



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**Patrón de floración y su relación con el éxito reproductivo en
Ariocarpus kotschoubeyanus en Tula, Tamaulipas, México**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A

ANAIS JULIETA SALOMÉ DÍAZ



Tutora: Bióloga Concepción Martínez Peralta

México D.F. 2014



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Hoja de datos del Jurado

1. Datos del alumno

Salomé

Díaz

Anais Julieta

56 17 96 04

Universidad Nacional Autónoma de
México

Facultad de Ciencias

Biología

306313703

2. Datos del tutor

Biól.

Concepción

Martínez

Peralta

3. Datos del sinodal 1

Dra.

María del Carmen

Mandujano

Sánchez

4. Datos del sinodal 2

Dr.

Víctor

López

Gómez

5. Datos del sinodal 3

M. en C.

José Gonzalo

Ricardo

Wong

6. Datos del sinodal 4

M. en C.

Violeta

Méndez

Solís

7. Datos del trabajo escrito

Patrón de floración y su relación con
el éxito reproductivo en *Ariocarpus*

kotschoubeyanus en Tula,

Tamaulipas, México

62 p

2014

Agradecimientos

Institucionales

Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México por mi formación académica. Al Laboratorio de Genética y Ecología del Departamento de Ecología de la Diversidad del Instituto de Ecología UNAM por facilitar las instalaciones para llevar a cabo este trabajo.

Al PAPIIT-DGAPA-UNAM proyecto IN 207411 por haberme otorgado la beca de licenciatura. El apoyo económico para el muestreo de campo y las técnicas de microscopía fueron obtenidos del proyecto UNAM-PAPIIT IN 207411 “Evolución de historia de vida del género *Ariocarpus* Scheidweiler (Cactaceae)” cuya responsable fue la Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez.

Este trabajo se desarrolló bajo la dirección de la Dra. Concepción Martínez Peralta en el taller Ecología Terrestre y Manejo de los Recursos Bióticos a cargo de los profesores: Dra. María del Carmen Mandujano, Dra. Concepción Martínez, Dr. Zenón Cano, Dr. Víctor López, M. en C. Iván Israel Castellanos, M. en C. Sylvia Patricia Ruiz, Biól. Mónica Elisa Queijeiro, M. en C. Israel Gustavo, Dr. Jordan Golubov, M. en C. Irene Pisanty. Gracias por el apoyo desde el inicio del trabajo.

Al Laboratorio Taxonomía y Sistemática Vegetal de la Universidad Autónoma Metropolitana, por facilitar las instalaciones del laboratorio cuando se necesitaron. Al Dr. Jordan Golubov y al Biól. Hugo Guadalupe Altamirano por el acceso al invernadero de la UAM-Xochimilco, a Jazmín Sánchez por el apoyo con el trabajo en el invernadero.

Gracias a mi jurado de tesis, Dra. Concepción Martínez, Dra. María del Carmen Mandujano, Dr. Víctor López, M. en C. Violeta Méndez y M. en C. José Gonzalo Ricardo Wong por la revisión del trabajo.

A título personal

Esta Tesis, como todo lo bueno de la vida, es un trabajo colectivo y sin la transcendental participación de las siguientes personas no hubiera logrado ser tan bella, divertida y sobretodo, terminada.

Para empezar mi tutora, Concepción Martínez Peralta, me llevó de la mano hasta lograr el presente trabajo, sin ella no hubiera conocido esta estrellita del desierto y no me hubiera enamorado de la Ecología, gracias por enseñarme tanto y aguantarme más.

Mis sinodales, María del Carmen Mandujano por su motivación, apoyo, insistencia; Víctor López Gómez, Violeta Solís, Ricardo Wong, por enriquecer mi trabajo con sus excelentes contribuciones, por su tiempo y su dedicación.

Sra. Juana Martínez, por permitirnos el acceso a su terreno, lugar de la población de estudio en San Miguel del Carmen, Tula, Tamaulipas; y a la Bióloga Nubbia Gámez por brindarnos la información acerca de las flores. A la Dra. Mariana Rojas-Aréchiga, por su apoyo en la logística de las salidas al campo, gracias por toda la organización, consejos y papeleo. A Anabel Domínguez Reyes, laboratorista del laboratorio de Genética y Ecología, por su ayuda en el laboratorio.

A los compañeros y profesores del Taller Ecología Terrestre y Manejo de los Recursos bióticos, por todo lo que me compartieron y aportaron a mi trabajo, por despertar en mí el interés por lo bello: Meli, Coni, Zenón, Vic, Iván, Sylvia, Moni, Isra, Jordan, Irene. Cada una de sus contribuciones y críticas hicieron de este trabajo algo mejor.

La experiencia en campo fue algo bello y enriquecedor gracias a Hugo Altamirano, Juan Hidalgo, Mitzi Yahel López, Concepción Martínez, Juan Carlos Flores, Donají López; Hugo gracias por la ayuda en campo, por regresarme sana y salva a casa después de cada salida, gracias por tu ayuda en el invernadero y en todo lo demás. Juan, Mitzi, JC, Dona, Coni no hubiera podido recabar todos mis datos sin ustedes, gracias por la ayuda, la compañía, las nieves y las cervezas compartidas. Tula no es Tula sin ustedes.

Jazmín, me súper echaste la mano y me permitiste irme de vacaciones y olvidarme de mis plantas en más de una ocasión. Gracias por permitirme ser una madre desobligada en el invernadero más de una vez.

Benoni Martínez Peralta, sin conocerme me ayudaste con una parte primordial de mi tesis, gracias por tus conocimientos y tu tiempo.

A la UNAM, en especial a la Facultad de Ciencias y sus profesores que fueron mi casa, mi puerta de escape, mi parque de diversiones, mi iglesia.

Gracias, muchas gracias Luis, por permitirme robarte un poco del tiempo que te corresponde, por ser mi motivación, mi vida, mis sueños; te amo Don señor Tesis Cheese Poper (Don Po). Gracias Don Pi, compañero inseparable (en serio inseparable) en la última recta; fuiste la presión que necesitaba para terminar este trabajo, eres mi más reciente tesoro.

A Leo, por ser quien eres y convertirme en lo que soy; por motivarme, acompañarme, enseñarme, desvelarte conmigo y aceptar la falta de compañía, tiempo y alimento. Por fingir tan bien que te interesa y entiendes mis biológicas pláticas, por ser diferente a mí. Por empezar y continuar a mi lado esta aventura. Te amo flaco.

Gracias a mi familia. Mis apis, Yolita y Luis, por creer en mí después de tanto; por su amor, fe, financiamiento, lágrimas, abrazos y comprensión; no hay duda que les debo lo que soy (aunque tengo mis propias deformaciones de las cuales no son culpables); esta tesis es para ustedes, porque se las debo. Kary y Lili gracias por la lata y el amor, gracias por ser tan buenas hermanas mayores y maestras de la vida.

A Juanita, madre sustituta de mi niño en todas mis horas y días de ausencia, gracias por todo el apoyo y por darme la tranquilidad para entregarme a mi trabajo.

Gracias a Ti, que no sé cómo te llamas y muchas veces no logro aceptar que estás ahí, por permitir que todas estas personas me ayudaran a hacer de este trabajo lo que hoy es.

A mis amigos (especialmente a Carmen) por apoyarme y creer en mí. A todos los que lo dudaron, gracias por darme el coraje y orgullo para continuar.

"Todos podemos contar historias tristes. Yo no pienso hacerlo"

Mario Puzo
The Godfather

ÍNDICE

RESUMEN	7
1. INTRODUCCIÓN	9
1.1. FENOLOGÍA REPRODUCTIVA	9
1.2. PRINCIPALES PATRONES DE FLORACIÓN	10
1.3. FACTORES AMBIENTALES RELACIONADOS CON LA SINCRONÍA EN LA FLORACIÓN	12
1.4. INFLUENCIA DE LA RADIACIÓN SOLAR EN LA FLORACIÓN	14
1.5. ¿POR QUÉ FLORECER SINCRÓNICAMENTE?	15
1.5.1. <i>Ventajas de la floración sincrónica.</i>	15
1.5.2. <i>Desventajas de la floración sincrónica.</i>	17
1.6. ÍNDICES DE SINCRONÍA FLORAL	20
1.7. FENOLOGÍA DE LAS FLORES EN LA FAMILIA CACTACEAE	22
2. OBJETIVOS E HIPÓTESIS	24
3. MATERIALES Y MÉTODOS	25
3.1. DESCRIPCIÓN DE LA ESPECIE	25
3.2. DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO	27
3.3. DETERMINACIÓN DEL PATRÓN DE FLORACIÓN	28
3.4. TASA DE VISITA DE POLINIZADORES	29
3.5. IDENTIFICACIÓN DE POLINIZADORES	30
3.6. EFECTO DE LA RADIACIÓN SOLAR SOBRE LA FENOLOGÍA FLORAL	30
4. RESULTADOS	31
4.1. DETERMINACIÓN DEL PATRÓN DE FLORACIÓN	31
4.2. IDENTIFICACIÓN Y VISITA DE POLINIZADORES	34
4.3. PRODUCCIÓN DE SEMILLAS	39
4.4. EFECTO DE LA RADIACIÓN SOLAR SOBRE LA FENOLOGÍA FLORAL	39
5. DISCUSIÓN	42
5.1. DETERMINACIÓN DEL PATRÓN DE FLORACIÓN	42
5.2. IDENTIFICACIÓN Y VISITAS DE POLINIZADORES	46
5.3. PRODUCCIÓN DE SEMILLAS	48
5.4. EFECTO DE LA RADIACIÓN SOLAR SOBRE LA FLORACIÓN	49
6. CONCLUSIONES	52

RESUMEN

El patrón de floración de las plantas se define por la duración, el número y la distribución temporal de las flores; este último determina dos factores claves que conllevan a estrategias para lograr una mayor eficiencia de la polinización: la disponibilidad de vectores que transporten el polen y el número de parejas potenciales. De los patrones de floración descritos: cornucopia, floración en masa, floración episódica y floración estacional; se considera que la floración en masa que presenta la mayor sincronía en la floración aumenta la atracción de polinizadores y el número de parejas potenciales. La floración de un individuo está mediado por factores intrínsecos y extrínsecos, entre los extrínsecos se encuentran las condiciones ambientales, entre éstos últimos, se ha sugerido que la temperatura y la exposición a la radiación solar son factores que promueven la floración.

El patrón de floración en el cactus *Ariocarpus kotschoubeyanus* se evaluó cuantitativamente y se relacionó con el éxito reproductivo. La hipótesis central fue que una flor cerca del pico de floración debería tener más visitas de polinizadores y producción de semillas que una flor fuera del pico; y que un individuo sometido a mayor radiación solar florecería más sincrónicamente que un individuo sometido a menor radiación.

En una población natural de *A. kotschoubeyanus*, se registró la frecuencia de polinizadores a lo largo del periodo de floración considerando parches de flores de diferente densidad; se realizaron tablas de contingencia que fueron analizadas por medio de pruebas de independencia de χ^2 . Se Registraron los días de apertura de las flores de 188 plantas y se obtuvo un índice de sincronía para cada flor, el cual fue correlacionado con el número de semillas. Se realizó un experimento en invernadero con 82 individuos en tres tratamientos de radiación solar: alta, media y baja; se realizó una prueba de bondad de ajuste de χ^2 para probar si la frecuencia de individuos que florecieron por tratamiento difiere de una distribución equitativa de frecuencias.

A. kotschoubeyanus presenta flores con duración de dos días, la floración ocurre en pulsos que duran alrededor de 5 días, con un máximo de flores en el día 3 y una rápida disminución de flores en el día 4. Los polinizadores fueron cuatro morfoespecies de abejas solitarias, que visitaron diferencialmente parches de diferente densidad en distintos días. La frecuencia de polinizadores se incrementó a lo largo de los días de observación, pero no descendió al reducirse el número de flores al final del periodo. No hubo correlación entre la sincronía por flor y el número de semillas producido. La distribución de frecuencias de individuos que

florecieron por tratamiento no difirió de una distribución equitativa de frecuencias. Las flores que abren durante y después del pico de floración reciben más visitas de polinizadores que las que abren fuera del pico de floración, pero no aumentan la producción de semillas. Esto podría deberse a que la sincronía en la floración atrae polinizadores; sin embargo, la densidad floral también originaría competencia entre flores por polinizadores. Por lo tanto, la ventaja de la sincronía floral podría ser evidente con otra medida de éxito reproductivo a nivel poblacional, como la variabilidad de polen que llega al estigma.

1. INTRODUCCIÓN

1.1. Fenología reproductiva

Durante el ciclo de vida de una angiosperma, el periodo de floración es un momento crítico en la reproducción sexual, en el cual se puede asegurar la transmisión de genes a la siguiente generación. Durante este periodo las interacciones planta-animal pueden llegar a ser más conspicuas, principalmente en el caso de plantas que requieren de fecundación cruzada y necesitan de los servicios de los polinizadores (Elzinga *et al.* 2007).

La fenología (del griego *phainein*, aparecer o mostrar) es el estudio de la cronología de los acontecimientos de las historias de vida; en las plantas con flor, estos acontecimientos son crecimiento y senescencia de hojas, floración, fecundación, fructificación, dispersión de semillas, germinación, entre otros (Ratchey y Lacey 1985; Fenner 1998). La floración y la fructificación son los dos puntos que más llaman la atención al hablar de fenología, pues de estos eventos dependen la reproducción sexual de las plantas, la disponibilidad de recursos para polinizadores y dispersores, así como beneficios económicos al aprovechar algunas especies (Fenner 1998). La mayor cantidad de trabajos en el ámbito de la fenología reproductiva se han realizado en plantas de climas tropicales (e.g. Gentry 1974; Pedroza 1982; Allen y Platt 1990; Domínguez y Dirzo 1995), lo que deja a las especies de climas áridos en desventaja ante las tropicales en cuanto a información se refiere. El conocimiento obtenido de estudios fenológicos es de suma importancia para la comprensión de las interacciones planta-animal, así como de la función de la especie a nivel de población y dentro de la comunidad (Fenner 1998).

Cada componente de la fenología, como por ejemplo la floración, senescencia, fructificación y foliación, puede ser estudiado a nivel de individuo y población; en cada uno de estos niveles influyen diferentes fuerzas selectivas en diferentes tiempos, presentando cada nivel sus propias restricciones. Existen componentes fisiológicos y ecológicos/evolutivos de la fenología, siendo los fisiológicos las respuestas inmediatas ante las señales ambientales que desencadenan mecanismos de desarrollo de yemas y estructuras reproductivas; los ecológicos/evolutivos son respuestas a largo plazo ante las presiones de selección que se han traducido en la evolución de la fenología de la planta, por lo tanto, la fenología floral es un rasgo fundamental en la reproducción sexual de las plantas y, similar a características florales como color, forma, tamaño y recompensas, es considerada un producto de la evolución (Fenner 1998). Entre estas presiones que moldean la fenología floral son de particular

importancia la efectividad en la transferencia de polen, el comportamiento de forrajeo de los polinizadores, la tasa de desarrollo del fruto en respuesta a la disponibilidad de recursos y el hábitat, así como la presencia de una señal del ambiente (temperatura, precipitación, radiación) para sincronizar la floración de un individuo con sus congéneres (Bawa 1983). De esta forma, el tiempo en que sucede la reproducción sexual en las plantas determina dos factores claves que conllevan a estrategias para lograr una mayor eficiencia de la polinización: la disponibilidad de vectores que transporten el polen y el número de parejas potenciales (Gentry 1974; Augspurger 1980; Rathcke 1983; Rathcke y Lacey 1985; Bronstein *et al.* 1990; Domínguez y Dirzo 1995). Por ejemplo, las angiospermas polinizadas por viento o anemófilas, (como es el caso de las poáceas y ciperáceas), dependen totalmente del viento para transferir el polen a los estigmas (algunas gimnospermas, como es el caso de las coníferas, también requieren del viento para transferir polen), de ahí que la temporada de liberación del polen suceda en periodos libres de precipitación y con mucho viento (Mallet y Orchard 2002). Otro ejemplo de la importancia del tiempo de floración son los corredores de néctar como el que se presenta a lo largo de las zonas desérticas de la costa oeste de México y el suroeste de Estados Unidos, donde diferentes comunidades de cactáceas y agaváceas florecen en sincronía entre sí, respondiendo a la presencia de murciélagos de los géneros *Leptonycteris* y *Choeronycteris* que realizan migraciones anuales a lo largo de esta zona (Fleming *et al.* 1993; Ceballos *et al.*). El patrón de floración es por tanto una característica reproductiva sumamente importante en angiospermas, en particular en plantas con reproducción de entrecruza y que requieren de vectores bióticos para el transporte de polen, pues la adecuación de un individuo está influida directamente por la fenología de la reproducción de individuos coespecíficos (p. ej. Crone y Lesica 2004). Los principales patrones de floración que se han descrito (en su mayoría en especies tropicales) son la floración en masa o *big bang*, floración estacional o *steady state* y la floración episódica o *multiple bang*, las cuales se describen a continuación.

1.2. Principales patrones de floración

Gentry (1974) fue el primero en clasificar los patrones de floración de las especies basado en la duración del periodo floral.

La floración cornucopia o cuerno de la abundancia (Gentry 1974), se refiere a plantas con gran producción continua de flores a lo largo del año, este patrón se presenta principalmente en plantas tropicales como *Arrabidaea florida* (A. DC.) L. G. Lohmann (Bignoniaceae) (Gentry 1974). La floración estacional, durante periodos extendidos o “*steady state*” (Fig. 1) (Gentry 1974), se refiere a producción de pocas flores de manera continua

durante un periodo más o menos largo (un mes o más), como sucede en *Inga quaternata* Poepp. (Mimosaceae) (Koptur 1983). La floración episódica o “multiple bang” (Gentry 1974; Bullock *et al.* 1983) se presenta cuando una población tiene varios eventos de floración durante el año (Fig. 2). Por ejemplo, *Guarea rhopalocarpa* Radlk (Meliaceae) florece en febrero, julio y septiembre. En esta especie, los individuos presentan similar número de flores durante muchos días antes y después de la fecha correspondiente a la mediana en la producción de flores (Augspurger 1983).

