efecto del tamaño de grupo sobre la supervivencia para este nivel de cobertura vegetal. Finalmente, para el caso de las plántulas bajo sombra de árboles, se observó una supervivencia comparativamente mayor a la encontrada para vegetación de bajo porte. Las plántulas sobrevivieron independientemente del



**Fig. 6.** Porcentaje de emergencia de radícula en semillas de cardón dato (*Stenocereus griseus*) y cardón lefaria (*Cereus repandus*) en condiciones controladas de laboratorio y en condiciones naturales en el campo.



**Fig. 7.** Porcentajes de supervivencia de plántulas de cardón dato (*Stenocereus griseus*) bajo cuatro tratamientos de agrupamiento de plántulas, tres tratamientos de cobertura vegetal y presencia/ausencia de herbivoría en condiciones seminaturales en la localidad de Padre Diego, estado Lara.



**Fig. 8.** Porcentajes de supervivencia de plántulas de cardón lefaria (*Cereus repandus*) bajo cuatro tratamientos de agrupamiento de plántulas, tres tratamientos de cobertura vegetal y presencia/ausencia de herbivoría en condiciones seminaturales en la localidad de Padre Diego, estado Lara.

tamaño de grupo, incluso observándose mayor supervivencia relativa en el caso de tamaños de grupo extremos ( $N = 1$  y  $N = 10$ ) que en el caso de tamaños intermedios. Las curvas de supervivencia se estabilizaron entre el tercer y sexto mes de experimentación. La única interacción significativa detectada fue entre tipo de vegetación y herbivoría ( $F(\text{tipo de vegetación} \times \text{herbivoría}) = 10,76$ , g.l. = 18,  $p < 0,0001$ ). Como se indicó antes, la combinación de protección contra herbívoros y la sombra afectan positivamente la supervivencia de las plántulas. En las parcelas control, donde las plántulas fueron regadas diariamente, la mortalidad fue de 100% al mes del inicio del experimento en el caso de las plántulas expuestas directamente al sol. Bajo sombra leve, sobrevivió menos de 10% de las plántulas agrupadas en parches de  $N = 10$  y bajo sombra de árboles sobrevivió entre 5 y 15% de las plántulas en todas las categorías de tamaño de grupo.

Las tasas de supervivencia en *C. repandus* fueron comparativamente más altas en todos los experimentos. Para las plántulas expuestas directamente al sol se registró supervivencia en todos los tamaños de grupo hasta el sexto mes de observación, cuando la mortalidad alcanzó el 100% de las plántulas para todos los niveles de agrupamiento, excepto el tamaño de grupo  $N = 10$ , para el cual se registró supervivencia entre 2 y 3% durante el séptimo y último mes de observaciones.

En el caso de plántulas a la sombra, tanto a la sombra de vegetación de bajo porte como bajo árboles de leguminosas, se observó supervivencia de plántulas hasta el séptimo mes de observaciones (5-40%). Para todos los tamaños de grupo la supervivencia siempre fue mayor para las plántulas protegidas de la herbivoría. En el caso de plántulas bajo sombra de vegetación de bajo porte, la supervivencia de plántulas desprovistas de protección contra la herbivoría fue nula. Para las protegidas, la supervivencia al séptimo mes fue menor al 10% para todos los tamaños de grupo. Los mayores niveles de supervivencia se encontraron asociados al tratamiento de sombra bajo árboles de leguminosas. De nuevo, las plántulas protegidas contra herbivoría sobrevivieron mejor que las expuestas a los herbívoros. Se detectaron dos interacciones significativas entre los factores estudiados; la primera entre tamaño de grupo y tipo de vegetación ( $F = 1,86$ , g.l. = 36,  $p = 0,002$ ) y la segunda entre tipo de vegetación y herbivoría ( $F = 5,12$ , g.l. = 12,  $p < 0,0001$ ).

## DISCUSIÓN

*Stenocereus griseus* y *Cereus repandus* poseen patrones reproductivos temporalmente amplios y niveles de fecundidad considerablemente elevados, que les confieren grandes ventajas para su regeneración natural, propagación y establecimiento en los ecosistemas áridos y semiáridos de Venezuela. Estas propiedades garantizan, por una parte, la disponibilidad de recursos para muchas especies animales asociadas a este tipo de ecosistemas, y por otra, la oportunidad para desarrollar planes de aprovechamiento económico a pequeña escala de las frutas producidas por estas especies.