La floración en masa (*big bang*) es quizá el ejemplo más extremo de sincronía en la floración tanto a nivel de la población como a nivel de individuo (Janzen 1967; Frankie *et al.* 1974; Gentry 1974), por lo que la mediana de los días de floración de la mayoría de los individuos coincide con el día pico de producción de flores (Fig. 3) (Augspurger 1983). Ejemplos de floración en masa: *Pterocarpus rohrii* Vahl (Fabaceae), *Andira inermis* (Wright) DC (Fabaceae), *Piscidia carthagenensis* Jacq. (Fabaceae), *Tabebuia rosea* (Bertol.) DC. (Bignoniaceae), y *Caesalpinia eriastachya* Benth (Fabaceae) (Domínguez y Dirzo 1995).

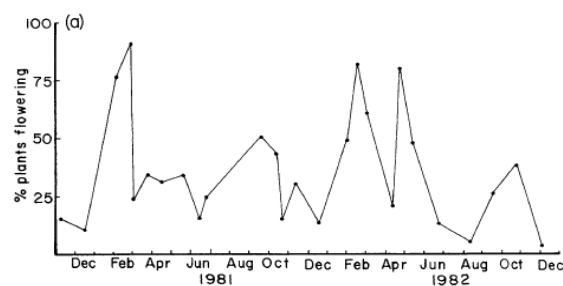


Fig. 1. La floración durante periodos extendidos ocurre en especies con producción continua de flores, como en *Piper arieianum* C. DC. (Piperaceae). Se muestra el porcentaje de plantas floreciendo en periodos bimensuales durante dos años; el eje X muestra abreviaturas de los meses en inglés (tomado de Marquis 1988).

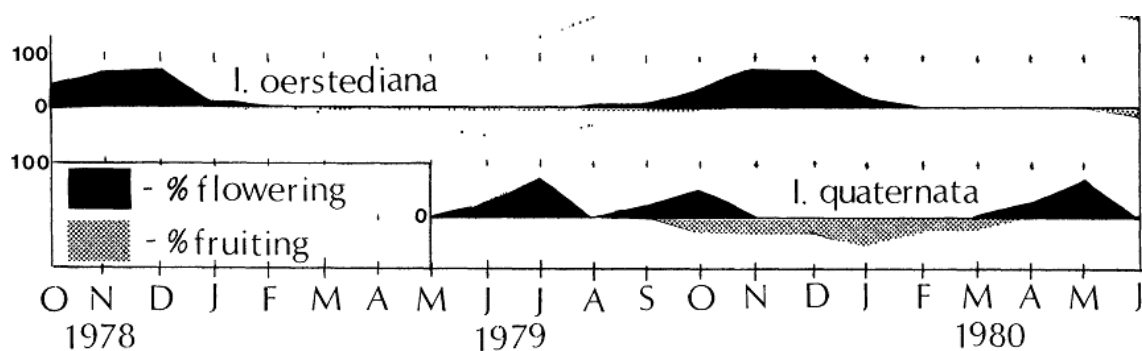


Fig. 2. Floración episódica en *Inga quaternata* e *Inga oerstediana* (Fabaceae, Mimosoideae). Se muestra el porcentaje de floración y fructificación mensual durante tres años; el eje X muestra iniciales de los meses en inglés (tomado de Koptur 1983).

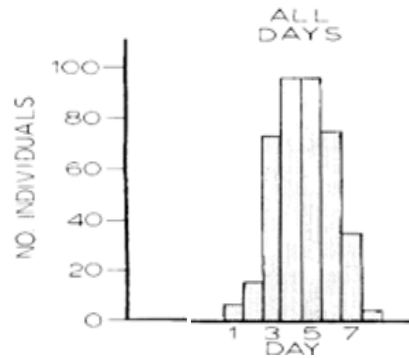


Fig. 3. En especies con floración en masa la producción de flores se concentra en un corto periodo de tiempo, como en *Hybanthus prunifolius* (Violaceae), especie en la cual la floración se concentra en siete días (tomado de Augspurger 1981). La gráfica muestra el número de individuos floreciendo por día durante siete días.

Por lo tanto, el patrón de floración se define por la duración de la floración, así como por el número y la distribución temporal de las flores (Augspurger 1983). No obstante estas categorías, la floración de las especies constituye un continuo en el cual los extremos son, por una parte, individuos totalmente sincrónicos que producen grandes cantidades de flores nuevas en un corto periodo de tiempo (floración en *big bang*); y en el extremo opuesto individuos totalmente asincrónicos que tienen una pequeña producción diaria de flores por un largo periodo de tiempo (floración *steady-state*) (Janzen 1971; Heinrich y Raven 1972; Gentry 1974).

1.3. Factores ambientales relacionados con la sincronía en la floración

La floración sincrónica se presenta cuando los días de la floración de un individuo coinciden con la floración de todos (o gran parte) los individuos de la población, generalmente respondiendo a señales ambientales no ambiguas. Entre las principales señales ambientales se encuentran la humedad y los cambios en el fotoperiodo (Fenner 1998), pues la floración podría estar mediada por un reloj biológico circadiano (Sweeney 1987). En este sentido, las

lluvias (principalmente la primera después de una temporada de secas) representan un factor que desencadena los mecanismos de floración de especies tropicales. Un ejemplo de esto es *Hybanthus prunifolius* Humb. & Bonpl. ex Roem. & Schult (Violaceae), especie en la cual Augspurger (1978) demostró que la floración es provocada por las primeras lluvias fuertes después de la temporada seca. Por otro lado, se ha explorado qué factores influyen en el inicio de la floración en especies que se desarrollan en hábitat con condiciones limitantes de agua (Crimmins *et al.* 2010); estos factores suelen ser descritos como una acumulación de unidades de temperatura (*heat sum* u horas calor, Fenner 1998) después de un evento de precipitación (Beatley 1974; Kemp 1983; Bowers y Dimmitt 1994; Steyn *et al.* 1996; Abd El-Ghani 1997). Estos factores desencadenantes son "interruptores" que rompen la latencia de yemas y permiten el inicio de los procesos de desarrollo de estructuras florales (Loomis y Connor 1992; Bowers 2007; Crimmins *et al.* 2010). Además del tipo de hábitat, la respuesta de las plantas ante los cambios de humedad y de temperatura es influida por la forma de vida; en el caso de plantas suculentas como los cactus, el inicio de su floración es menos susceptible a los cambios de humedad debido a su capacidad de almacenamiento de agua (Fleming *et al.* 2001). Por esta razón se considera que la floración en estas plantas es desencadenada por otras condiciones bióticas y abióticas, como lo pueden ser interacciones mutualistas y antagonistas, el tamaño de la planta y el fotoperiodo (Munguía-Rosas y Sosa 2010), con señales que varían ampliamente, incluso entre especies congénéricas (Fleming *et al.* 2001; Petit 2001; McIntosh 2002). Ejemplo de esto es la diferencia en la fenología que presentan *Ferocactus cylindraceus* (Engelm.) Orcutt y *F. wislizenii* (Engelm.) Britton & Rose (Cactaceae), especies que a pesar de ser hermanas y presentar distribución simpátrica, muestran periodos de floración diferentes. Por un lado, *F. cylindraceus* comienza a florecer en mayo, y continúa hasta principios o mediados de octubre, con un patrón bimodal de la floración; mientras que los individuos de *F. wislizenii* comienzan a florecer en julio, y continúan hasta principios o mediados de octubre, con un solo pico de intensidad mostrando gran sincronización. Estas diferencias en la fenología de especies relacionadas filogenéticamente podrían indicar diferencias en los factores detonantes de la floración (McIntosh 2002) y de posibles mecanismos para evitar la hibridación o la competencia interespecífica, tratándose de especies simpátricas.

En ciertas cactáceas columnares, la cantidad de radiación que reciben las ramas o los meristemos apicales en los cuales se desarrollan las flores, determina la cantidad de flores producidas. Por lo tanto, las ramas y meristemos orientados al ecuador (de donde se recibe

mayor radiación solar a lo largo del año, Gallardo-Cruz 2009) producen más flores que aquéllos con otras orientaciones, lo cual indica que un factor desencadenante del desarrollo de estructuras reproductivas es la cantidad de radiación solar recibida; esto podría deberse a que la luz es incapaz de traspasar los tallos de las cactáceas, por lo que la energía recibida en una cara de la planta se destina a la producción de las estructuras reproductivas (Nobel 1981; Geller y Nobel 1986).

Entre los factores bióticos que afectan la temporalidad de la floración se encuentran el tamaño del individuo, el cual está vinculado con su capacidad de destinar recursos a las actividades reproductivas, duración y número de flores (Ollerton y Lack 1998; Bustamante y Búrquez 2008), así como la disponibilidad de polinizadores, (Elzinga *et al.* 2007; Munguía-Rosas y Sosa 2010), la efectividad en la transferencia de polen, la tasa de desarrollo del fruto en respuesta a la disponibilidad de recursos y el hábitat, y la capacidad de responder a una señal del ambiente que sincronice la floración de un individuo con sus congéneres (Bawa 1983), ya que la adecuación de un individuo depende directamente de la fenología de floración de individuos coespecíficos (p. ej. Crone y Lesica 2004).

1.4. Influencia de la radiación solar en la floración

Debido a las condiciones climáticas de temperatura, luz y humedad que se presentan en las zonas áridas y semiáridas en las que se distribuyen las cactáceas, éstas han desarrollado adaptaciones que les permiten soportarlas: tallo suculento, cubierta de espinas, pubescencia apical y lateral, costillas y tubérculos, cutícula cérea, entre otras (Gibson y Nobel 1986; Nobel y Loik 1999); además desarrollan orientación e inclinación no aleatorias de las estructuras reproductivas (Johnson 1924; Zavala-Hurtado *et al.* 1998; Tinoco-Ojanguren y Molina-Freaner 2000; Aguilar de la Paz y Zavala-Hurtado 2002) y vegetativas (Ehleringer *et al.* 1980; Nobel 1988; Cano-Santana *et al.* 1992; Valverde *et al.* 2006, 2007). Entre los motivos de la orientación preferencial se encuentran la optimización de captación de radiación fotosintéticamente activa (RFA) y la exposición de las yemas florales a una temperatura adecuada para su desarrollo (Johnson 1924; Zavala-Hurtado *et al.* 1998; Tinoco-Ojanguren y Molina-Freaner 2000). Además, esta orientación podría tener efecto en los eventos reproductivos de las angiospermas, pues se ha reportado que la temperatura interna de las flores actúa como recompensa para los polinizadores (Hocking y Sharplin 1965; Kudo 1995; Patiño *et al.* 2002), y que las temperaturas ligeramente más elevadas a las del medio aceleran

la polinización y por tanto podrían influir en la producción y maduración de frutos y semillas (Stanton y Galen 1989; Totland 1996).

En muchos estudios con cactáceas se ha documentado este fenómeno de orientación preferencial (Gibson y Nobel 1986; Nobel 1988; Zavala-Hurtado *et al.* 1998; Nobel y Loik 1999; Tinoco-Ojanguren y Molina-Freaner 2000). Por ejemplo, *Carnegiea gigantea* (Engelm) Britton & Rose, presenta yemas y flores preferentemente en los sectores este y oeste de la planta (Johnson 1924); *Pachycereus pringlei* (S. Watson) Britton & Rose, en Sonora, presenta la mayoría de las estructuras reproductivas con orientaciones este, sur y oeste (Tinoco-Ojanguren y Molina-Freaner 2000); *Trichocereus chilensis* (Colla) H. Friedrich & G.D. Rowley y *T. litoralis* (Johow) H. Friedrich & G.D. Rowley, dos especies columnares del hemisferio sur muestran el mayor número de flores en el sector norte del tallo (Rundel 1974). Rosas-García (2010) reportó también una mayor producción de flores y frutos en individuos en la ladera sur (con mayor incidencia de radiación solar y mayor temperatura promedio) para *Myrtillocactus geometrizans* (Mart. ex Pfeiff.) Console. En *Pachycereus weberi* (J. Coulter) Backeb, las flores que crecen en ramas orientadas al sur producen más óvulos, más semillas, y semillas más pesadas, apoyando la evidencia de la relación positiva entre la radiación fotosintéticamente activa (RFA) y el éxito reproductivo de las flores (Figuroa-Castro y Valverde 2011).

La orientación diferencial de estructuras reproductivas se ha explicado por la hipótesis propuesta por Tinoco-Ojanguren y Molina-Freaner (2000) en *P. pringlei*, quienes explican que la inducción de areolas floríferas depende de la acumulación de carbohidratos, que a su vez depende de la radiación fotosintéticamente activa y la influencia de ésta en la captura de CO₂; por lo tanto, sólo las areolas con mayor incidencia de radiación solar podrán alcanzar un nivel de carbohidratos óptimo para el desarrollo de estructura florales.

1. 5. ¿Por qué florecer sincrónicamente?

1.5.1. Ventajas de la floración sincrónica. El patrón de floración sincrónica ha sido explicado por hipótesis en las cuales las interacciones planta-animal y el éxito en la reproducción sexual de la planta (medida por la alta disponibilidad de consortes) son las principales causas de dicho fenómeno. Por ejemplo, se propone que la floración en masa atrae a un grupo de polinizadores oportunistas que actúan de manera densodependiente (Faegri y Van Der Pijl 1971; Gentry 1974; Opler *et al.* 1976), de manera que los individuos que florecen fuera de esta sincronía no alcanzan el número umbral de flores necesarias para atraer polinizadores

(Domínguez 1990), pues algunos de ellos pueden discriminar entre parches que varían en su densidad de flores (Bullock *et al.* 1989).

En cuanto al aumento en la disponibilidad de consortes (*mate availability*), se ha propuesto que las interacciones antagónicas entre polinizadores, como la competencia, y la interferencia entre polinizadores aumentan el movimiento de los mismos entre individuos favoreciendo la polinización cruzada (Gentry 1978; Mori y Pipoly 1984). Un ejemplo de esto sucede en *Melinis minutiflora* P. Beauv (Poaceae) que sigue un patrón de floración sincrónico y masivo que se ha demostrado favorece la atracción simultánea de numerosos polinizadores. En esta especie, la floración masiva aumenta el movimiento de los polinizadores entre individuos debido a una competencia de los polinizadores por el recurso néctar y por un posible intento de desplazamiento, esta interacción entre los polinizadores favorece el desplazamiento de las abejas entre individuos y con ello la polinización cruzada (Mori y Pipoly 1984).

Cuando la floración es masiva y coinciden la mayoría de los individuos reproductivos, aumenta la probabilidad de entrecruzamiento y se reduce la limitación por polen, ambos procesos actúan como presiones selectivas que favorecen la sincronía (Holtum 1954; Whitehead 1969; Stern y Roche 1974, Opler *et al.* 1976; Primack 1985). Además, hay más variabilidad en los granos de polen que llegan a un estigma, de modo que la selección de los tubos polínicos por la planta receptora aumenta la calidad de la progenie (Primack 1985).

El patrón de floración sincrónico podría favorecer también la disminución de la interferencia heteroespecífica de polen que se da como resultado de la competencia por polinización; ésta tiene lugar cuando especies simpátricas de plantas comparten una comunidad de polinizadores (Galeno y Gregory 1989), y la disponibilidad de polen compatible, el área receptiva del estigma y las visitas de polinizadores son limitados (Waser 1978). La polinización con polen heteroespecífico representa un gasto energético debido al número total de polen efectivo disperso, que al llegar a estigmas de otra especie no será exitoso. Esta interferencia heteroespecífica de polen, puede tener muchas consecuencias a diferentes escalas. A escala ecológica se puede presentar interferencia en el reconocimiento de granos de polen compatibles, bloqueo físico de la germinación de polen heteroespecífico, disminución en la adecuación de las especies de plantas competidoras, e incluso la exclusión competitiva de alguna de ellas. Evolutivamente, la competencia por polinizadores fomenta la selección de un mayor atractivo floral, la especialización hacia vectores alternativos, cambios

morfológicos, así como cambios en el periodo de floración de alguna o ambas especies, da tal modo que se evite la transferencia heteroespecífica de polen (Galeno y Gregory 1989).

Heinrich y Raven (1972), por su parte, proponen que la floración sincrónica se debe a las relaciones entre los costos y los beneficios durante el forrajeo de los polinizadores; es decir, el gasto energético en los polinizadores cuando forrajean en plantas con floración sincrónica es menor, ya que, según la teoría del forrajeo óptimo, tienen que recorrer menos distancia para visitar más flores y por tanto obtener más alimento. Esta preferencia de los polinizadores oportunistas hacia las flores que ofrecen una alta cantidad de recursos, producto de la floración sincrónica y relativamente fugaz, se le denomina preferencia lábil (Waser 1986).

Otra relación planta-animal que podría explicar este patrón de floración es el llamado “escape a la depredación”. Se propone que este patrón de floración produce a su vez una sincronía en la producción de semillas, por lo que una parte de la cosecha se destinaría a saciar a los depredadores y una notable porción de dichas semillas podría sobrevivir, semillas que bajo condiciones de poca producción serían consumidas en mayor proporción (Janzen 1971). En 1979, Augspurger demostró que individuos de *H. prunifolius* inducidos a florecer fuera de sincronía tuvieron una producción de semillas muy pobre, principalmente porque fallaron al atraer polinizadores o porque fueron más atacados por depredadores de semillas. Aunque el concepto de escape a la depredación suele utilizarse en el caso de la depredación de semillas, este concepto podría hacerse extensivo a todas las estructuras reproductivas. En este sentido, la floración sincrónica también representaría un escape a la depredación de las estructuras reproductivas, evitando así el consumo de flores por florívoros (Toy 1991).

1.5.2. Desventajas de la floración sincrónica. No obstante las ventajas de floración sincrónica, también podría afectar negativamente los sistemas de cruce de las plantas. Una de las desventajas de la floración sincrónica es la endogamia, pues el forrajeo limitado de los polinizadores traería como consecuencia mayor probabilidad de cruces geitonogámicas (i.e., entre flores del mismo individuo); esto se debe a que un polinizador territorial prefiere visitar todas las flores de un individuo disminuyendo así su gasto energético pero provocando un menor movimiento de polen, con lo cual se reduciría la tasa de polinización cruzada (Domínguez y Dirzo 1995). Por lo tanto, existe un *trade-off* (compromiso o intercambio) entre un mayor despliegue floral que atraiga mayor número de polinizadores y que proporcione mayor diversidad de polen, y la limitada dispersión del polen debida al forrajeo de los polinizadores que origine endogamia (De Jong y Klinkhamer 1994). En las plantas con patrón

de floración sincrónico pueden presentarse al menos dos estrategias para evitar la geitonogamia que se presenta como producto de la sincronía floral: i) poca producción de néctar para incitar a los polinizadores a forrajear en un mayor número de individuos para cubrir su demanda de alimento o ii) mayor producción de néctar, lo que provocaría que un gran número de polinizadores interactúen de manera competitiva, lo cual como ya se dijo, originaría mayor movimiento entre individuos (Gentry 1978).

Por otra parte, los patrones de floración asincrónica también pueden ser favorecidos por la selección natural, pues fuerzas selectivas como las variaciones que se presentan en el estado del tiempo de un año a otro, así como variaciones en el inicio de la temporada de visitas de polinizadores y depredadores pueden estar moldeando la fenología. La estocasticidad ambiental podría favorecer, en distintos años, a individuos que florecen de manera temprana, mediana o tardía en el periodo de floración, pues de esta forma se tienen oportunidades para la reproducción en tiempos diferentes, y la probabilidad de que algunas flores sean exitosas aumenta (estrategia tipo *bet-hedging*, Fenner 1998). Esto siempre y cuando la característica a seleccionar no sea la capacidad de responder al estímulo “interruptor”. Un ejemplo de esto lo reportó Zimmerman (1988) para *Polemonium foliosissimum* Gray (Polemoniaceae), en la cual los individuos que florecieron de manera temprana o tardía en un periodo de floración eran más propensos a la polinización cruzada, debido quizá a que presentan un menor número de flores por lo que los polinizadores se ven obligados a ir de un individuo a otro para cubrir su demanda de alimento; esto podría ser aplicado también para especies con patrones de floración asincrónicos (Rathcke y Lacey 1985).

En conclusión, es claro que para algunas especies la sincronía en la floración confiere ventajas medibles a nivel individual y/o poblacional: los individuos más sincrónicos tienen más oportunidades de encontrar consortes; pueden tener mayor adecuación porque son más visitados por los polinizadores, ya que una población con un gran despliegue floral puede atraer a un mayor número de polinizadores; además, los individuos de una población con floración sincrónica tienen una gran probabilidad de dejar semillas sanas ya que comparten los riesgos de depredación con otros individuos. Por otro lado, la floración sincrónica también presenta desventajas individuales como la endogamia, y poblacionales como una alta probabilidad de que todo el periodo floral se presente en condiciones ambientales adversas (Tabla 1).

Tabla 1. Comparación de los efectos de la sincronía y la asincronía floral en la reproducción de las plantas.

	Nivel al que aplica individual (I) o poblacional (P)	Sincronía	Asincronía	Fuente
Disponibilidad de parejas potenciales	I	Alta	Baja	Whitehead (1969)
Atracción de polinizadores	P	Alta	No se alcanza el umbral de atracción de polinizadores	Faegri y Van Der Pijil (1971); Gentry (1974); Opler <i>et al.</i> (1976)
Conducta de los polinizadores	I y P	Competencia de los polinizadores por el néctar y por ende mayor polinización cruzada	Poca competencia de los polinizadores y menor movimiento entre individuos	Gentry (1978); Mori y Pipoly (1984),
Geitonogamia	I	Alta	Baja	Domínguez y Dirzo (1995)
Flujo de polen	P	Restringido	Amplio	Ausperger (1983)
Variabilidad genética de los granos de polen que llegan al estigma (selección sexual)	I	Alta	Baja	Primack (1985)
Escape a la depredación	P	Una alta proporción de estructuras reproductivas y semillas escapan a la depredación	Mayor probabilidad de depredación	Ausperger (1979)
Estocasticidad ambiental	I y P	Mayor probabilidad de florecer en situaciones desfavorables	Menor probabilidad de florecer en situaciones desfavorables	Bawa (1983)

1.6. Índices de sincronía floral

Los parámetros que se utilizan con más frecuencia en estudios sobre fenología floral son: i) frecuencia con que sucede la reproducción en un año, ii) el tiempo en que sucede (incluyendo tanto la fecha del inicio como la del pico máximo de la floración), iii) la duración del evento, iv) la magnitud (el promedio y la variabilidad entre los individuos respecto a la fecha de máxima floración) y v) el grado de sincronía dentro y entre individuos (Fenner 1998). Para evaluar éste último punto, es decir, los patrones de sincronía a nivel individual y poblacional, existen análisis cuantitativos denominados índices de floración. La sincronización entre individuos es la más comúnmente reportada, basándose, en muchos casos, en la superposición de la floración de las plantas; sin embargo esta cuantificación no describe la sincronización intra-individuo (Bolmgren 1998). A continuación se describen algunos índices que miden la sincronía floral.

Rathcke y Lacey (1985) propusieron un enfoque en el cual la sincronización se traducía en igualdad de varianzas. Este enfoque fue adoptado por Gorchov (1990), quien utilizó la desviación estándar de las fechas de apertura de las flores censadas en una planta individual; es decir, entre menos variación en la antesis de las flores individuales, la sincronía es mayor. Sin embargo esta medición deja a un lado la longevidad de las flores.

Eriksson y Ehrlé (1991), posteriormente, para medir sincronía en la fructificación, introdujeron la persistencia del fruto (*PF*) utilizando el cociente persistencia de fruto/rango de fructificación. De manera que para medir la sincronización dentro del individuo utilizaron la siguiente fórmula:

$$I = \frac{PF}{PR}$$

donde:

I = sincronía en la fructificación

PF = persistencia de los frutos individuales

PR = duración del periodo durante el cual el individuo produzca frutos maduros

y para medir la sincronía del individuo con respecto a la población utilizaron la fórmula:

$$I = \frac{PR}{PP}$$

donde:

PP = duración del periodo de fructificación en la población.

Para este índice, la unidad es el valor máximo de sincronía, por lo que los valores de $I = 1$ indican sincronía completa, es decir, coincidencia total entre la fructificación de un determinado individuo y la fructificación de los demás individuos. Sin embargo este índice no considera la variación en la aparición de los frutos, por lo que no distingue entre individuos con baja o alta sincronía.

Para medir la sincronía dentro de un individuo, Bolmgren (1997) propone una función de dos variables independientes, la persistencia media de las flores individuales y la variación en la aparición de las flores (desviación estándar); en este índice los individuos con una baja variación son los individuos más sincrónicos.

Entre las maneras de medir la sincronía entre individuos se encuentra la reportada por Augspurger (1983) y Gómez (1993), en la cual el índice de sincronización del individuo (X_i) es una función del número de individuos de la población, el número de días que el individuo está floreciendo y el número de días que coincide la floración del individuo en relación con otro. Este índice nos dice que el nivel individual y colectivo de sincronía siempre aumenta cuando disminuye la duración de la floración. La ventaja de este índice de floración, es que proporciona un índice de sincronía de la población (Z) y de cada individuo (X_i), los cuales pueden compararse entre poblaciones e individuos pues están acotados entre 0 (asincronía total) y 1 (individuos totalmente sincrónicos). Augspurger (1983) reporta la siguiente fórmula para calcular el índice de sincronía de un determinado individuo en relación con sus congéneres, siendo X_i el índice de sincronía para el i -ésimo individuo:

$$X_i = \left(\frac{1}{n-1}\right) \left(\frac{1}{f_i}\right) \sum_{j=1}^n e_{j \neq i}$$

donde:

e = número de días que los dos individuos i y j están floreciendo de forma sincrónica, $j \neq i$

f = número de días que el individuo i está floreciendo

n = número de individuos en la muestra de la población.

Este índice puede tomar valores de 0 a 1, de tal manera que cuando $X_i = 1$, se produce una sincronía perfecta, es decir todos los días de floración de la planta i se superponen con los días de floración de cada otro individuo j , cuando $j \neq i$; y cuando $X_i = 0$, no hay sincronía, es

decir, los días de floración del individuo i no coinciden con los días de floración de cualquier otro individuo j , cuando $j \neq i$.

En este mismo trabajo, Ausgpurger (1983) propone un índice Z para medir la sincronía en la población, la fórmula a seguir es la siguiente:

$$Z = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n X_i$$

donde:

Z = índice de sincronía del individuo i con respecto a sus congéneres según la fórmula antes explicada

X_i = índice de sincronía individual.

1.7. Fenología de las flores en la familia Cactaceae

Se sabe que en la familia Cactaceae se requieren de vectores bióticos para llevar a cabo la polinización ya que la mayoría de las especies tienden a la entrecruza y evitan la autofecundación, a pesar de presentar hermafroditismo (Mandujano *et al.* 2010). Los polinizadores más comunes en esta familia son las abejas solitarias, como los géneros *Diadasia*, *Lasioglossum*, *Perdita*, *Macrotera*, *Megachile*, por mencionar algunos (Beutelspacher 1971; Mandujano *et al.* 1996; Schlindwen y Wittmann 1997; Nassar y Ramírez 2004; Oaxaca-Villa *et al.* 2006). En algunos casos se ha observado la frecuente presencia de polinizadores exóticos, como *Apis mellifera* (Martínez-Peralta y Mandujano). En el caso de cactus columnares se reporta la quiropterofilia como principal síndrome de polinización (tribu Pachycereeae y Cereeae, Torres-Ruíz 2003; Bustamante *et al.* 2010), aunque en todos los casos, ya sea de manera continua o esporádica se pueden presentar aves, polillas u otros insectos (Bustamante *et al.* 2010). Esta condición de polinización por vectores bióticos está estrechamente ligada a la fenología de la floración, pues podría favorecer al patrón de floración sincrónica ya que las hipótesis propuestas para explicar este patrón se basan en la atracción de un mayor número de polinizadores (Bustamante *et al.* 2010).

Muchas de las especies de Cactaceae presentan floración en primavera, lo cual es particularmente notable en el género *Opuntia* MILL (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada 1991). Sin embargo, numerosas especies presentan floración otoñal (los géneros *Ariocarpus*

Scheidweiler y *Obregonia* Fric) o incluso invernical (p. ej. *Turbincarpus valdezianus* (H.Moeller) Glass & R.A. Foster) (Mandujano *et al.* 2010). En cuanto a su periodo de floración, son pocos los trabajos que reportan de manera detallada la fenología de una población. Entre las cactáceas globosas con periodos de floración cortos están *Echinomastus erectocentrus* (J.M.Coult.) Britton & Rose y *Echinocereus engelmannii* var. *acicularis* L.D. Benson (Johnson 1992); en esta última se presenta un periodo de floración más largo que la primera, con picos de floración que alcanzan las dos semanas y periodos que llegan a durar un mes. En otras especies se presentan periodos de floración mucho más extendidos que llegan a durar incluso todo el año o bien con varios picos de floración (Johnson 1992).

Como ejemplos de floración sincrónica se encuentran varias poblaciones del género *Ariocarpus*. Por ejemplo, en una población de *A. fissuratus* (Engelm.) K.Schum., se determinó que el pico de floración dura aproximadamente una semana, con el máximo número de flores abiertas para los días 3 y 4; por tanto, se propuso un patrón de floración de tipo sincrónico y masivo que ayudaría a atraer diversos polinizadores, reducir la limitación por polen y reducir la depredación de semillas (Martínez-Peralta y Mandujano 2011). Por otro lado, en *A. scaphirostris* Boed. se observó un pico de floración de 4 días (Álvarez-Lagunas en preparación). En otras especies del género (*A. agavoides* (Castañeda) E.F. Anderson, *A. retusus* Scheidw., *A. trigonus* (F.A.C. Weber) K. Schum.) también se han observado episodios masivos de floración, aunque no queda claro si la floración de un año consta de un único pico de floración o de varios episodios de este tipo. Por ejemplo, se ha reportado que *A. trigonus* presenta un periodo de floración que va de mediados de octubre hasta diciembre (Martínez-Ávalos 1993), pero con la característica de que presenta varios pulsos de floración masiva (Martínez-Peralta, obs. pers.). Para la familia Cactaceae no se han reportado índices ni pruebas estadísticas que evalúen cuantitativamente un patrón de floración sincrónica.

2. OBJETIVOS E HIPÓTESIS

El objetivo de este trabajo es describir y evaluar el patrón de floración presente en *Ariocarpus kotschoubeyanus* y relacionarlo con el éxito reproductivo de los individuos en una población ubicada en Congregación San Miguel del Carmen, municipio de Tula, Tamaulipas, México. Por tanto los objetivos particulares son:

1. Evaluar cuantitativamente el patrón de floración de *A. kotschoubeyanus* mediante un índice de sincronía floral.
2. Medir el éxito reproductivo que le confiere la sincronía floral a la especie con relación a la reproducción cruzada, estimada conforme al número de visitas de polinizadores.
3. Medir el éxito reproductivo que le confiere la sincronía floral a la especie de manera directa con relación a la producción y la calidad de las semillas.
4. Identificar taxonómicamente los polinizadores de *A. kotschoubeyanus*.
5. Analizar si existe relación entre la densidad de flores en un parche de individuos en floración y la frecuencia de visitantes florales.
6. Medir el efecto de la radiación solar sobre la sincronía floral de *A. kotschoubeyanus* en condiciones de invernadero.

Hipótesis

Si la sincronía en la floración representa una característica ventajosa para la reproducción sexual, entonces un miembro de la población que florece más cercano al pico de floración tendrá mayor éxito reproductivo en comparación con otro individuo que florezca en un tiempo más alejado del pico de floración. Este éxito reproductivo puede ser evaluado indirectamente como la cantidad de visitas de polinizadores, y directamente como la producción de frutos y semillas. Esto se relaciona directamente con tasas más altas de flujo de polen, mayores oportunidades de florecer con individuos compatibles y un mayor potencial para la polinización cruzada.

Por otro lado, si la radiación solar influye de manera positiva en la sincronía floral, entonces los individuos sometidos a mayor radiación solar florecerán más sincrónicamente en comparación con los individuos sometidos a menor radiación solar.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. Descripción de la especie

Ariocarpus kotschoubeyanus (Lemaire) Schumann es una especie de la familia Cactaceae, perteneciente a la subfamilia Cactoideae, tribu Cacteae, género *Ariocarpus*; anteriormente fue llamada *Anhalonium kotschoubeyanum* Lem. y *Roseocactus kotschoubeyanus* (Lem) Berger. (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada 1991).

Se trata de un cacto sin espinas que va del color verde oscuro al verde oliva, de forma subglobosa, que presenta de 3 a 7 cm de diámetro. Su ápice es aplanado y cuenta con una depresión central, generalmente apenas sobresale del nivel del suelo; sus tubérculos son laterales divergentes, alargados y basales en forma triangular y aplanada, el ápice de estos se presenta en forma aguda, de 5 a 13.5 mm de largo y 3 a 10 mm de ancho, se disponen en 5 y 8 series espiraladas, con un surco longitudinal medio y lanoso desde la punta hasta la base del tubérculo. Presenta rizoma engrosado y carnoso de 6 a 8 cm de largo. Las areolas floríferas se sitúan en el surco areolar en la base de los tubérculos y presentan numerosos, largos y sedosos tricomas. Las flores por lo general miden 3 cm de diámetro y tienen origen en el centro de la axila de los tubérculos más jóvenes (en las areolas floríferas), se encuentran rodeadas por un ramillete de tricomas, los segmentos externos del perianto son escasos y blanquecinos, los internos oblanceolados, obtusos o apiculados de color rosado o rojo carmín con una franja media oscura; con pericarpelo y receptáculo desnudos; estambres blancos, anteras pequeñas y amarillas, se presentan granos de polen que van de los 60 a las 65 micras de diámetro. Los frutos son claviformes, de rosa hasta rojos, con aproximadamente 18.8 mm de longitud aunque se pueden presentar desde los 5 mm; las semillas alcanzan 1 mm de largo, son ovoides, negras y tuberculadas (Britton y Rose 1963; Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada 1991; Anderson 2001; Martínez-Peralta *et al.* 2014a,b).

Se reconocen tres variedades distinguibles principalmente por el tamaño del tallo y por el color de la flor. La variedad *Ariocarpus kotschoubeyanus* var. *albiflorus*, distribuida en varias poblaciones de Tamaulipas, presenta flor blanca (Fig. 4), a diferencia de la mayoría de las poblaciones que presentan una flor magenta. La variedad *Ariocarpus kotschoubeyanus* var. *elephantidens* es característica de la región desértica Queretano-Hidalguense, tiene un tamaño más grande que la variedad *Ariocarpus kotschoubeyanus* var. *macdowellii*, la cual se distribuye más al norte. Tanto la variedad *A. kotschoubeyanus* var. *elephantidens* como *A.*

kotschoubeyanus var. *macdowellii* presentan flores magenta, el color típico de la especie (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada 1991).