Las dos especies de cardón pueden mantener actividad reproductiva duran-

te la mayor parte del año en las localidades examinadas. A pesar de esto, los patrones fenológicos de ambas muestran notables diferencias entre sí. El proceso reproductivo en *S. griseus* parece ser mucho más independiente del régimen de precipitaciones anuales que en *C. repandus*. El primero presenta todas las fenofases reproductivas activas durante casi todo el año; en cambio, el segundo tiene un patrón reproductivo unimodal, que se hace más restringido o más amplio en el tiempo según el año de seguimiento y la localidad. Los patrones fenológicos descritos en este estudio se asemejan a los encontrados para las poblaciones insulares estudiadas por Petit (1995) en la isla de Curaçao y Silvius (1995) en la isla de Margarita. Los patrones coinciden sobre todo en los intervalos de tiempo en las que las fenofases de las especies alcanzan sus máximos valores de presencia e intensidad.

Por el contrario, las poblaciones de *S. griseus* y *C. repandus* examinadas por Sosa (1991) en el bolsón árido andino de Lagunillas, estado Mérida, presentan patrones reproductivos contrastantes con respecto a los registrados en este estudio, con la máxima producción de flores y frutos ocurriendo en los intervalos diciembre-marzo y junio-octubre para *S. griseus* y en el intervalo febrero-agosto para *C. repandus*. Es posible que las diferencias observadas sean, al menos parcialmente, reflejo de las diferencias en precipitaciones que ocurren entre esta localidad y las poblaciones de Lara y la franja costera. En Lagunillas el primer período de lluvias en el año se ubica normalmente entre marzo y junio (Sosa 1991), mientras que en las planicies áridas de Lara a partir de finales de mayo hasta agosto, situación que no ocurre con frecuencia en la Península de Paraguaná. Finalmente, la fenología reproductiva reportada por Ruiz *et al.* (2000) para una población de *S. griseus* en el desierto de La Tatacoa, Colombia, también difirió parcialmente de los patrones encontrados en Venezuela, aunque uno de los máximos de producción de flores (marzo-abril) coincidió con el patrón de floración encontrado en Padre Diego y Médanos de Coro. En lo que sí coinciden las observaciones reproductivas realizadas en todas las localidades examinadas hasta ahora para estas especies, es en que los máximos de floración de *S. griseus* siempre ocurren durante períodos de sequía, mientras que buena parte de la floración en *C. repandus* se desarrolla durante la época de lluvias. Algo similar sucede con muchas cactáceas en México y el suroeste de los Estados Unidos de Norteamérica, que florecen en los meses más secos del año (Pimienta-Barrios & Del Castillo 2002).

Las variaciones interanuales en el proceso reproductivo de los dos cardones fueron notablemente acentuadas en la localidad de Padre Diego, a pesar de que las localidades de estudio dentro de la Península de Paraguaná cambiaron entre el primer y segundo año de observaciones. En Padre Diego se observó una marcada reducción del período reproductivo de *S. griseus* y *C. repandus*, tanto en duración como en magnitud, en el segundo año, aun cuando durante ese año la precipitación anual acumulada en Padre Diego fue mayor que durante el primer año. Durante buena parte del 2002, la precipitación mensual fue mayor que en el 2001, exceptuando los últimos tres meses. Estos resultados sugieren que la actividad reproductiva de los cardones estudiados no responde, al menos de forma directa, al

patrón de precipitaciones del año en curso. Ruiz *et al.* (2000) no detectaron una correlación significativa entre la fenología reproductiva de cuatro cactáceas columnares en el desierto de la Tatacoa y el patrón de precipitaciones en dicha localidad. Posibles fuentes de influencia que pudieran estar afectando la dinámica reproductiva de las especies de estudio incluyen el patrón de precipitaciones pasadas y eventos climáticos regionales. El hecho de que durante el 2001 las precipitaciones en la localidad de Padre Diego fueron considerablemente menores a las del 2002 pudo haber afectado el potencial reproductivo de las especies el año siguiente. Por otra parte, durante el año 2002 Venezuela estuvo bajo la influencia del fenómeno del Niño (Pierre & Tirado 2007). Si estos factores ejercen algún efecto sobre la actividad reproductiva de *S. griseus* y *C. repandus*, es importante enfatizar que *C. repandus* es mucho más susceptible a los mismos. Para *C. repandus*, la intensidad de las fenofases durante el año 2002 se redujo hasta nueve veces con respecto al 2001. No se lograron coleccionar frutos maduros ese año y los pocos frutos inmaduros producidos fueron consumidos por las aves residentes en la zona, impidiendo así que llegaran a la madurez. Este comportamiento alimentario fue reportado por Silvius (1995) para aves consumidoras de frutos de *S. griseus* en la isla de Margarita, y de acuerdo al presente estudio pareciera acentuarse cuando no hay muchos recursos alimentarios disponibles y el agua es escasa.

Sosa (1991) postuló que los desfases reproductivos entre los dos cardones en la localidad andina podrían ser interpretados como una estrategia que permite disminuir la competencia interespecífica por los servicios de polinización y dispersión de semillas, los cuales son atribuidos a murciélagos nectarívoros en el caso de la polinización (Nassar, Ramírez & Linares 1997), y a murciélagos y aves en el caso de la dispersión de semillas (Soriano & Ruiz 2002). Ruiz *et al.* (2000) encontraron un grado relativamente bajo de solapamiento reproductivo entre cuatro cactáceas columnares simpátricas (*S. griseus*, *C. hexagonus*, *Pilosocereus* sp. y *Monvillea* cf. *smithiana*) en el desierto de la Tatacoa. Fleming (2002) también reportó un desfase reproductivo en el desierto de Sonora, México, entre *Stenocereus thurberi* y otros dos cactus columnares quiropterófilos (*Carnegiea gigantea* y *Pachycereus pringlei*) que sí se solapan reproductivamente entre sí. Contrario a estos desfases reproductivos, las poblaciones de cardón dato y cardón lefaria del complejo Lara-Falcón y en las localidades insulares estudiadas presentan solapamiento fenológico marcado, sugiriendo que tal estrategia de evasión de competencia por polinizadores y dispersores es probable que no exista realmente, o que de ser posible se vea propiciada sólo en circunstancias ambientales particulares. Sin embargo, es importante señalar que el riesgo de bloqueo de los estigmas por deposición interespecífica de polen es alto para *S. griseus* y *C. repandus*, ya que las mismas especies de murciélagos polinizan ambos cardones (Nassar, Ramírez & Linares 1997). Puede incluso llegar a ocurrir hibridización entre ambas especies, como lo demuestra el hecho de que en la población de Padre Diego se han observado individuos de *C. repandus* con frutos que presentan características morfológicas compartidas entre esta especie y *S. griseus* (J.M. Nassar, datos no publicados).

*S. griseus* y *C. repandus* presentan una productividad anual de flores por individuo relativamente baja cuando se compara a la producción floral en cactáceas columnares subtropicales mexicanas (*S. queretaroensis*: 193-322, *Carnegiea gigantea*: 394, *Pachycereus pringlei*: 872 *Lophocereus scottii*: 3399; Fleming 2002; Ibarra-Cerdeña, Iñiguez-Dávalos & Sánchez-Cordero 2005). Los valores de producción promedio anual reportados por Petit (1995) para *S. griseus* (111,3) y *C. repandus* (122,5) en la isla de Curaçao y por Ruiz *et al.* (2000) para *S. griseus* (193) en Colombia, están ligeramente por encima de los reportados en este estudio. A diferencia de estos estudios, que sólo cubrieron un año de observaciones y una localidad cada uno, el presente trabajo permitió evaluar las variaciones espaciales y temporales en la producción de flores. La producción de yemas florales en *S. griseus* fue más susceptible a cambios espaciales que temporales. En la Península de Paraguaná la productividad de yemas en la localidad de Guacuira fue tres veces superior a la de Médanos de Coro, una localidad sometida a spray salino, vientos y posiblemente mayor déficit hídrico en el suelo, debido a que se trata de un área muy cercana a la zona de los médanos, donde predomina un sustrato arenoso. Por el contrario, la producción de yemas florales en *C. repandus* pareciera variar drásticamente en función de las condiciones meteorológicas del período reproductivo, aunque no queda claro que parámetro está jugando el rol principal en esta variación. En Padre Diego la producción promedio de yemas florales de esta especie cayó 37 veces entre el primer y segundo año. El número de ramas reproductivamente activas de las especies estudiadas no resultó ser una buena variable predictiva de la productividad de yemas florales. Más que del número de ramas, el potencial reproductivo de un cardón parece depender de la calidad de éstas, y posiblemente del micrositio ocupado por cada individuo. Varios estudios sobre dinámica reproductiva de cactáceas columnares han demostrado que la fecundidad de los individuos puede ser dependiente de la disponibilidad local de recursos (Fleming, Tuttle & Horner 1996, Fleming *et al.* 2001; Fleming & Holland 1998; Pimentabarrios & Del Castillo 2002). Se debe profundizar en las características que hacen a una rama de cardón superior en términos reproductivos y las condiciones microambientales que favorecen o desmejoran su potencial reproductivo.