A. kotschoubeyanus se encuentra distribuida en las llanuras de Coahuila (sureste en la Sierra Paila) y al sur de Querétaro (Moeller-Villar 1993; Anderson 2001), se ha reportado también en los estados de San Luis Potosí, Zacatecas, Nuevo León y Tamaulipas en altitudes de 122 m s.n.m. (Moeller-Villar 1993) y potencialmente en los estados de Hidalgo y Guanajuato (Aguilar-Morales *et al.* 2011). Se encuentra en planicies y colinas bajas en suelos calcáreos y pedregosos o arcillosos dentro de vegetaciones tipo matorral xerófilo y en los márgenes de la región biogeográfica conocida como desierto de Chihuahua (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada 1991; Anderson 1963).



Fig. 4. *Ariocarpus kotschoubeyanus* en floración en Congregación San Miguel del Carmen, Tula, Tamps. Foto: Concepción Martínez-Peralta.

En algunos pueblos mexicanos se utilizan los extractos alcohólicos de *A. kotschoubeyanus* para el tratamiento de reumas y otros malestares y dolores. Se le conoce vulgarmente como pata de venado, pezuña de venado, chaute y en los Estados Unidos de América como “living rock” (Anderson 2001); algunos de estos nombres son compartidos con otros miembros del género debido a sus similitudes morfológicas. Al igual que otras especies del género, *A. kotschoubeyanus* figura en el Apéndice I de la CITES (Anderson 2001) así como en la NOM-059-SEMARNAT-2010 bajo la categoría de riesgo “Sujeta a protección especial”.

3.2. Descripción del área de estudio

La Ciudad de Tula está ubicada al suroeste de Tamaulipas, cuenta con una extensión de 3,062.33 km² ubicada en las coordenadas 22° 59' N, 99° 43' O, a una altitud de 1,173 metros (Fig. 5). Colinda con los municipios de Bustamante, Palmillas y Jaumave al norte; con el estado de San Luis Potosí al sur y oeste; y con los municipios de Jaumave y Ocampo al este (Gobierno de Tamaulipas 2011).

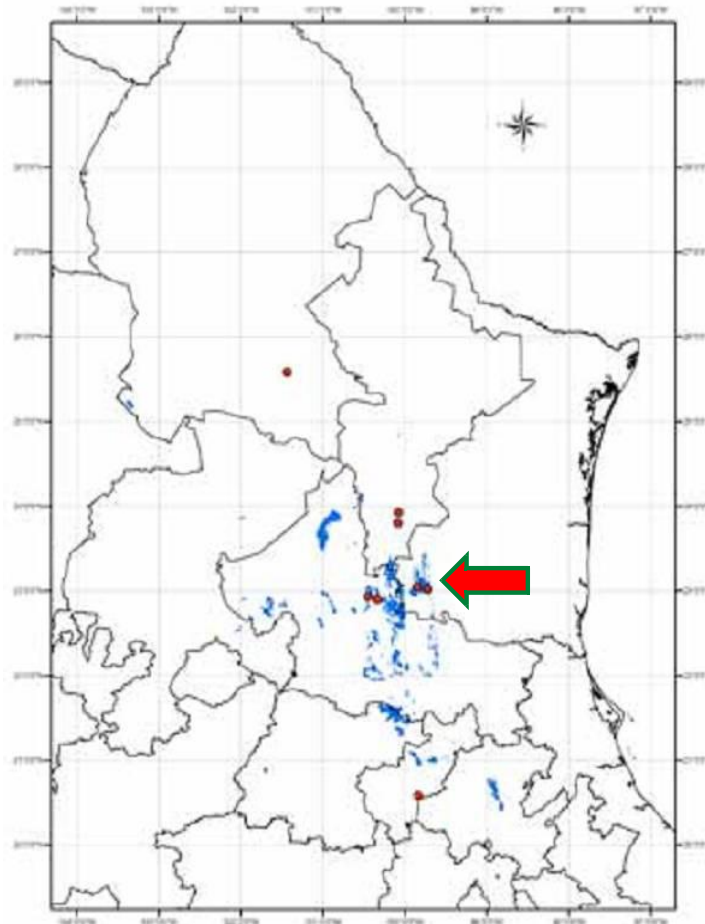


Fig. 5. Ubicación de la Ciudad de Tula Tamps. Tomado de Aguilar-Morales *et al.* (2011).

Tula presenta en la zona centro y al este clima semicálido, estepario en la zona oeste y sur. Las temperaturas máximas oscilan entre los 42°C y 43°C y la mínima entre 4°C y 0°C, con una temperatura promedio anual de 18°C. Las precipitaciones alcanzan un promedio de 400 mm anuales aumentando en el oeste, norte y este entre 500 y 700 mm alcanzando el valor máximo en el centro y este donde se localiza la Sierra Madre Oriental, con un promedio de 700 a 1,000 mm anuales.

Los tipos de vegetación son principalmente mezquitales (*Prosopis* sp.) de aproximadamente 3.5 metros y matorrales espinosos (*Larrea tridentata* Moç. & Seseé ex DC.) de baja altura. Están presentes varias especies de cactáceas como biznaga (*Echinocactus* sp.), pitayo (*Stenocereus queretaroensis* (F.A.C. Weber) Buxb), jacubes (*Acanthocereus* sp.), y diversas especies de *Opuntia* (Gobierno de Tamaulipas 2011).

3.3. Determinación del patrón de floración

Se realizó una revisión de ejemplares de *A. kotschoubeyanus* del Herbario Nacional de México (MEXU) con el objetivo de identificar fechas de colectas con flores y semillas. Se consultó la literatura existente de reportes de floración (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada 1991; Anderson 2001) y se realizaron consultas vía telefónica a la Bióloga Nubbia Gámez, habitante del sitio de estudio, para conocer el periodo de floración. Con base en esta información se realizaron dos salidas de campo, una del 31 de octubre al 7 de noviembre de 2011 correspondiente al periodo de floración, y otra del 9 de marzo al 12 de marzo de 2012 para coleccionar los frutos.

Para medir la sincronía en la de floración y con ello determinar el patrón de floración, se eligieron dos sitios sin área determinada donde fueron marcadas 188 plantas (103 plantas en el sitio 1 y 85 plantas en el sitio 2). Estas plantas fueron monitoreadas por cinco días, durante los cuales se registró la condición de todas sus estructuras reproductivas: botón, anthesis (apertura de la flor) y senescencia (flor en postanthesis). Debido a que observamos daños por florivoría, también registramos si la flor fue dañada. Sin embargo, a partir del día dos, en ambos sitios las plantas fueron cubiertas con bolsas de tul durante la noche para evitar la florivoría que se presentó durante la primera noche por un depredador desconocido. Estos datos de fenología diaria se usaron para calcular el índice de sincronía individual (X_i) y poblacional (Z) de Augspurger (1983) por medio de un código desarrollado en MATLAB (A.B. Martínez-Peralta).

Con fines comparativos con la población bajo estudio, se calcularon también los índices de sincronía X_i y Z de otras poblaciones del género muestreadas previamente: *A. kotschoubeyanus* (Congr. San Miguel del Carmen, Tamps., 2007), *A. fissuratus* (Cuatrociénegas, Coah., 2005) y *A. trigonus* (Chihue, Tamps., 2007) (Martínez-Peralta *et al.* datos no publicados).

3.4. Tasa de visita de polinizadores

En el periodo que va del 31 de octubre de 2011 al 7 de noviembre de 2011 se trabajó con parches de 4 m² elegidos de manera dirigida y calificados como densos (más de 10 individuos en flor) y no densos (menos de 10 individuos en flor); se eligieron 29 parches densos y 30 parches no densos a lo largo de cuatro días. Esta clasificación fue para evitar sesgos pues en la población se presentaron diferencias en el número de flores entre los parches y, debido a que la atracción de polinizadores puede ser densodependiente, se pueden presentar efectos distintos a diferentes escalas. Se trabajó en intervalos de tiempo de 30 minutos, a partir de las 10:00 (hora aproximada de apertura floral), y hasta las 16:00 (hora aproximada de cierre floral). En cada intervalo de tiempo, se realizaron observaciones simultáneas en un parche denso y uno no denso, al término de los 30 minutos se cambiaba de parche de observación. Durante este periodo de tiempo se registraban por cada flor el número de visitantes florales, así como la morfoespecie; además, se registró la densidad floral del parche (número de flores totales por parche), hora y día de observación. Una flor de una planta de cada uno de los parches observados fue rigurosamente marcada. La flor marcada fue revisada en marzo de 2012 para registrar el éxito en la producción de frutos (para esto se descartaron las plantas que para entonces habían muerto). El fruto fue guardado en bolsas de papel estraza para su posterior traslado al laboratorio donde las semillas fueron limpiadas y contadas. Al tratarse de flores principalmente autoincompatibles (Martínez-Peralta *et al.* 2014a,b), se esperaba que las observaciones de los frutos y semillas reflejaran directamente la actividad de los polinizadores y no de autofecundación.

Para el análisis de las visitas de polinizadores se realizaron tablas de contingencia que fueron analizadas por medio de pruebas de independencia de χ^2 , donde los valores esperados fueron el resultado de multiplicar el total de cada fila por el total de cada columna y dividirlo entre el gran total en cada tabla de contingencia. Por un lado, se analizó si existe relación entre la densidad del parche floral y el día de observación sobre la frecuencia de visitas considerando todas las morfoespecies. Un segundo conjunto de análisis consideró el día de observación y la frecuencia de visitas por flor para cada morfoespecie de polinizador. Para cada caso, se calcularon los residuales ajustados para conocer qué casillas tenían más o menos visitas de las esperadas por azar (Everitt 1977).

Se aplicó una correlación no paramétrica (ρ de Spearman) para medir la relación existente entre el índice de sincronía floral individual X_i (variable independiente), esperando

que las plantas con valores de X_i pequeños tuvieran menor producción de semillas que las plantas con valores altos de X_i .

3.5. Identificación de polinizadores

Durante las observaciones de frecuencia de visitantes florales, se capturó al menos un ejemplar de cada morfoespecie que visitó las flores en cámaras letales de acetato de etilo. Los ejemplares fueron montados en una placa de poliestireno usando alfileres entomológicos para su posterior identificación. Para identificarlas a nivel de género, se usó el manual *The bee genera of North America*, de Michener *et al.* (1994).

3.6. Efecto de la radiación solar sobre la fenología floral

El efecto de la radiación solar sobre la fenología de la floración se determinó experimentalmente en el invernadero de la Universidad Autónoma Metropolitana unidad Xochimilco. Se destinaron 82 individuos de *A. kotschoubeyanus* provenientes de la población de Tula, Tamaulipas, sembrados desde hace 6 años en macetas individuales de 1.5 L de capacidad. Los 82 individuos fueron asignados al azar a tres tratamientos de radiación solar: 1) radiación alta: 0% de extinción de luz ($n = 27$); 2) radiación media: 30% de extinción de luz ($n = 27$); 3) radiación baja: 50% de extinción de luz ($n = 28$). Para lograr los niveles de radiación media y baja se cubrió cada maceta con cuadros de 20 cm² de malla sombra comercial, la cual proporciona la extinción de luz deseada. El suero de todas las macetas se mantuvo a capacidad de campo mediante un riego semanal de un cuarto de litro de agua. Para unificar las condiciones a las que estaban expuestas las plantas, éstas se rotaron cada semana en las tres mesas disponibles en el invernadero, ya que contaban con condiciones distintas de exposición de luz. Se registró la producción de botones florales cada semana hasta que al menos tres plantas los presentaron, a partir de entonces se registró cada tercer día el número de flores y el día en que éstas se presentaron. Las variables de respuesta fueron el número de flores y el índice de sincronía individual y poblacional de Augspurger (1983) para cada tratamiento de radiación.

Se realizó una prueba de bondad de ajuste de χ^2 para probar si la frecuencia de individuos que florecieron por tratamiento difiere de una distribución equitativa de frecuencias, para lo cual se escalaron los valores observados a 23 (máximo número de individuos que presentaba un tratamiento) y se calcularon los valores esperados dividiendo el total individuos que florecieron entre tres (total de tratamientos del experimento).

4. RESULTADOS

4.1. Determinación del patrón de floración

Se observaron diferencias en la dispersión de los índices de sincronía individual (X_i) en los diferentes sitios de estudio de *A. kotschoubeyanus*. En el sitio 1 del área de estudio (*A. kotschoubeyanus* 2011) el valor mínimo de X_i que se presentó fue de 0.29 y el máximo de 0.55 ($\bar{X} \pm \text{d. e.} = 0.43 \pm 0.07$); mientras que los índices de X_i para el sitio 2 del área de estudio (*A. kotschoubeyanus* 2011) se concentraron en valores altos, el valor mínimo de X_i que se presentó fue de 0.05 y el valor máximo de 0.8 (0.68 ± 0.24); *A. kotschoubeyanus* en la temporada de floración 2007 presenta un valor mínimo de X_i de 0.13 y un máximo de 0.48 (0.37 ± 0.11); *A. fissuratus* presentó un valor mínimo de X_i de 0.23 y un máximo de 0.94 (0.72 ± 0.17); y *A. trigonus* presentó un valor mínimo de X_i de 0.20 y un máximo de 0.80 (0.62 ± 0.13). En todos los casos se presentaron puntos atípicos (Fig. 6).

En cuanto al índice de sincronía poblacional Z , el sitio 2 del área de estudio presentó un valor más alto (0.68) que el sitio 1 (0.44). El valor más alto de índice de sincronía poblacional Z se presentó en la población de *A. fissuratus* (0.72) y el valor más bajo en *A. kotschoubeyanus* para la temporada de floración de 2007 (0.37). En esta última temporada de floración, se presentaron dos picos florales en la gráfica de la distribución temporal del número de flores, a diferencia del resto de las poblaciones que se analizaron, las cuales presentaron sólo un pico en la floración (Fig. 7).

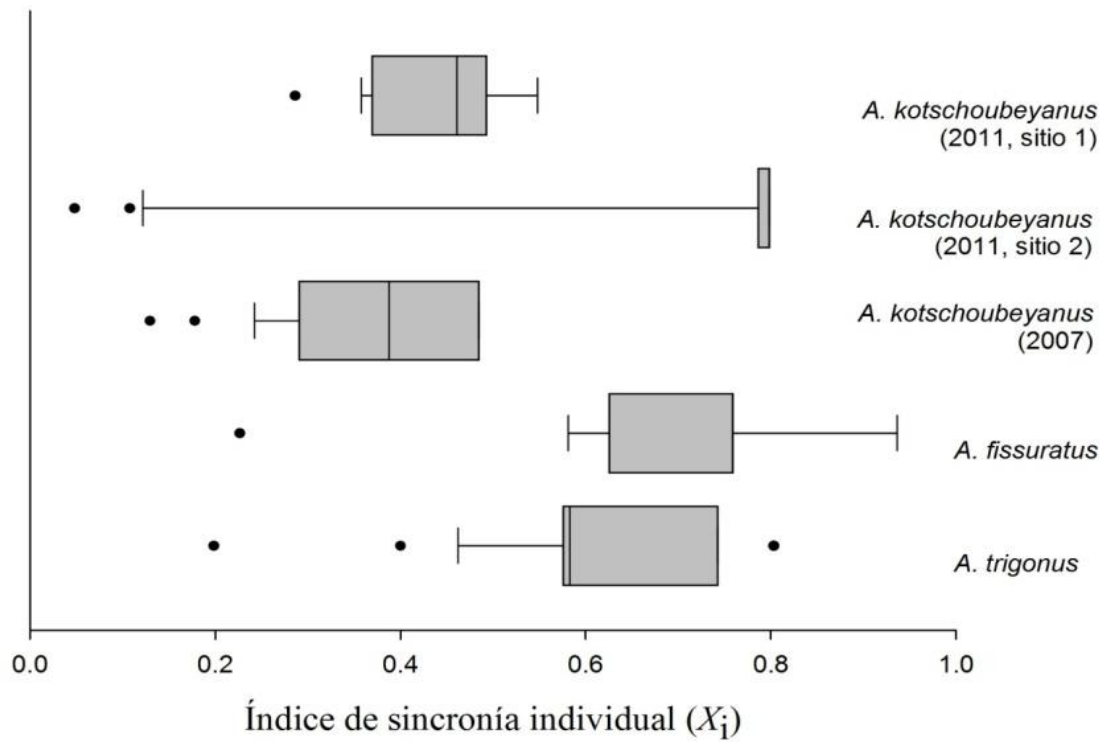


Fig. 6. Distribución de los índices de sincronía individual de Augspurger (1983) que puede tomar valor de 0 (total asincronía) a 1 (total sincronía floral de un individuo con el resto de la población). *A. kotschoubeyanus* (sitio 1, 2011) $n = 42$; *A. kotschoubeyanus* (sitio 2, 2011) $n = 43$; *A. kotschoubeyanus*, 2007 $n = 44$; *A. fissuratus* $n = 32$; *A. trigonus* $n = 89$. La gráfica de caja y bigote muestra la mediana, la d.e., el rango intercuartil y los datos atípicos.