La producción anual de frutos maduros en cactáceas columnares varía considerablemente con la especie. Los valores más bajos incluyen especies como *S. thurberi*, en el desierto de Sonora, que produce en promedio 24 frutos al año por individuo (Fleming 2002), valor muy similar a los promedios encontrados en Padre Diego y Guacuira para *S. griseus*. Los valores de producción más altos pueden alcanzar 850 frutos por individuo en *L. schottii*, también en Sonora, valor que cuadruplica la producción promedio más alta encontrada para *C. repandus* en la localidad de Padre Diego. Dentro de un ciclo reproductivo, *C. repandus* produce muchos más frutos que *S. griseus*. Los frutos de los cardones venezolanos pesan relativamente menos que los de otras cactáceas columnares quiropterófilas (peso fresco: 53-79 g; Fleming 2002). En términos de biomasa, el cardón lefaría produjo hasta nueve veces más biomasa de fruta que el cardón dato. Igual que para el caso

de las yemas florales, los frutos inmaduros de cardón dato parecen ser menos susceptibles a condiciones ambientales extremas que los frutos de cardón lefaria. Los frutos inmaduros de cardón lefaria pueden ser más susceptibles a desaparecer por depredación que los frutos de cardón dato, porque los primeros tienen una superficie lisa sin ningún tipo de protección, mientras que los frutos de cardón dato están recubiertos por fuertes espinas, que los protegen de los consumidores de fruta hasta que llegan a la madurez. Pero más allá de las diferencias intrínsecas de cada especie en cuanto a capacidad reproductiva, resalta el hecho de que para ambos cardones la producción de frutos fue mucho más variable en espacio y tiempo que la producción de flores. Estos resultados sugieren que la producción floral es menos dependiente de las condiciones particulares de un año y de una localidad particular y más dependiente de la condición fisiológica de cada individuo, a diferencia de la producción de frutos y semillas (procesos más costosos), que parece responder más directamente a la disponibilidad de recursos, el agua entre ellos.

Considerando el rol que juegan los cactus columnares como fuente de alimento para la comunidad de animales silvestres asociados a las zonas áridas y semiáridas en Venezuela, se puede afirmar que *C. repandus*, al menos durante el período del año en el que produce frutos, genera por individuo reproductivo un aporte mayor de recursos al gremio de frugívoros y granívoros que *S. griseus*. La importancia de *S. griseus* como fuente complementaria de recursos viene dada porque esta especie ofrece fruta madura durante un período de tiempo relativamente más largo que *C. repandus*, y porque los ejemplares de *S. griseus* tienen la posibilidad de crecer muy cercanos entre sí, y por tanto de incrementar su abundancia por unidad de superficie, lo que compensaría el hecho de producir menos fruta por individuo que *C. repandus*. Adicionalmente, los frutos de cardón dato producen el doble de pulpa por fruto que los frutos de cardón lefaria y su cáscara más delgada facilita el acceso a la pulpa. En el caso de los azúcares (totales, reductores y no reductores), la pulpa de fruta de cardón dato supera a la pulpa de fruta de cardón lefaria en proporción (Emaldi, Nassar & Semprún 2004).

La relación frutos:flores en *S. griseus* y *C. repandus* sugiere una marcada diferencia en efectividad reproductiva para una misma especie entre localidades distintas, entre especies dentro de una misma localidad y entre años de observación para poblaciones de una misma especie y localidad. A parte de los efectos de los factores ambientales anteriormente mencionados, existen además factores bióticos asociados directamente a la biología de las flores y frutos que pueden influir notablemente sobre la eficiencia reproductiva de cada especie de cardón. En el caso de las cactáceas columnares, se han identificado efectos significativos asociados a parasitismo de yemas florales y frutos por larvas de insectos (Johnson 1992; Fleming & Holland 1998) y al grado de efectividad de los agentes polinizadores (Fleming, Tuttle & Horner 1996; Fleming *et al.* 2001; Molina-Freaner *et al.* 2004; Arias-Cóyotl, Stoner & Casas 2006). Aunque no se evaluó en este estudio, se evidenció la presencia de larvas parasitando flores de los dos cardones. Es importante indicar que algunos de los valores de efectividad reproducti-

va encontrados para *S. griseus* y *C. repandus* en el estado Lara son relativamente altos en comparación con otras angiospermas estudiadas en el trópico (Sutherland 1986; Ramírez 1993a, 1993b; Ramírez & Brito 1990), pero son inferiores o similares a los reportados para cactus columnares de Norte América (*L. scottii*: 46%, *C. gigantea*: 65%; Fleming, Tuttle & Horner 1996, Fleming *et al.* 2001), el Caribe (*Pilosocereus lanuginosus*: 46%, *Cereus horrispinus*: 50%; Nassar, Ramírez & Linares 1997) y la Caatinga en Brasil (*P. tuberculatus*: 69%; Rocha, Machado & Zappi 2007).

En última instancia, la capacidad de regeneración de *S. griseus* y *C. repandus* se traduce en términos de producción de semillas viables por ciclo reproductivo. Ambas especies de cardón tienen un poder regenerativo alto, ya que producen numerosas semillas viables por unidad de dispersión, por individuo y por hectárea. Los valores encontrados son superiores a los registrados por fruto (150-1 350) y por individuo (8 424-332 100) en cactáceas columnares de Norte América (Fleming 2002). *C. repandus* produce casi siete veces más semillas por individuo reproductivo que *S. griseus*. Este resultado sugiere que el cardón lefaría podría tener ventaja en el proceso de dispersión sobre el cardón dato en una población en que ambas especies fueran igualmente abundantes, asumiendo que los porcentajes de aborto de semillas fueran similares.

El lavado de las semillas con agua fue suficiente para romper el estado de inactividad característico de muchas semillas de cactus (Rojas-Aréchiga & Vázquez-Yáñez 2000). Bajo condiciones apropiadas de luz, humedad y sombra, el potencial de germinación de las semillas de ambos cardones es alto. Sin embargo, bajo las circunstancias típicas de hábitat de la zona de estudio, la condición más propicia para la germinación es bajo sombra. Aún así y en pleno período de lluvias, el porcentaje de germinación de las semillas expuestas directamente al ambiente natural fue muy bajo.

La combinación de protección contra desecación y herbivoría incrementó la supervivencia de las plántulas de *S. griseus* y *C. repandus*. Los resultados de este experimento corroboran los obtenidos por Larrea-Alcázar & Soriano (2006), quienes probaron que *S. griseus* y *C. repandus* dependen de plantas nodrizas para su establecimiento en el bolsón árido de Lagunillas, en los Andes venezolanos. El efecto nodriza que ejerce la vegetación que cubre a las plántulas de las dos especies viene dado por la generación de un microambiente sombreado, que además preserva la humedad en el suelo. Este efecto ha sido demostrado para numerosas especies de cactus cuya supervivencia depende de la presencia de plantas nodriza durante la primera etapa de vida (Rojas-Aréchiga & Vázquez-Yáñez 2000; Sosa & Fleming 2002; Flores *et al.* 2004). La depredación de plántulas de cactáceas por insectos y diversos tipos de vertebrados ha sido también profusamente documentada (Steenbergh & Lowe 1969; Cody 1993; Mandujano *et al.* 1998; Flores *et al.* 2004). La mortalidad por efecto de la herbivoría fue notable en las dos especies de cardón. En su primer mes de vida, las plántulas de ambos cardones no tienen bien desarrolladas las espinas que las protegen contra los depredadores.

dadore. Sólo a partir del desarrollo de éstas las plántulas incrementan su grado de protección contra especies silvestres y domesticadas presentes en la zona.

De los experimentos de agrupamiento de plántulas no quedó claro si el tamaño de grupo afecta la supervivencia de las mismas. Sólo en *C. repandus* se observó una supervivencia neta mayor en los tamaños de grupo más pequeños que en el de mayor tamaño. Una posible explicación es un efecto numérico del cálculo de porcentajes de supervivencia, ya que en el caso de los tamaños de grupo 1, si sobrevive la plántula en la celda, el porcentaje de supervivencia será 100%, mientras que si en la parcela de tamaño 10 muere una plántula, el porcentaje de supervivencia será 90%. La supervivencia o muerte de una plántula en tamaños de grupo pequeños tiene un efecto más marcado en la estimación de la supervivencia. Otra posibilidad es que puede haber competencia por agua y recursos entre las plántulas agrupadas en parcelas con tamaños de grupos altos que reduce el número de ejemplares sobrevivientes por celda. Sólo experimentos en condiciones controladas de invernadero ayudarán a comprobar si el agrupamiento de plántulas favorece o perjudica la supervivencia de las mismas.

Es importante señalar que los valores comparativamente más altos de supervivencia de plántulas registrados para *C. repandus* en el séptimo mes de observaciones no deben ser interpretados como indicativos de que este cactus es más resistente a la desecación y la herbivoría que *S. griseus*. El año en el que se realizó el experimento de supervivencia de cardón dato el clima fue mucho más seco y caliente que durante el experimento con el cardón lefaria, cuando las lluvias fueron inusualmente más prolongadas en el tiempo y existía más vegetación verde en la zona de estudio. Esta diferencia en disponibilidad de agua y existencia de otros recursos alimentarios en la zona pudo influir en las diferencias en supervivencia de plántulas encontradas entre las dos especies.