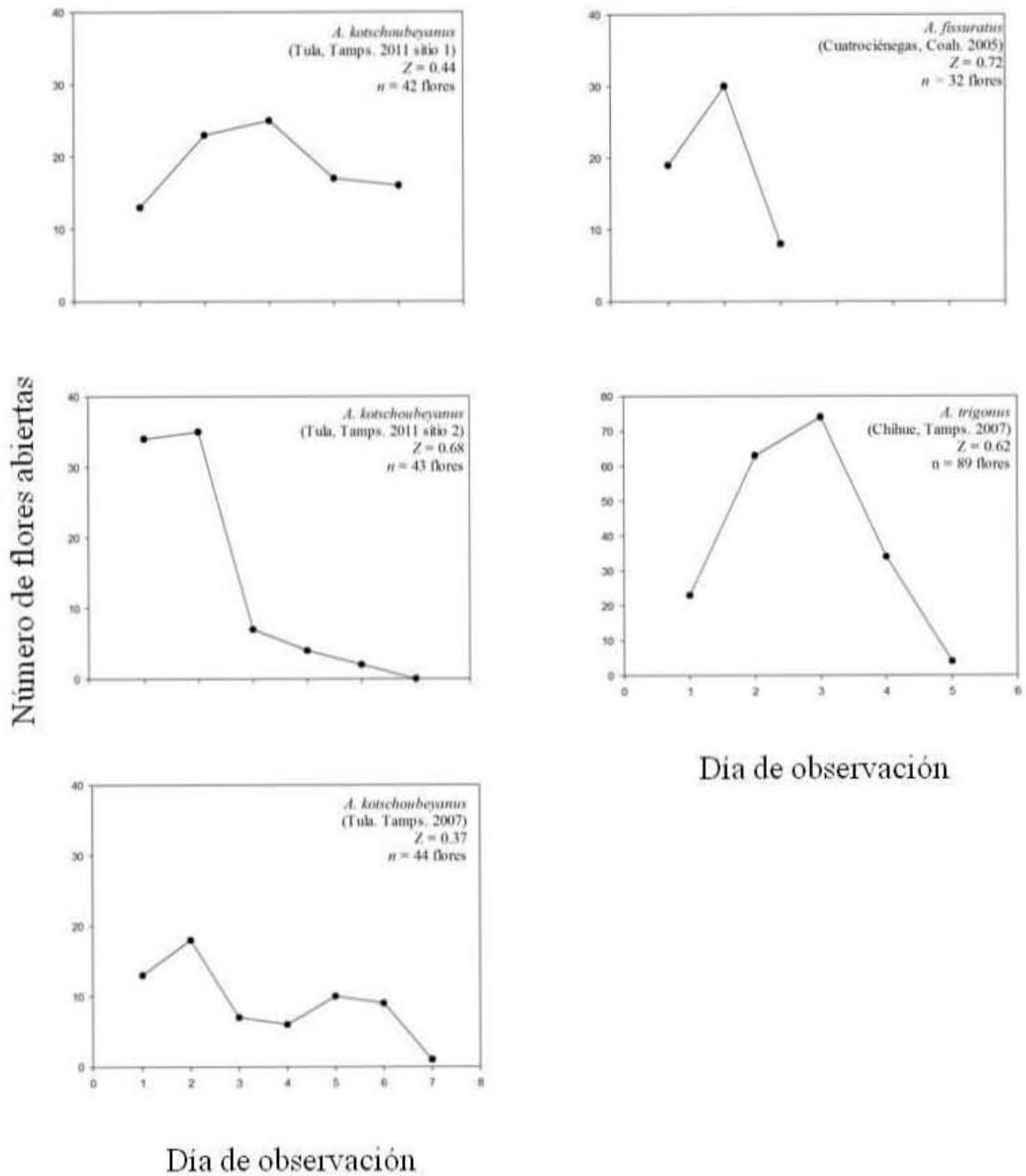


Fig. 7. Periodo de floración en tres especies del género *Ariocarpus*. Se muestra el número de flores abiertas en los diferentes días del periodo floral. Para cada muestra se indica el índice poblacional de Augspurger ($Z = 0$, total asincronía; $Z = 1$, total sincronía) (1983).

4.2. Identificación y visita de polinizadores

Durante las observaciones realizadas del 31 de noviembre al 7 de octubre de 2011 en parches con distinta categoría de densidad floral, se registraron seis morfoespecies de visitantes florales que se separaron en los siguientes grupos: *Lasioglossum* sp1, *Lasioglossum* sp2, *Agapostemon* sp., Megachilidae, *Apis mellifera* y Lepidoptera, de entre las cuales, la morfoespecie *Lasioglossum* sp1 fue la más frecuente (Fig. 8).

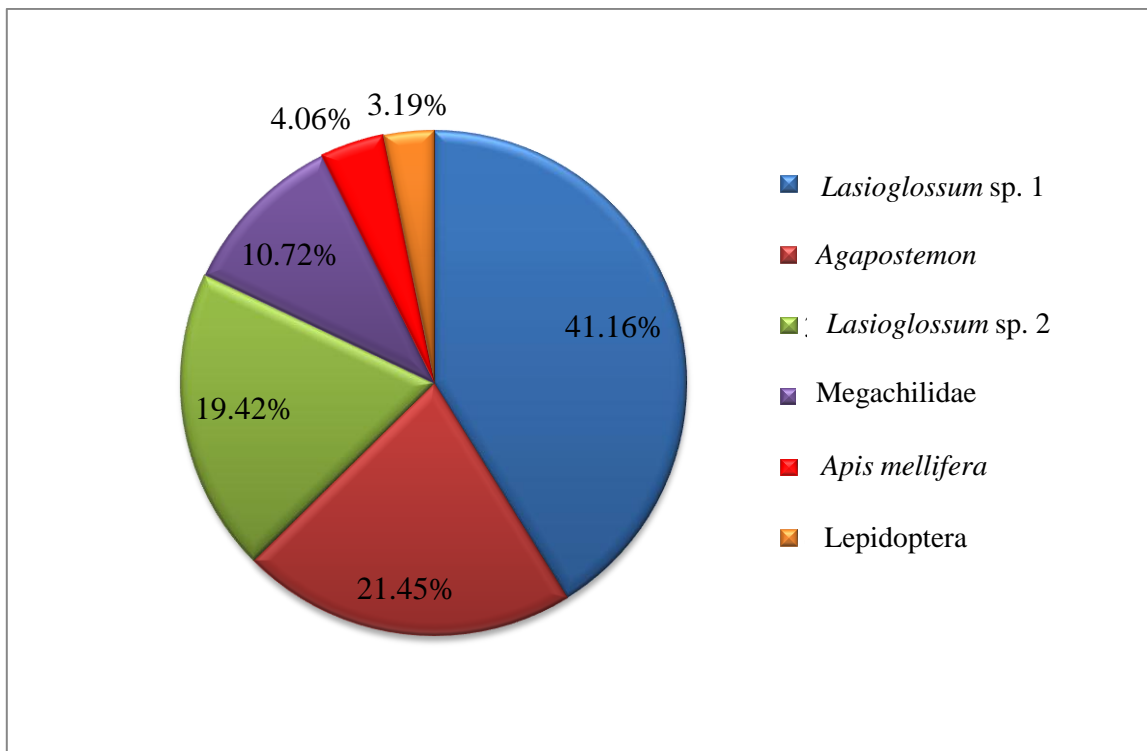


Fig. 8. Proporción de visitas de las morfoespecies de visitantes florales en flores de *A. kotschoubeyanus* durante la temporada reproductiva de 2011 en Tula, Tamaulipas, México. La proporción de visitas está calculada a partir de un total de 345 visitas observadas en 442 flores. *Apis mellifera* y Lepidoptera no fueron tomadas en cuenta en las tablas de contingencia por representar una baja proporción del total de visitas (Everitt 1977).

Durante los días de observación se da un comportamiento similar entre el número de flores y las visitas totales de polinizadores, de manera que ambas variables presentan valores bajos el primer día de observación que se incrementan el día 2 y el día 3, y decrecen abruptamente el día 4 (Fig. 9). Sin embargo, al ponderar las visitas de polinizadores por el número de flores observadas esta similitud se hace menor, el día 1 hay un bajo número de polinizadores y pocas flores, el día 2 el número de flores incrementa ligeramente y el promedio de visitas aumenta de manera notoria, el día 3 ambas variables aumentan, mientras que el día 4 el

promedio de visitas continúa aumentando y el número de flores decrece considerablemente (Fig. 10)

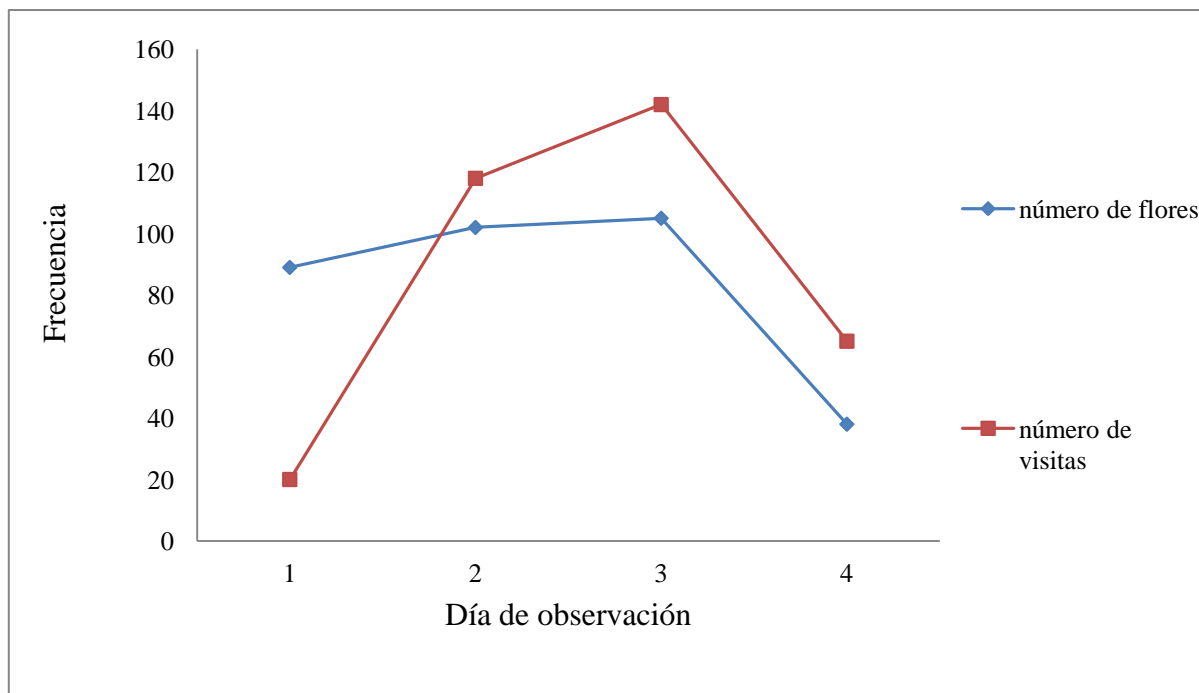


Fig. 9. Frecuencia de flores y de visitas totales considerando parches densos y no densos de *A. kotschoubeyanus* durante noviembre 2011 en Tula, Tamaulipas, México.

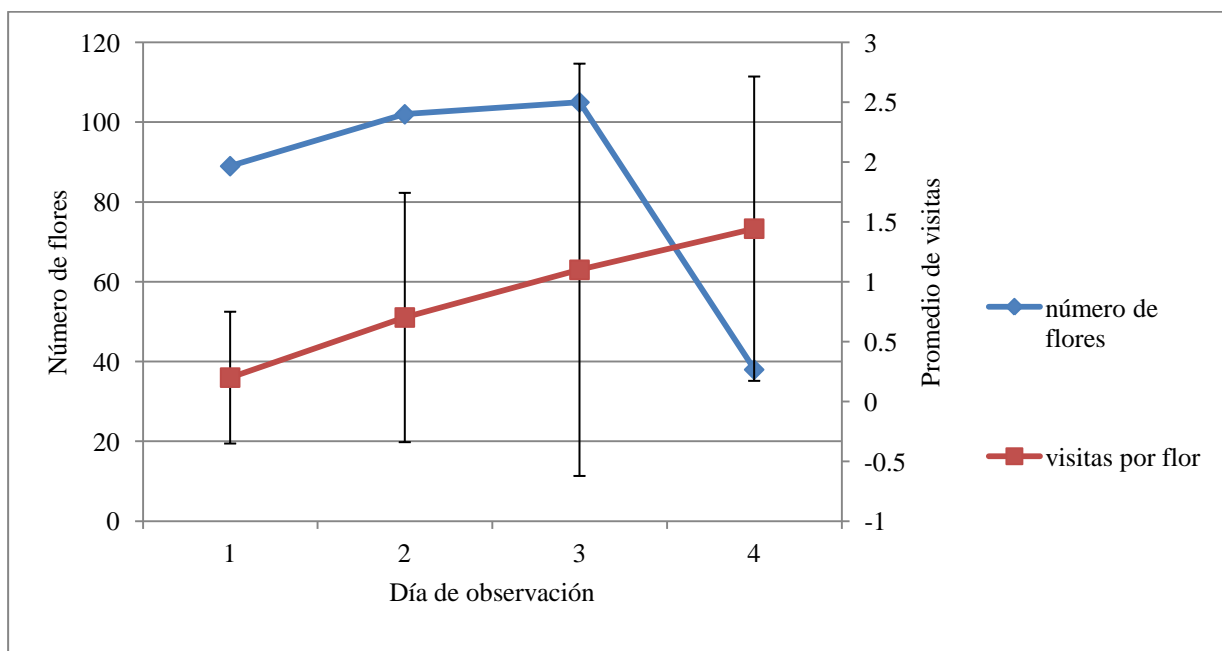


Fig. 10. Frecuencia de flores y promedio de visitas por flor del total de los parches densos y no densos a lo largo de los días de observación de *A. kotschoubeyanus* durante noviembre 2011 en Tula, Tamaulipas, México.

El día 1 fue el menos visitado por los polinizadores tanto en los parches densos (13 visitas en total) como en los no densos (7 visitas en total). En los parches densos el día 3 fue el día con mayor número de visitas de polinizadores (117 visitas en total) mientras que en los parches no densos los días 2 y 4 fueron los días con más visitas de polinizadores (40 visitas en ambos casos).

Los polinizadores visitaron en promedio más veces las flores de los parches no densos el día 1 ($\bar{X} \pm \text{d.e} = 0.27 \pm 0.83$) y el día 2 (0.85 ± 1.33), en comparación con las flores de los parches densos en el día 1 (0.19 ± 0.43) y el día 2 (0.64 ± 0.96); mientras que las flores de los días 3 y 4 recibieron en promedio más visitas en los parches densos (día 3 $\bar{X} = 1.19 \pm 1.90$, día 4 $\bar{X} = 1.32 \pm 1.45$) que en los parches no densos (día 3 $\bar{X} = 0.81 \pm 0.91$, día 4 $\bar{X} = 1.54 \pm 1.14$).

El día 1 fue el menos visitado al conjuntar los parches densos y no densos (20 visitas), mientras que el día 3 fue el más visitado con un total de 142 visitas que decayeron a 65 visitas en el día 4.

El análisis de independencia de χ^2 mostró que en la frecuencia de visitas totales por flor existe una relación entre el día de observación y la categoría de densidad floral ($\chi^2 = 70.06$, g.l. = 12, $P < 0.0001$). El cálculo de los residuales ajustados indica que estas diferencias ocurren principalmente en el primer (día 1) y el último día (día 4) del pico floral observado. En el día 1, en los parches florales densos, la frecuencia de flores que no recibieron ninguna visita de polinizadores fue mayor que la esperada por azar, mientras que la frecuencia de flores que recibieron dos o tres visitas de polinizadores fue menor a la esperada por azar. En cambio, en el día 4, en los parches florales densos, se invierte esta situación; la cantidad de flores que no recibe ninguna visita de polinizadores fue menor que la esperada por azar, mientras que la cantidad de flores que recibieron dos y tres visitas de polinizadores fue mayor a la esperada por azar. En los parches florales no densos sólo se observó una relación entre el día 1 y la categoría de cero visitas, mientras que en el día 4 hubo más flores que recibieron tres visitas de las esperadas por azar (Fig. 11, Anexo 1).

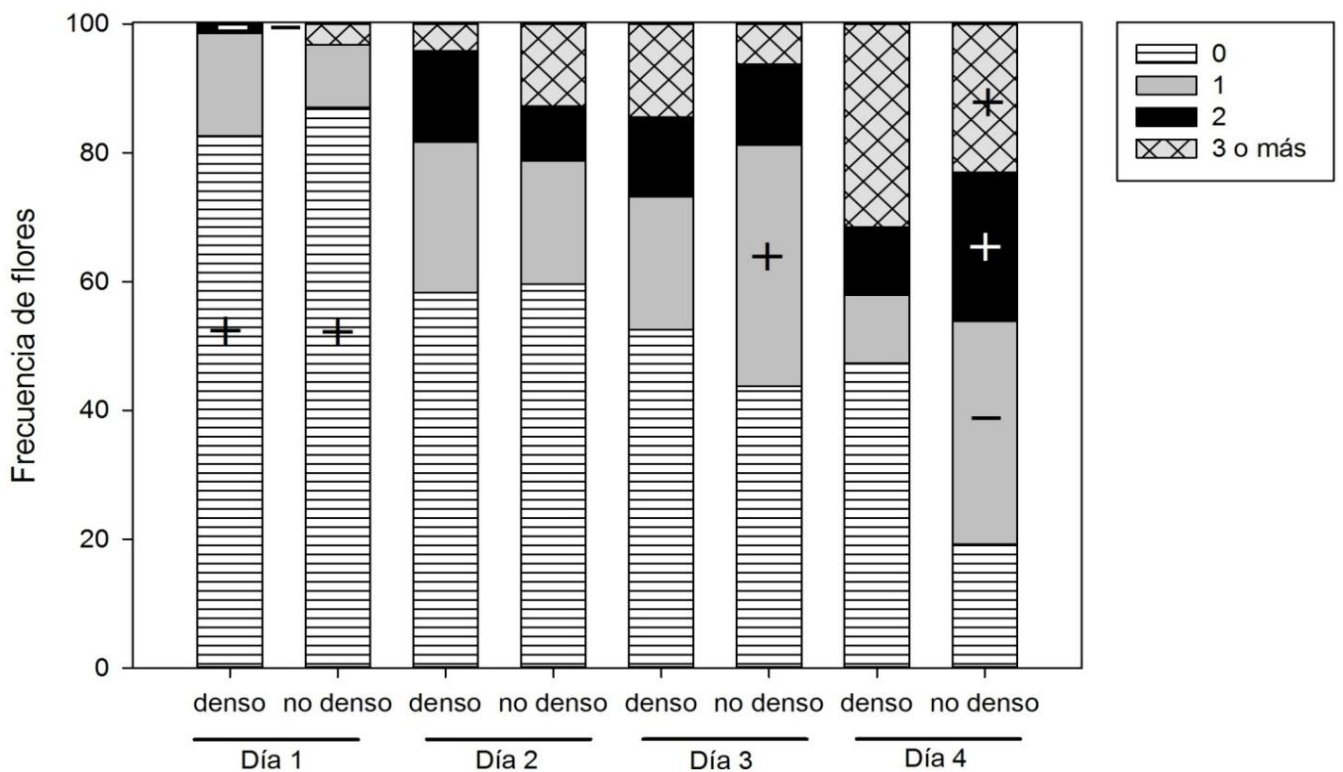


Fig. 11. Porcentaje de flores por día de observación y por categoría de densidad (denso = parches con más de 10 flores, no denso = parches con menos de 10 flores) que presentaron 0, 1, 2 o 3 o más visitas de un total de 345 visitas observadas en 442 flores ($\chi^2 = 70.06$, g.l. = 12, $P < 0.05$) en *A. kotschoubeyanus* durante la temporada de floración de noviembre de 2011 en Tula, Tamaulipas, México. Signos + y - denotan frecuencias diferentes a las esperadas por azar según los residuales ajustados.