Conocer los patrones de producción de frutos maduros en los cardones dato y lefaria es de particular importancia para fines de cosechar la fruta con propósitos de aprovechamiento comercial. Los patrones fenológicos reportados en este estudio permiten ubicar los períodos de cosecha de fruta en la Península de Paraguaná y las zonas áridas del estado Lara. Igualmente, es importante entender que las condiciones de cosecha pueden variar considerablemente entre años y que no todas las poblaciones rinden la misma producción de fruta, aún estando relativamente cercanas entre sí. El período de producción de frutos en *S. griseus* es menos variable en el tiempo que el de *C. repandus*. Para este último, si las condiciones particulares de un año no son propicias, es probable que la cosecha de fruta madura se vea considerablemente disminuida.

Desde un punto de vista comercial, el cardón lefaria parece en principio una especie más productiva que el cardón dato, ya que siendo plantas del mismo porte producen más frutos por ciclo reproductivo. Sin embargo, el número de frutas producidas por planta y por rama es tan sólo uno de los aspectos a ser considerados en la evaluación del potencial agroecológico de los cardones estudiados. Hay que considerar también cuál es el valor comercial de cada fruta, cuáles son los usos que se

le pueden dar a cada especie y cuáles son las variables biológicas y microambientales que se pueden manipular para incrementar el número de frutas por rama. En este sentido, el cardón lefaria aporta mucho más material procesable por individuo que el cardón dato en una temporada reproductiva. Pero esta diferencia en productividad puede reducirse tomando en cuenta que: (1) se pueden seleccionar cardones datos más productivos, y (2) se pueden sembrar más cardones dato por unidad de área que cardones lefaria. Por otra parte, los cardones dato producen fruta en temporadas en las que los cardones lefaria no están en producción (septiembre-noviembre en la localidad larense). Esto permite que el aprovechamiento de la fruta de las dos especies de cardón se extienda en el tiempo más allá del período en que las dos especies presentan frutos maduros simultáneamente.

Para las localidades más productivas estudiadas se puede cosechar en promedio media tonelada de pulpa de fruta por hectárea, con máximos de hasta de tres toneladas por hectárea. Estos valores de productividad pueden incrementar para algunas poblaciones con densidades superiores a las indicadas aquí. De estos valores estimados de productividad de pulpa se puede tener una idea de cuán rentable puede ser la explotación de este recurso con propósitos artesanales. Aunque las cifras de producción no sean altas cuando se las compara con el rendimiento por hectárea de especies frutales tradicionales, es importante tener en cuenta que se trata de especies silvestres, sin ningún manejo previo, pero con mucho potencial para incrementar su rendimiento y la calidad de sus frutos, tal como ha ocurrido con cactáceas columnares domesticadas como *S. stellatus* en México (Casas *et al.* 1999).

## AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC) (Fondo para Proyectos Aplicados) y Fondo Nacional de Ciencia, Tecnología e Innovación (FONACIT) (Proyecto de Grupo G-2000001508) por el apoyo financiero para la realización de este proyecto. Argenis Silva, Luis Emiro Briceño, Luis Felipe Dávila y Danniesel González asistieron en la toma de datos en las localidades de estudio. Virginia Sanz, Janet Castro y José Antonio González asistieron en el procesamiento de muestras en el laboratorio. Virginia Sanz y Soraya Villalobos contribuyeron con valiosos comentarios sobre una primera versión de este manuscrito. Los muestreos realizados en los parques nacionales Médanos de Coro, estado Falcón, y Cerro Saroche, estado Lara, estuvieron amparados con la providencia administrativa otorgada por Inparques No. PA-INP-003-2001.

## BIBLIOGRAFÍA

Arias-Cóyotl, E., K.E. Stoner & A. Casas. 2006. Effectiveness of bats as pollinators of *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) in wild, managed *in situ*, and