Debido a que se esperaba que entre los tipos de polinizadores se presentaran diferentes patrones de visita según la densidad de flores, se analizó la frecuencia de visitas para cada una de las morfoespecies de visitantes florales considerando ambas variables, a excepción de *Apis mellifera* y Lepidoptera, que no se tomaron en cuenta para el análisis por representar un porcentaje muy bajo del total de visitas (Fig. 8).

Se encontró una relación similar entre la frecuencia de visitas por flor y el día de observación para las cuatro morfoespecies de polinizadores analizadas de manera independiente, las categorías diferentes de “cero visitas” en el día 1 presentaron una menor frecuencia que lo esperado por azar y una mayor frecuencia en estas categorías para el día 4 (Fig. 12). No se observó ninguna flor con más de tres visitas de *Agapostemon* al igual que de *Lasioglossum* sp2; por el contrario, se observaron flores que recibieron hasta seis visitas de *Lasioglossum* sp1 y flores que recibieron hasta cinco visitas de Megachilidae (Fig. 12, Anexo 2).

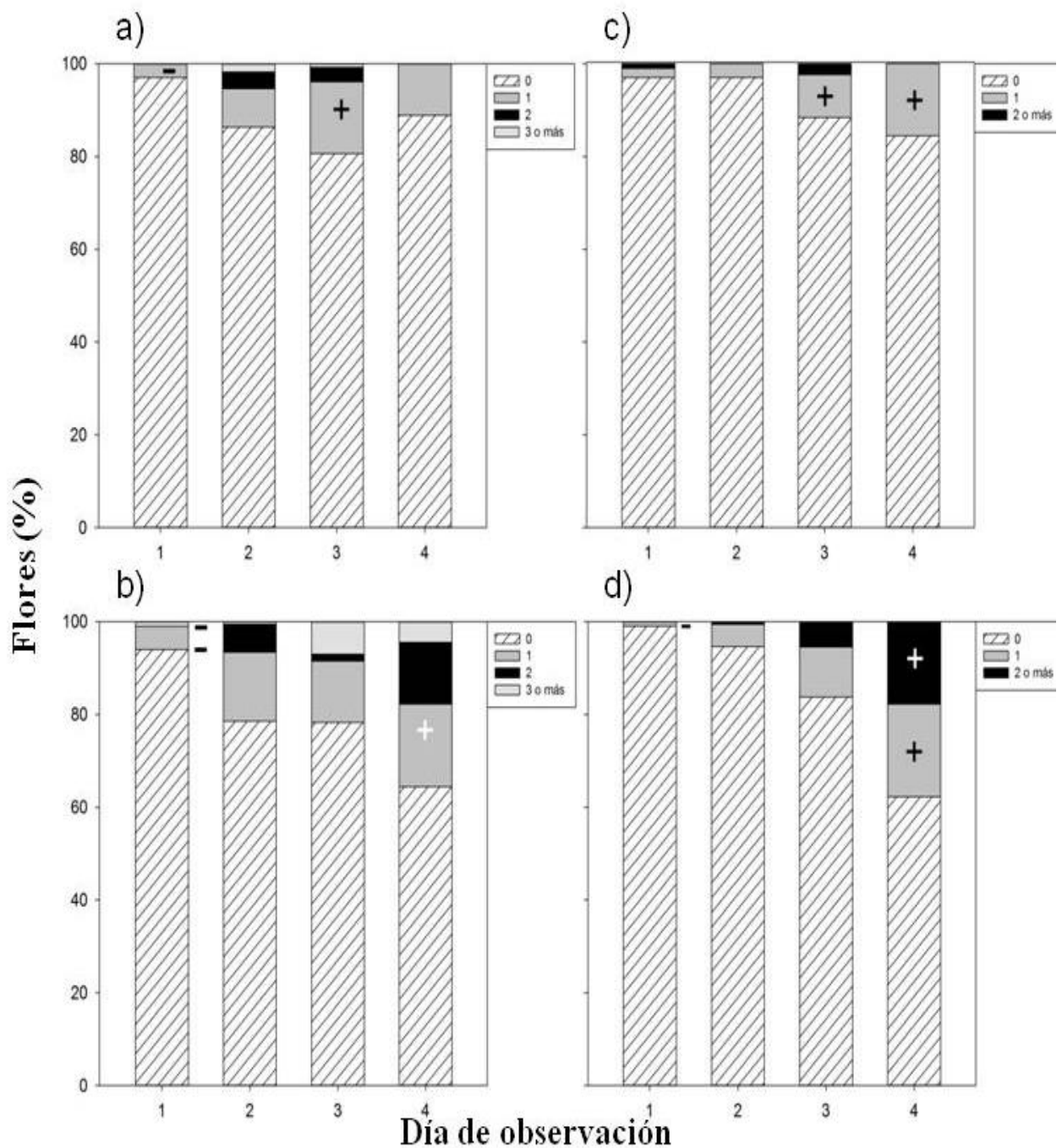


Fig. 12. Porcentaje de flores por día de observación de flores de *A. kotschoubeyanus* que recibieron diferente frecuencia de visitas de las morfoespecies a) *Agapostemon* ($\chi^2 = 19.20$, g.l. = 6, $P = 0.024$), b) *Lasioglossum* sp1 ($\chi^2 = 39.13$, g.l. = 9, $P < 0.001$), c) Megachilidae ($\chi^2 = 20.62$, g.l. = 6, $P = 0.002$) d) y *Lasioglossum* sp2 ($\chi^2 = 58.940$, g.l. = 6, $P = <0.001$) de un total de 345 visitas observadas en 442 flores en noviembre de 2011; Tula, Tamaulipas, México. Signos + y - denotan frecuencias diferentes a las esperadas por azar según residuales de χ^2 .

4.3 Producción de semillas

El valor mínimo del índice de sincronía individual X_i en la muestra de flores para las que se colectó fruto fue de 0.29 y el máximo de 0.55 ($\bar{X} = 0.43 \pm 0.07$). La producción promedio de semillas por fruto es de 40.88 (± 14.93) con producción máxima de 78 y una mínima de 16 semillas. La correlación no paramétrica de Spearman entre el índice de sincronía individual (X_i) y el número de semillas producidas por fruto no mostró una relación significativa entre ambas variables (Fig. 13).

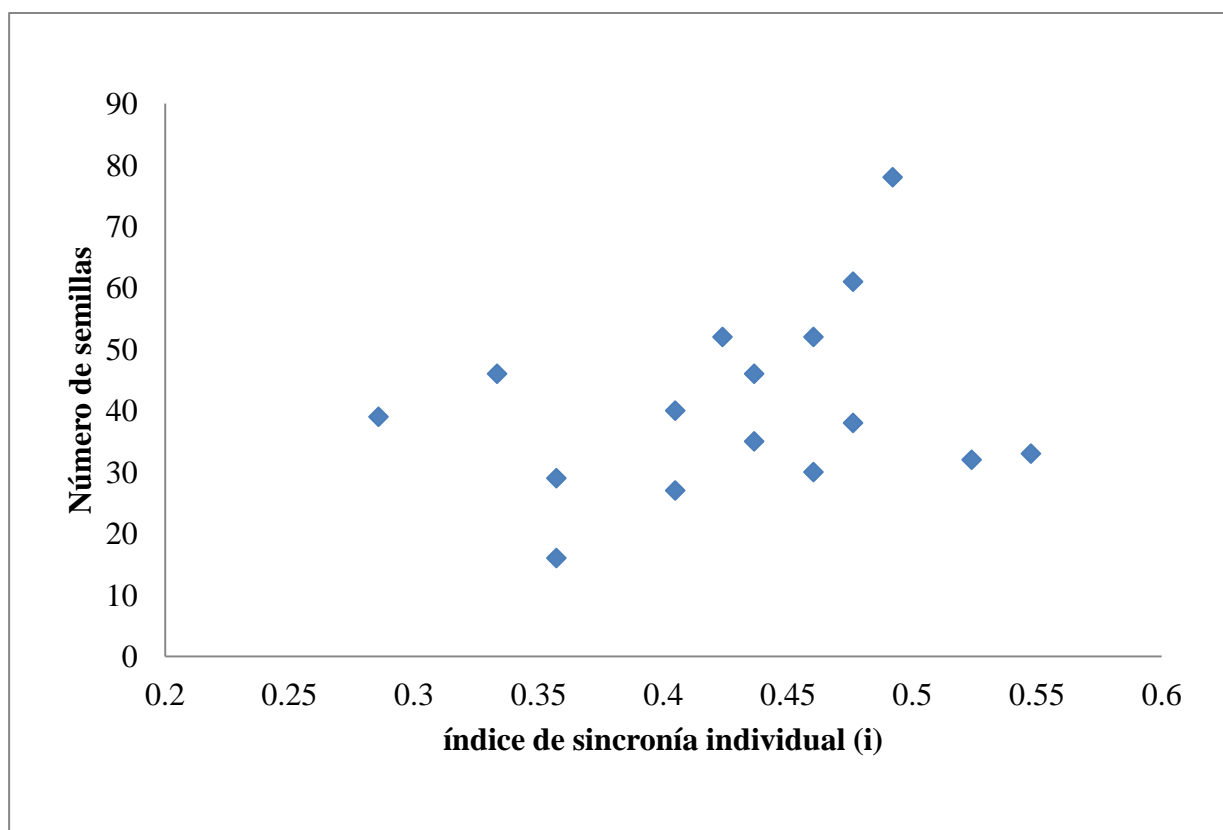


Fig. 13. Correlación de Spearman entre el índice de sincronía individual y número de semillas ($n = 16$ frutos, $\rho = 0.23$, $P = 0.41$) de *A. kotschoubeyanus* durante la temporada de floración de noviembre de 2011 en Tula, Tamaulipas, México.

4.4 Efecto de la radiación solar sobre la fenología floral

La mayoría de las plantas (57%) de los tratamientos de radiación solar no produjeron flores durante el periodo de estudio. En las que produjeron flores, se llegaron a presentar de 1 a 4 flores siendo lo más común que sólo se produjera una flor por planta (Fig. 14). Las plantas de los diferentes tratamientos no mostraron diferencias en el promedio de flores (Fig. 15).

La proporción de individuos que florecieron no difirió de una distribución equitativa de frecuencias según la prueba de bondad de ajuste ($\chi^2 = 4.45$, g.l. = 2, $P = 0.05$) (Fig. 16).

La floración del tratamiento de radiación alta inició primero (día 109 de observación), seguida del tratamiento de radiación media (día 114 de observación) y al final la del tratamiento de radiación baja (día 115 de observación). Los tres picos de la floración en los tres tratamientos coincidieron en el tiempo, salvo en el primer pico del tratamiento de radiación baja, el cual se retrasó dos días en relación a los otros dos tratamientos (Fig. 17).

En cuanto a los índices de sincronía poblacional (Z) obtenidos para los tres tratamientos de luz se presentaron índices bajos, comparados con los obtenidos en las poblaciones silvestres; sin embargo el tratamiento de radiación alta tuvo un valor de Z cuatro veces más alto que los tratamientos de radiación solar media y baja (alta = 0.1851, media = 0.0486, baja = 0.0433) (Fig. 18).

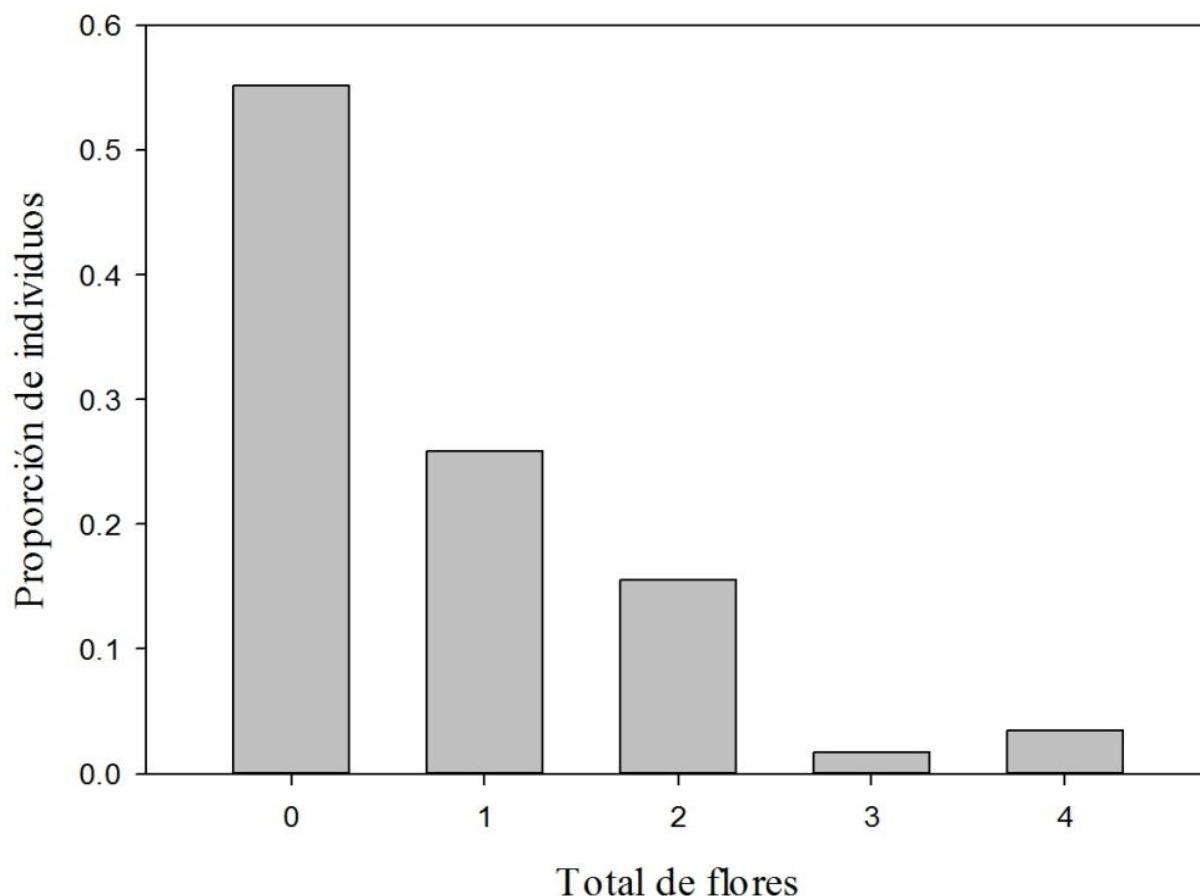


Fig. 14. Producción de flores en la muestra de los individuos de *A. kotschoubeyanus* sometidos a los tratamientos de radiación solar en el experimento realizado en condiciones de invernadero de la UAM Xochimilco en México, D.F., durante noviembre y diciembre de 2012. Se muestra la proporción de individuos que presentó 0, 1, 2, 3 o 4 flores durante el periodo de floración.

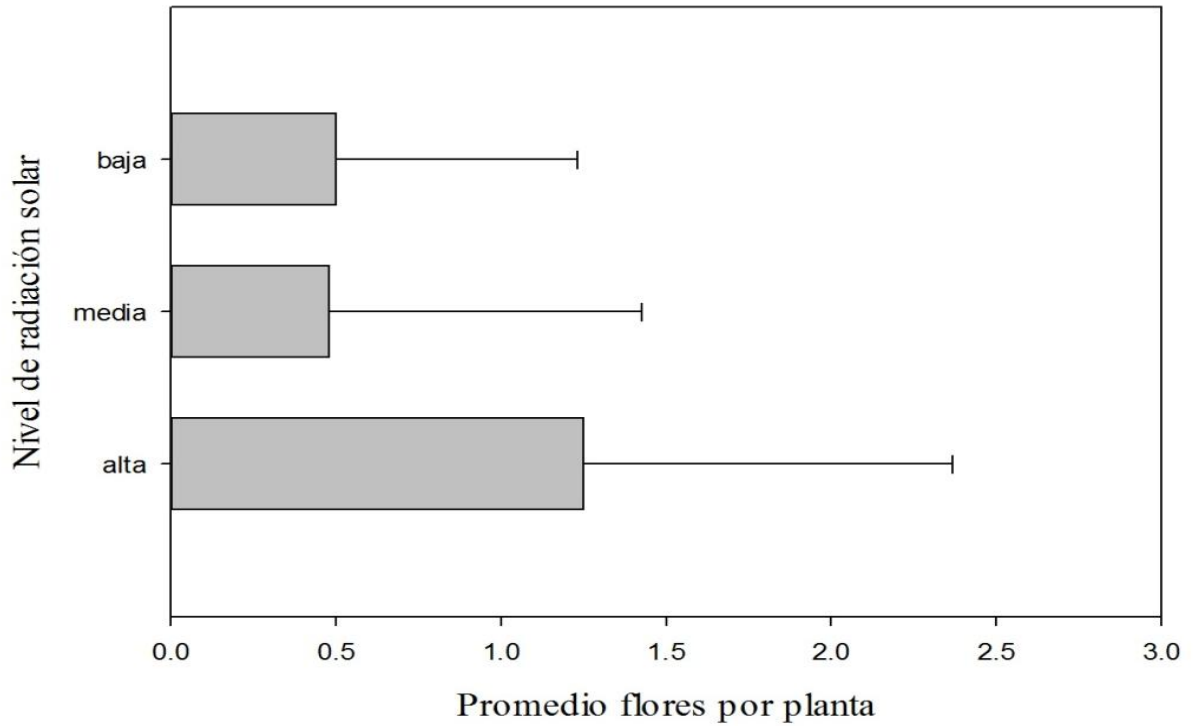


Fig. 15. Promedio (+ d.e.) de flores por individuo en *A. kotschoubeyanus* en los diferentes tratamientos de radiación solar (Alta, 0% extinción de luz, $n = 20$ plantas; Media, 30% de extinción de luz, $n = 23$ plantas; Baja, 50 % de extinción de luz, $n = 17$ plantas) del experimento realizado en condiciones de invernadero de la UAM Xochimilco en México, D.F., durante noviembre y diciembre de 2012.

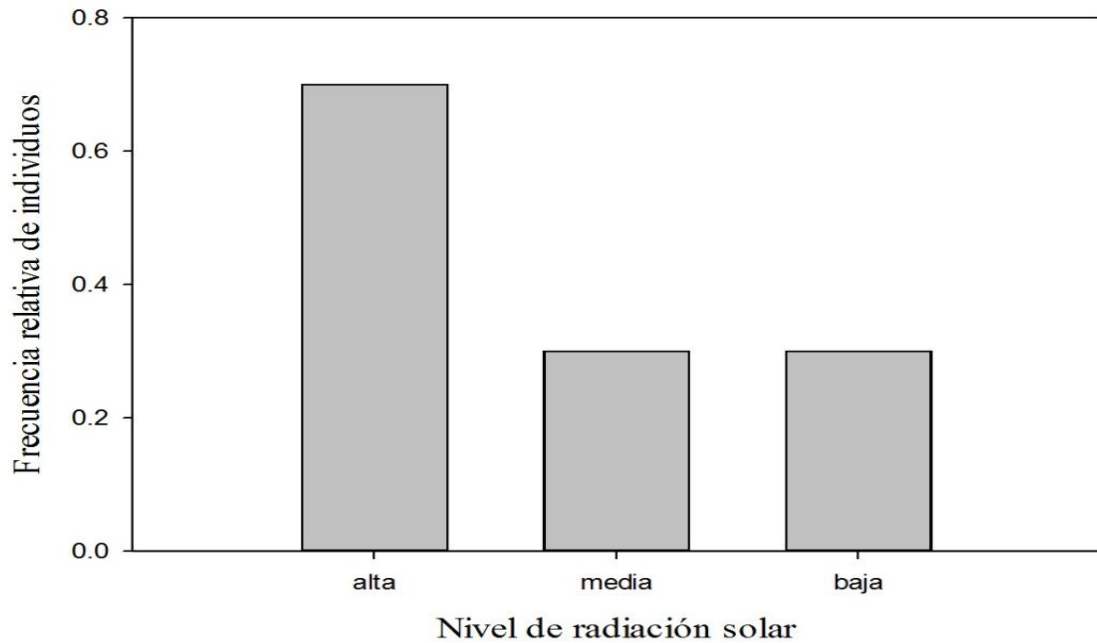


Fig. 16. Proporción de individuos de *A. kotschoubeyanus* que florecieron en los distintos tratamientos de radiación solar ($\chi^2 = 4.45$, g.l. = 2, $P > 0.05$).

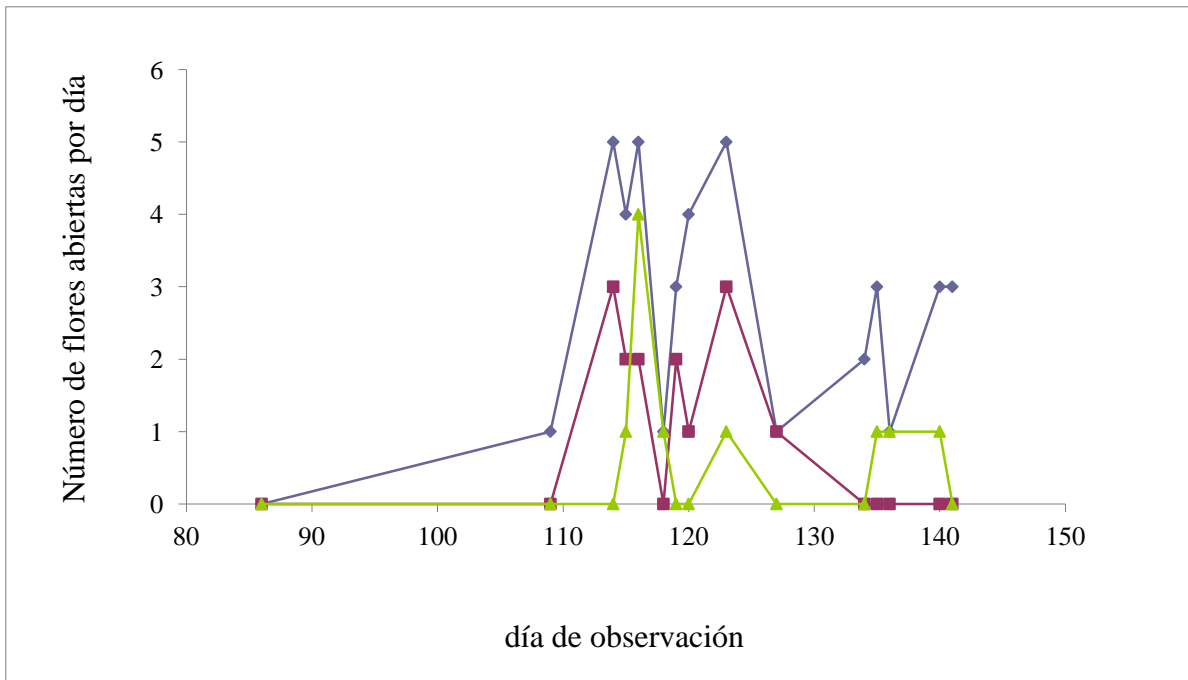


Fig. 17. Distribución temporal de la floración de individuos de *A. kotschoubeyanus* en los diferentes tratamientos de radiación solar. ◆ = Radiación alta, 0% extinción de luz; ■ = Radiación media, 30% de extinción de luz; ▲ = Radiación baja, 50 % de extinción de luz del experimento realizado en condiciones de invernadero de la UAM Xochimilco en México, D.F. En el eje X la observación 80 corresponde al 11 de octubre de 2012 y la observación 150 al 20 de diciembre de 2011.

5. DISCUSIÓN

5.1 Determinación del patrón de floración

Las observaciones en campo y los datos recabados en el Herbario Nacional (MEXU), indican una floración otoñal para *A. kotschoubeyanus*; esto concuerda con el periodo de floración propuesto por Martínez-Peralta y Mandujano (2012), que abarca del 31 octubre al 8 de noviembre para el año 2007 comprendiendo un periodo aproximado de 8 días que, por la corta duración del periodo floral, correspondería a una floración sincrónica. El periodo de floración de *A. kotschoubeyanus* se encuentra dentro de los periodos de floración cortos reportados para la familia Cactaceae, aunque se ha observado una gran variabilidad de la duración del periodo de floración entre especies. Por ejemplo, la floración dura de una a tres semanas en *Mammillaria solisioides* (Backeberg) Sanchez-Mejorada, hasta varios meses como es el caso

de *Mammillaria zephirantoides* (Salas-González *et al.* 2013) que cuenta con un periodo de floración de uno a tres meses, y *Mammillaria huitzilopochtli*, que presenta un periodo de floración de aproximadamente cuatro meses (septiembre a diciembre, Flores-Martínez *et al.* 2013), lo que coincidiría con un patrón de floración del tipo *steady state*. Algunas especies tienen floración durante todo el año con varios picos florales como *Astrophytum ornatum* y *Ferocactus robustus* (Mandujano *et al.* 2010), las cuales cabrían dentro de la categoría *multiple bang* siempre y cuando haya ausencia total de flores entre estos picos florales. Sin embargo, para poder clasificar a las especies dentro de estas categorías de floración es necesario conocer la duración del periodo floral y la intensidad de la floración (Gentry 1974).

La población estudiada presentó daños por florivoría y en muchos casos se presentó el consumo total de los verticilos florales. Por esta razón se descartaron algunos individuos de la muestra inicial para el análisis de datos. Se ha reportado que el daño por consumo de las flores puede tener efecto negativo sobre la adecuación de las plantas (McCall e Irwin 2006), este efecto puede ser de dos tipos: indirecto y directo. El efecto indirecto ocurre cuando se consumen estructuras de atracción como el perianto, modificando la preferencia de los polinizadores hacia las flores; mientras que el directo es cuando se dañan estructuras como el androceo y gineceo de la flor. Estos efectos no fueron medidos en nuestras observaciones por lo que se prefirió descartar las flores con algún grado de florivoría; sin embargo, se observó que pese al alto consumo de flores, quedan suficientes flores en la población para atraer a los polinizadores, lo cual podría considerarse como un beneficio de la sincronía en la floración.

En los tres conjuntos de datos de *A. kotschoubeyanus* analizados (2007, sitio 1 de 2011 y sitio 2 de 2011), se presentan valores distintos en el índice de sincronía poblacional (Z), siendo el valor más bajo el calculado para los datos de 2007, esto debido a que en esta temporada se registraron dos picos de floración. Esto sugiere que la presencia de más de un pico de floración disminuye el índice de sincronía floral poblacional de Augspurger (1983), y que este índice describe mejor a muestras con una floración unimodal. Esta evidencia coincide con lo reportado por Michalski y Durka (2007), quienes proponen que de presentarse más de un pico floral, como en la floración en pulsos, el índice de sincronía de Augspurger (1983) y el coeficiente de variación de la aparición de flores presentan valores bajos, ya que se presenta una floración que varía en el tiempo pero es sincronizada entre individuos. Las poblaciones analizadas de *A. kotschoubeyanus* presentan índices de sincronía poblacional semejantes a los de *A. trigonus* y ligeramente menores a los de *A. fissuratus*. De estas tres especies, *A. fissuratus* es la especie con mayor sincronía poblacional, pues presenta un periodo de floración de cuatro días, mientras que *A. kotschoubeyanus* cuenta con un periodo

floral de aproximadamente ocho días (Martínez-Peralta y Mandujano 2012). Como se mencionó anteriormente, *A. kotschoubeyanus* cuenta con dos picos de floración, lo cual disminuye el índice de sincronía poblacional usado.

En este estudio, los índices de sincronía poblacional de Augspurger (1983) obtenidos para la población de *A. kotschoubeyanus* en diferentes temporadas de floración variaron entre 0.37 y 0.68. Sólo los individuos del sitio 2 de *A. kotschoubeyanus* (2011) presentan valores de sincronía individual por arriba de 0.5 y sólo en este sitio más de la mitad de los individuos (79%) presentaron valores de sincronía individual mayores a 0.70. Sin embargo, la dispersión de los índices individuales (X_i) no está totalmente relacionada con el índice de sincronía poblacional, ya que no necesariamente las poblaciones con menor variabilidad en los índices de sincronía individual presentan mayor índice de sincronía poblacional. Para *A. kotschoubeyanus* (2007 y sitio 1 de 2011) estos valores de sincronía fueron similares al menor grado de sincronía calculado por Augspurger (1983) para plantas de selva baja subcaducifolia a las que denominó *steady state* (0.48); estos valores fueron considerados por él como el grado más bajo de sincronía. Comparando las especies de ambos sistemas, arbustos de selva baja subcaducifolia y cactáceas geófitas y subglobosas desérticas, éstas últimas tienen índices de sincronía más bajos que podrían indicar asincronía floral. Sin embargo, consideramos que las especies de ambos sistemas no son comparables, debido a que sus historias de vida son distintas, y a que el número absoluto de estructuras reproductivas es sumamente diferente (e.g. *A. kotschoubeyanus* puede producir como máximo 9 flores, mientras que *Rinorea sylvatica* (Violaceae) produce en promedio 784 flores por individuo).

El índice de sincronía individual de Augspurger (1983) es una función del número de individuos analizados, el número de días que el individuo está floreciendo y el número de días que coincide la floración del individuo en relación con otro individuo de la población. Por lo tanto, este índice calcula la sincronía a partir de los días que cada individuo tiene al menos una flor abierta en sincronía con cada individuo de la población. Por ejemplo, un individuo con tres flores abiertas en distintos días durante el periodo floral tiene más probabilidad de florecer en sincronía con la población en comparación con un individuo que sólo cuenta con una flor durante el periodo floral. No obstante, en este trabajo el índice de sincronía individual se calculó tomando a cada flor como una unidad experimental, no el individuo (para poder hacer una posterior correlación del índice de sincronía y la producción de semillas), por lo que la probabilidad de sobreponer sus días de floración con los de otra flor de la población disminuyen y en consecuencia también disminuye el índice de sincronía individual.

El índice de sincronía floral individual de Augspurger (1983) ha sido criticado por depender de la duración del periodo floral del individuo, ya que al multiplicar por el factor $1/f_i$, donde f_i es la duración del periodo floral del individuo, se obtienen valores más bajos de sincronía a mayor valor de f_i . No obstante, en varias especies se presenta una relación positiva entre el número de flores por individuo y el número de días que dura el periodo floral; por ejemplo en *M. huitzilopochtli* se presenta esta relación pese a que número de flores y la duración del periodo floral es variable (Flores-Martínez *et al.* 2013). Incluso entre diferentes especies del género *Juncus*, se ha observado un mayor promedio de flores por individuo si la duración en días del periodo floral es mayor (Michalski y Durka 2007). Por lo tanto, al ser la sincronía floral una medida relativa dependiente del número de flores y el solapamiento de éstas, no basta con medir la sincronía con un índice como el propuesto por Augspurger (1983) para determinar el patrón de floración de una especie, pues se esperaría que el patrón de floración en “big bang” fuese el más sincrónico, ya que se refiere a una gran producción de flores en poco tiempo. Augspurger (1983) define la sincronía como el grado de solapamiento de la presencia de flores en los individuos, pero existen diferentes maneras de solaparse: pocas flores pocos días, muchas flores muchos días o muchas flores pocos días, siempre y cuando la duración de las flores sea cercana a la duración del periodo floral.

Este índice de Augspurger fue elegido porque proporciona, además de un índice de sincronía poblacional, un índice de sincronía individual que otros índices no proporcionan; no obstante, al ser un índice susceptible al número de individuos en la muestra, se propone calcular este índice a partir de una muestra más grande y balanceada entre conjuntos de datos, con el individuo como unidad experimental y con posteriores comparaciones con otros índices de sincronía.

Borchert (1983) argumenta que la evolución de los patrones fenológicos de las plantas no es el resultado sólo de interacciones bióticas, sino que también está influida por factores intrínsecos como la arquitectura de las plantas y el desarrollo floral, y en este sentido los *Ariocarpus* producen menos estructuras por planta que los arbustos estudiados por Augspurger. Por lo tanto, consideramos que es más válido comparar el índice poblacional de Augspurger, que es una medida relativa, entre especies ecológica y morfológicamente similares (especies hermanas de *Ariocarpus*, en este caso). Aún así, este trabajo ha realizado una aportación importante al reportar el patrón de floración de manera cuantitativa dentro de la familia Cactaceae, dando así la pauta para realizar posteriores comparaciones entre patrones fenológicos dentro de la familia.

Al comparar las poblaciones de *A. kotschoubeyanus* con otros miembros del género nos damos cuenta que presenta un grado intermedio de sincronía floral, sin embargo estos datos no se pueden comparar con otros miembros de la familia por falta de trabajos cuantitativos del patrón de floración. Algunos estudios reportan datos cualitativos que nos indican una gran variabilidad en los patrones de la fenología floral que presenta la familia Cactaceae, como en el caso de tres cactáceas con la misma forma de crecimiento columnar: *Stenocereus griseus*, *Pilosocereus* sp. y *Cereus hexagonus*; estos cactus mostraron patrones de floración diferentes en una misma localidad. *S. griseus* mostró un patrón de floración bimodal mientras que en las otras especies fue multimodal o irregular; en cuanto a la duración de la floración se registraron entre ocho y 12 meses para *S. griseus*, dos y cuatro meses para *C. hexagonus*, y entre uno y cuatro meses para *Pilosocereus* sp. (Ruiz *et al.* 2000).

El patrón sincrónico de floración en *A. kotschoubeyanus* contradice lo propuesto por Bawa (1983) y Pojar (1974), quienes reportan que las especies con entrecruza obligada y autoincompatibles suelen presentar periodos de floración más extendidos y asincrónicos que las especies autocompatibles, lo que permitiría a los individuos reducir la incertidumbre en la polinización (Bawa 1983). No obstante, *A. kotschoubeyanus* es una especie primordialmente autoincompatible (Martínez-Peralta *et al.* 2014a,b) que presenta una floración corta y sincrónica.