- cultivated populations in La Mixteca Baja, central Mexico. *Amer. J. Bot.* 93: 1675-1683.
- Bosque, C.A. 1984. Structure and diversity of arid zone bird communities in Venezuela. Doctoral Thesis. University of Washington, Seattle, USA.
- Bravo-Hollis, H. & H. Sánchez-Mejorada. 1991. Utilidad de las cactáceas. In: *Las Cactáceas de México Vol. III* (Bravo-Hollis, H. & H. Sánchez-Mejorada, eds.), pp. 501-535. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.
- Brown, J.H., O.J. Reichman & D.W. Davidson. 1979. Granivory in desert ecosystems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10: 201-227.
- Casas, A., A. Valiente-Banuet, A. Rojas-Martínez & P. Dávila. 1999. Reproductive biology and the process of domestication of the columnar cactus *Stenocereus stellatus* in Central Mexico. *Amer. J. Bot.* 86: 534-542.
- Cody, M.L. 1993. Do Cholla cacti (*Opuntia* spp., subgenus *Cilindropuntia*) use or need nurse plants in the Mojave Desert? *J. Arid Environm.* 24: 139-154.
- Emaldi, U., J.M. Nassar & C. Semprún. 2004. Physicochemical character and food value of two Venezuelan cactus fruits. *Trop. Sci.* 44: 105-107.
- Emaldi, U., J.M. Nassar & C. Semprún. 2006. Pulpa del fruto del cardón dato (*Stenocereus griseus*, Cactaceae) como materia prima para la elaboración de mermelada. *Arch. Latinoam. Nutr.* 56: 83-89.
- Fleming, T.H. 2002. Pollination biology of four species of Sonoran Desert columnar cacti. In: *Columnar cacti and their mutualists: evolution, ecology and conservation* (Fleming, T.H. & A. Valiente-Banuet, eds.), pp. 207-224. University of Arizona Press, Tucson.
- Fleming, T.H. & N. Holland. 1998. The evolution of obligate mutualisms: the senita cactus and senita moth. *Oecologia* 114: 368-375.
- Fleming, T.H., M.D. Tuttle & M.H. Horner. 1996. Pollination biology and the relative importance of nocturnal and diurnal pollinators in three species of Sonoran Desert columnar cacti. *Southw. Nat.* 41: 257-269.
- Fleming, T.H., C.T. Sahley, J.N. Holland, J. Nason & J.L. Hamrick. 2001. Sonoran Desert columnar cacti and the evolution of generalized pollination systems. *Ecol. Monogr.* 71: 511-530.
- Flores, J., O. Briones, A. Flores, S. Sánchez-Colón. 2004. Effect of predation and solar exposure on the emergence and survival of desert seedlings of contrasting life-forms. *J. Arid Environm.* 58: 1-18.
- Huber, O. & R. Riina. 1997. *Glosario fitoecológico de las Américas. Vol. 1 América del Sur: países hispanoparlantes*. Ediciones UNESCO – Ediciones CoroLab Humboldt, Caracas.
- Hunt, D. 1999. *Cites Cactaceae Checklist*. Royal Botanic Gardens Kew, Kew.
- Ibarra-Cerdeña, C.N., L.I. Iñiguez-Dávalos & V. Sánchez-Cordero. 2005. Pollination ecology of *Stenocereus queretaroensis* (Cactaceae), a chiropterophilous columnar cactus, in a tropical dry forest of Mexico. *Amer. J. Bot.* 92: 503-509.

- Johnson, R.A. 1992. Pollination and reproductive ecology of acuna cactus, *Echinomastus erectocentrus* var. *acunencis* (Cactaceae). *Int. J. Plant Sci.* 153: 400-408.
- Larrea-Alcázar, D.M. & P.J. Soriano. 2006. Spatial associations, size-distance relationships and population structure of two dominant life forms in a semiarid enclave of the Venezuelan Andes. *Pl. Ecol.* 186: 137-149.
- Mandujano, M.C., C. Montaña, I. Méndez & J. Golubov. 1998. The relative contributions of sexual reproduction and clonal propagation in *Opuntia rastrojera* from two habitats in the Chihuahuan. *Desert. J. Ecol.* 86: 911-921.
- Molina-Freaner, F., A. Rojas-Martínez, T.H. Fleming & A. Valiente-Banuet. 2004. Pollination biology of the columnar cactus *Pachycereus pecten-aboriginum* in north-western Mexico. *J. Arid Environm* 56: 117-127.
- Nassar, J.M. 1999. Comparative population genetic structure of Venezuelan cacti and estimates of their mating systems. Doctoral Thesis. Biology Department. University of Miami. Miami.
- Nassar, J.M., N. Ramírez & O. Linares. 1997. Comparative pollination biology of Venezuelan columnar cacti and the role of nectar-feeding bats in their sexual reproduction. *Amer. J. Bot.* 84: 918-927.
- Nassar, J.M., H. Beck, L. Sternberg & T.H. Fleming. 2003. Dependence on cacti and agaves in nectar-feeding bats from Venezuelan arid zones. *J. Mammalogy* 84: 106-116.
- Nassar, J.M. & U. Emaldi. 2006. Cactáceas venezolanas con potencial agroecológico: Producción de frutos, regeneración natural y aprovechamiento de frutos de cardón dato (*Stenocereus griseus*) y cardón lefaria (*Cereus repandus*). Informe Técnico. Fondo Nacional de Ciencia, Tecnología e Innovación. Caracas.
- Nobel, P.S. (ed.) 2002. *Cacti - biology and uses*. University of California Press, Los Angeles.
- Petit, S. 1995. The mutualism between bats and columnar cacti on Curaçao and conservation implications. Doctoral Thesis. Biology Department. University of Miami. Miami.
- Petit, S. & L. Pors. 1996. Survey of columnar cacti and carrying capacity for nectar-feeding bats on Curaçao. *Conservation Biol.* 10: 769-775.
- Pianka, E.R. 1986. *Ecology and natural history of desert lizards*. Princeton University Press, New Jersey.
- Pierre, F. & M. Tirado. 2007. Influencia del enos sobre la precipitación en la cuenca del río Yacambú y la depresión de Quíbor, estado Lara, Venezuela. *Bioagro* 19: 41-52.
- Pimienta-Barrios, E. & R.F. del Castillo. 2002. Reproductive biology. In: *Cacti - biology and uses* (Nobel, P.S., ed.), pp. 75-108. University of California Press, Los Angeles.
- Ponce, M. 1989. Distribución de las cactáceas en Venezuela y su ámbito mundial. Trabajo Especial de Ascenso. Facultad de Agronomía. Universidad

- Central de Venezuela. Maracay.
- Ramírez, N. 1993a. Reproductive biology in a tropical shrubland of Venezuelan Guayana. *J. Veg. Sci.* 4: 5-12.
- Ramírez, N. 1993b. Producción y costo de frutos y semillas entre formas de vida. *Biotropica* 25: 46-60.
- Ramírez, N. & Y. Brito. 1990. Reproductive biology of a tropical palm swamp community in the Venezuelan llanos. *Amer. J. Bot.* 77: 1260-1271.
- Ramoni-Perazzi, P. & G. Bianchi-Ballesteros. 2004. The cactus *Stenocereus griseus* (Haworth), 1812: An interesting case from the point of view of seed dispersion syndromes. *Caribbean J. Sci.* 40: 17-22.
- Reyes-Silva, F.E. 1993. Estimación de algunos factores que afectan la fermentación del mosto de tuna brava (*Opuntia elatior* Mill.). Tesis de licenciatura. Universidad de Oriente. Boca de Río.
- Rocha, E.A., I.C. Machado & D.C. Zappi. 2007. Floral biology of *Pilosocereus tuberculatus* (Werderm.) Byles & Rowley: a bat pollinated cactus endemic from the "Caatinga" in northeastern Brazil. *Bradleya* 25: 125-128.
- Rojas-Aréchiga, M. & C. Vázquez-Yánes. 2000. Cactus seed germination: a review. *J. Arid Environm.* 44: 85-104.
- Ruiz, A., M. Santos, J. Cavellier & P.J. Soriano. 2000. Estudio fenológico de cactáceas en el enclave seco de la Tatacoa, Colombia. *Biotropica* 32: 397-407.
- Silvius, K. 1995. Avian consumers of cardon fruits (*Stenocereus griseus*: Cactaceae) on Margarita Island, Venezuela. *Biotropica* 27: 96-105.
- Soriano, P., M. Naranjo, C. Renjifo, M. Figuera, M. Rondón & R. Ruiz. 1999. Aves consumidoras de frutos de cactáceas columnares del enclave semiárido de Lagunillas, Mérida, Venezuela. *Ecotropicos* 12: 91-100.
- Soriano, P.J. & A. Ruiz. 2002. The role of bats and birds in the reproduction of columnar cacti in the Northern Andes. In: *Columnar cacti and their mutualists: evolution, ecology and conservation*, (Fleming, T.H. & A. Valiente-Banuet, eds.), pp. 241-264. University of Arizona Press, Tucson.
- Sosa, M. 1991. Relaciones ecológicas entre el murciélago *Glossophaga longirostris* y las cactáceas columnares en el bolsón árido de Lagunillas. Tesis de Licenciatura. Universidad de Los Andes. Mérida.
- Sosa, M. & P.J. Soriano. 1993. Solapamiento de dieta entre *Leptonycteris curasoae* y *Glossophaga longirostris* (Mammalia: Chiroptera). *Revista Biol. Trop.* 41: 529-532.
- Sosa, V.J. & T.H. Fleming. 2002. Why are columnar cacti associated with nurse plants? In: *Columnar cacti and their mutualists: evolution, ecology and conservation* (Fleming, T.H. & A. Valiente-Banuet, eds.), pp. 306-323. University of Arizona Press, Tucson.
- StatSoft, Inc. 1999. *STATISTICA for Windows* (Computer Program Manual). Tulsa, OK, USA.
- Steenbergh, W.F. & C.H. Lowe. 1969. Critical factors during the first years of life

- of the Saguaro (*Cereus giganteus*) at Saguaro National Monument Arizona. *Ecology* 50: 826-834.
- Sutherland, S. 1986. Patterns of fruti set: What controls fruti-flower ratios in plants? *Evolution* 40: 117-128.
- Wolf, B., C. Martínez & J. Babson. 2002. Stable isotopes reveal that saguaro fruit provides different resources to two desert dove species. *Ecology* 83: 1286-1293.