5.2 Identificación y visitas de polinizadores

Las morfoespecies de abejas colectadas pertenecen a géneros que se han observado como polinizadores de otras especies del género (Martínez-Peralta y Mandujano 2012) y de la familia (Mandujano *et al.* 2010). Además, los polinizadores más frecuentes corresponden a abejas de hábito solitario, nativas de las zonas desérticas de Norteamérica (Michener *et al.* 1994).

Debido a la diferencia en la frecuencia de visitas en los distintos días de observación, podemos decir que el número de flores sí influye sobre las visitas de polinizadores. Durante un pulso de floración, el aumento en el número de flores sí se correlaciona con un aumento en el promedio de visitas de polinizadores durante el inicio del pico de floración; no obstante, al final del pico de floración esta relación deja de ser proporcional: el número de flores disminuye con mayor rapidez que el número absoluto de visitas de polinizadores. En consecuencia, un mayor número de flores en la población sí representa una ventaja en cuanto a la atracción de polinizadores, lo cual concuerda con lo propuesto con anterioridad por varios autores (Faegri y Van Der Pijil 1971; Gentry 1974; Opler *et al.* 1976).

Esto se ve también reflejado en los resultados de las pruebas de independencia de χ^2 pues en el primer día del pulso floral, se presentan pocas flores y pocos visitantes florales; por el contrario, en el día 4, se presenta una frecuencia de visitas de los polinizadores que correspondería a un alto número de flores, lo cual si se observó en el día 3. Este patrón en la floración ha sido reportado anteriormente en muchas especies, en las cuales el inicio sincrónico y luego el cese abrupto de la floración en la población, produce una distribución asimétrica y sesgada a la derecha (Rabinowitz *et al.* 1981; Schmitt 1983; Thomson 1980), con un alto número de flores en poco tiempo y luego muchos días con bajo número de flores. Thomson (1980) propuso la hipótesis de que el sesgo a la derecha podría aumentar la detectabilidad y atractivo para los polinizadores, que luego continúan visitando estas plantas, incluso cuando el número de flores disminuyó. Este patrón se observa en *A. kotschoubeyanus*, ya que el cuarto día de floración el número de flores decae más rápidamente que el número de visitas de los polinizadores. Esto podría estar provocando que con una menor cantidad de flores (y por lo tanto, de recursos) las plantas obtengan un mayor número de visitas de polinizadores, dando como resultado que las flores menos asincrónicas que se presentan al final del pico floral obtengan las ventajas de una floración sincrónica.

Se ha observado que una alta densidad floral (en este caso producto de la floración sincrónica) favorece la atracción de un alto número de polinizadores, pero también fomenta que la proporción de flores visitadas dentro de un parche disminuya, y que el patrón de forrajeo de los polinizadores se concentre espacialmente, dando lugar a cruza geitonogámicas (Domínguez y Dirzo 1995) y mayor competencia por polinizadores. Cuando las recompensas florales (néctar y polen) se presentan de manera súbita y en un periodo corto de tiempo, es común que los polinizadores abandonen sus patrones de forrajeo habitual y se concentren en estos parches efímeros de flores, incluso cuando los polinizadores tienen cierto grado de especialización. A esta conducta se le conoce como preferencia lábil, y consiste en una constancia de los polinizadores a visitar las flores de la especie que ofrece estos recursos masivos de manera temporal (Waser 1986). Una vez que la disponibilidad en los recursos florales mengua, los polinizadores regresan a sus rutas habituales de forrajeo.

En el caso de *A. kotschoubeyanus*, se observa que la densidad floral sí tiene un efecto sobre la conducta de polinizadores, pero es evidente sólo a escala poblacional. En esta especie, la competencia por polinizadores que podría resultar del despliegue floral masivo, se vería reducida en el último día del pico floral, ya que disminuye el número de flores en población pero no el número de visitas de polinizadores, por lo cual cada individuo recibe un mayor número de visitas de polinizadores aun localizándose en parches no densos. Por tanto,

podría haber un efecto de los polinizadores sobre el patrón de floración, contrario a lo que se ha reportado para especies de climas estacionales como lo son los desiertos y la alta montaña, donde variables abióticas son más importantes en la determinación de los patrones fenológicos que el efecto que éstos patrones tienen en el éxito reproductivo de cada planta (Fox 1990; Inouye y McGuire 1991).

5.3 Producción de semillas

No se encontró correlación entre el número de semillas por flor y el índice de sincronía individual de Augspurger, lo que coincide con lo reportado por el mismo autor en 1983; este autor reportó que no existe correlación entre la sincronía individual y la producción de frutos. Los resultados de este trabajo son similares, e indican que la sincronía de la floración no confiere ventajas individuales, pero sí poblacionales al aumentar el despliegue floral y ser éste el que tiene un efecto sobre la conducta de los polinizadores.

Esto podría deberse a que la ventaja de atraer un mayor número de polinizadores cuando se presentan más flores, origina competencia intraespecífica entre los individuos de *A. kotschoubeyanus*; ya que al presentarse un gran despliegue floral hay una mayor frecuencia de visitas de polinizadores, pero también hay un mayor número de flores abiertas que compiten por esos polinizadores por lo que, si bien las visitas totales de la población aumentan, las visitas por individuo o la proporción de flores visitadas disminuyen (Bawa 1983). Además, *A. kotschoubeyanus* presenta limitación por polen a nivel del número de semillas producidas (las flores que fueron polinizadas con una carga suplementaria de polen produjeron más semillas que las polinizadas de manera natural) (Martínez-Peralta *et al.* 2014a), lo cual sugiere una posible competencia intraespecífica por polinizadores. Por lo tanto, las flores sincrónicas podrían experimentar competencia por polinizadores, en comparación con las flores que florecen de manera asincrónica, ya que la asincronía podría reducir la competencia intraespecífica por polinizadores (Bawa 1977; Primack 1980). En consecuencia, la ventaja que les confiere la sincronía floral podría ser observable con otra medida del éxito reproductivo, como la variabilidad genética de polen que llega al estigma de la flor.

Se ha reportado que la floración temprana durante un periodo floral puede disminuir la producción de frutos y semillas debido a un incremento en la competencia por polinizadores. Al florecer de manera temprana, los individuos sobrelapan su periodo floral con individuos heteroespecíficos, aumentando al mismo tiempo la probabilidad de recibir polen ajeno a la especie (Galeno y Gregory 1989). Sin embargo, en el caso de *A. kotschoubeyanus* no se midió

la floración heteroespecífica por lo que no podemos afirmar que estaría afectando la adecuación de los individuos.

Gómez (1993) reporta un efecto anual variable del índice de sincronía poblacional sobre el número de semillas producidas en *Hormathophylla spinosa* (Cruciferae). En esta especie se encontró que en 1989 hubo una relación negativa entre la sincronía de floración y el número de semillas, sin embargo en 1990 se presentó una relación positiva. Estos resultados indican que el efecto de la sincronía en la floración sobre el número de semillas depende también de factores que varían en los diferentes periodos florales como podría ser la disponibilidad de polinizadores, el presupuesto energético de las plantas madre, las condiciones ambientales, entre otros.

Existen trabajos que apoyan la existencia de una relación entre la fenología y la adecuación de las plantas (Ollerton y Diaz 1999), así como aquellos que no encuentran relación alguna entre estos atributos (Augsburger 1983; Gómez 1993), lo cual podría deberse en parte a las escalas espacial y temporal en que se desarrollan los estudios (Buide *et al.* 2002). Además, existen trabajos cuyos resultados varían en una misma especie en diferentes años, como el caso de Ollerton y Lack (1998) quienes concluyen que el tipo, la dirección y la intensidad de la selección en la temporada de floración pueden variar con los años y en las poblaciones en *Lotus corniculatus* Lam. (Fabaceae).

5.4 Efecto de la radiación solar sobre la floración

El índice de sincronía poblacional del tratamiento de radiación alta fue mayor que el índice de sincronía poblacional calculado para los tratamientos con algún porcentaje de extinción de luz (radiación media y baja), en los cuales el valor de sincronía poblacional fue el mismo. Por su parte, la frecuencia de individuos que florecieron por tratamiento no difirió de una distribución de frecuencias equitativa. Por tanto, podemos decir que no encontramos evidencia suficiente para asegurar que la cantidad de radiación solar tenga un efecto sobre la sincronía de la floración en cuanto al número de flores.

Estos resultados podrían deberse a que la radiación solar sobre la fenología floral participa en conjunto con otras variables ambientales no medidas en este experimento como la humedad y la insolación (número de horas luz que recibe cada planta a lo largo del día); y a que, como lo han reportado otros autores, la época de floración puede ser un mecanismo fácil de alterar ya que en muchas especies ésta depende de un control genético sencillo (Murfet 1977; Paterniani 1969), dando como resultado que la época de floración sea fenotípicamente plástica (Rathcke y Lacey 1985). Si además de esto, la floración se ve modificada por más de

un factor ambiental en más de un momento de la vida de la planta (Evans 1975; Lang 1965) no sería raro encontrar una falta de efecto medible en el experimento. Asimismo, la asignación de recursos en un evento reproductivo puede comprometer la reproducción futura, de tal forma que además de las variables ambientales, factores intrínsecos como la disponibilidad de recursos de la planta madre afecten la floración. Por ejemplo, en la especie hermana *A. fissuratus*, la floración de la población sucede cada año, pero cada individuo se reproduce cada dos años (JC Flores-Vásquez com. pers.). Asimismo, en *Rumex acetosella* L. (Polygonaceae), una herbácea perenne, la baja temperatura puede inducir cambios bioquímicos en la semilla que más tarde permiten a la planta florecer en respuesta a una segunda señal, tal como noches cortas (Harris 1970).

A pesar de que los índices de sincronía poblacional fueron diferentes entre los tratamientos, la fecha de inicio de floración y la duración del periodo floral no se vieron desplazados en el tiempo en ninguno de los tratamientos, sin embargo el pico floral se vio desplazado dos días en el caso de radiación baja. A esto se podría deber que el tratamiento de radiación alta presente valores mayores a los que presentaron los tratamientos de radiación media y baja. Por lo tanto la radiación solar influye en el día en que se presenta el pico floral y posiblemente en el número de flores por planta, pero no influye en otros componentes del periodo floral como el inicio y duración de la temporada de floración, lo cual indica que la sincronía floral es un rasgo afectado por múltiples factores, además de la radiación fotosintéticamente activa.

Este experimento demostró entonces que *A. kotschoubeyanus* no presenta una relación clara entre la radiación solar y el tiempo en que sucede la floración, lo cual difiere con lo reportado por Van Rooyen *et al.* (1991) y Struck (1994) quienes respectivamente proponen que el inicio de la floración es provocado por los cambios de temperatura mientras que la cantidad de lluvia es generalmente responsable de número de flores y la duración de la floración.

El efecto de los cambios en las condiciones ambientales sobre la fenología de la floración es sumamente variable, y se presenta desde una relación nula hasta relaciones directamente proporcionales e inversamente proporcionales, dependiendo de la especie, la población, el año de estudio y las características ambientales. Alatalo y Totland (1997) encontraron que un aumento de la temperatura en una población subártica de *Silene acaulis* (L.) Jacq. (Caryophyllaceae) provocó un inicio más temprano de la floración y una mayor producción de semillas, sin embargo estos efectos disminuyeron en una población alpina. En *Lobelia inflata* (Campanulaceae), el riego frecuente en invernadero provocó una floración

más temprana que las plantas con riego normal del experimento. En un estudio realizado por Buide *et al.* (2002) la floración en *Salix acutifolia* (Salicaceae) se inició más tempranamente en 1997, durante un período de notable escasez de precipitaciones, lo que sugiere que la disponibilidad de agua es un factor determinante para la fecha de inicio de la floración y su efecto varía entre especies.

Los resultados del experimento realizado durante este trabajo no indicaron una relación clara entre la radiación solar y los diferentes componentes de la sincronía (a excepción del día de pico floral), al igual que Ruiz *et al.* (2000), quienes no encontraron ninguna relación entre el brillo solar y la fenología de tres cactus columnares. No obstante, Ruiz *et al.* (2000) sí encontraron relación entre el patrón de floración de *S. griseus* y la humedad relativa mensual y entre el patrón de floración de *Pilosocereus sp.* y la temperatura media mensual. Estos resultados indican que las plantas suculentas sí son susceptibles a los cambios en la humedad, en contraposición a la propuesta de Fleming *et al.* (2001), que basándose en la capacidad de las suculentas para retener agua, indican que en las plantas suculentas el inicio de su floración es menos susceptible a los cambios de humedad. En consecuencia sería importante realizar estudios tomando en cuenta otros factores ambientales como la temperatura, la insolación y la humedad.

Es importante recordar que, como reporta Bawa (1983), cualquier análisis de las presiones selectivas que actúan sobre los patrones de floración requiere una clara comprensión de la variación interanual en el nivel poblacional de la duración de floración. Además, en los ambientes donde los cambios estacionales en el clima son importantes, las variables abióticas son importantes en la determinación de los patrones fenológicos, independientemente del efecto que estos patrones tienen en el éxito reproductivo de cada planta (Inouye y McGuire 1991).

Se propone realizar experimentos de mayor duración y con mayor número de plantas realizados *in situ*, donde se monitoreen y controlen diversas variables ambientales que se encuentran relacionadas con la fenología floral como lo es la temperatura y la humedad, entre otros. Esto es porque los factores determinantes de la evolución de la sincronía de la floración, varían en función de las especies y/o poblaciones estudiadas, y el patrón de floración es un rasgo determinado por componentes ecológicos y evolutivos, factores bióticos y abióticos, y factores intrínsecos y extrínsecos. Además como reportan Kochmer y Handel (1986), la fenología de la floración a menudo se rige por restricciones filogenéticas y de formas de vida que no han cambiado durante millones de años.

6. CONCLUSIONES

- El patrón de floración observado en *A. kotschoubeyanus* fue sincrónico, con uno o dos picos de floración dentro de una semana. Presenta algunas variaciones en relación a las otras especies del género con las que se comparó (*A. fissuratus* y *A. trigonus*), de acuerdo al índice de sincronía floral utilizado (Augspurger 1983). Este índice mostró que la sincronía floral de *A. kotschoubeyanus* puede variar entre años, e incluso entre sitios de la misma población. Este comportamiento indica que la floración de *A. kotschoubeyanus* ocurre en pulsos, pero durante periodos cortos de tiempo.
- El impacto que la densidad floral tiene sobre el total de los polinizadores lo observamos a escala poblacional, y no tan intensamente a escala de parche floral. Eso sugiere que la escala espacial y el número de flores que es necesario para que una población sea conspicua para los polinizadores es alto, y que la frecuencia de visitas ocurre independientemente de la densidad floral del parche donde se encuentren las flores.
- Al inicio de la floración el número de visitas de los polinizadores aumenta conforme aumenta el número de flores en anthesis, pero después del pico floral, el número de visitas no disminuye en relación con el número de flores. Esto sugiere que los visitantes siguen señales con un retraso en el tiempo, tardan en llegar y tardan en notar que ha bajado la densidad de flores.
- Los polinizadores de *A. kotschoubeyanus* en la zona de estudio pertenecen a seis morfoespecies predominantemente de abejas, siendo *Lasioglossum* sp1 la más frecuente. También se presentaron visitas de *Agapostemon* sp., *Lasioglossum* sp2 y Megachilidae, y ocasionalmente de *A. mellifera* y una morfoespecie de Lepidoptera.
- La frecuencia de todas las morfoespecies de visitantes florales difiere significativamente en los diferentes días de floración, en los cuales varía la cantidad de flores totales en la población.
- No existe correlación significativa entre el número de semillas producidas por flor y el índice de sincronía individual de Augspurger (1983). Esto sugiere que la sincronía de la floración no confiere ventajas individuales.
- El índice de sincronía poblacional es mayor en plantas sometidas a radiación alta que en plantas sometidas a radiación media y baja. Los periodos de floración se ven ligeramente desplazados en el tiempo entre tratamientos. El promedio de flores no difiere entre tratamientos, y el porcentaje de plantas que florecen no difiere de una distribución equitativa.

LITERATURA CITADA

- Abd El-Ghani M. M. 1997. Phenology of ten common plant species in western Saudi Arabia. *Journal of Arid Environments* 35: 673-683.
- Aguilar de la Paz A. y Zavala-Hurtado A. 2002. Intercepción de radiación solar y patrones de orientación de estructuras reproductivas en *Neobuxbaumia mezcalaensis*. III. Congreso Mexicano y II Latinoamericano del Caribe Sobre Cactáceas y Otras Plantas Suculentas. 23-27 de septiembre, 2002. Cd. Victoria, Tamaulipas, México.
- Aguilar-Morales G., Martínez-Peralta C., Feria-Arroyo T.P., Golubov J. y Mandujano M.C. 2011. Distribución geográfica del género *Ariocarpus* Scheidweiler (Cactaceae). *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 56: 49-63.
- Alatalo J. M. y Totland O. 1997. Response to simulated climatic change in an alpine subarctic pollen-risk strategist, *Silene acaulis*. *Global Change Biology* 3: 74-79.
- Allen R. B., y Platt K. H. 1990. Annual seedfall variation in *Nothofagus solandri* (Fagaceae), Canterbury, NZ. *Oikos* 57: 199-206.
- Anderson E. F. 1963. A Revision of *Ariocarpus* (Cactaceae). III. Formal Taxonomy of the Subgenus *Roseocactus*. *American Journal of Botany* 50: 724-732.
- Anderson E. F. 2001. The cactus family. Timber Press/Portland, Oregon. U.S.A. Allen R.B. y Platt K.H. 1990. Annual seedfall variation in *Nothofagus solandri* (Fagaceae), Canterbury. *Oikos* 57: 199-206.
- Augspurger C. K. 1978. Reproductive consequences of flowering synchronic in *Hybanthus prunifolius* and other shrub species of Panama. Ph. D. Dissertation. University of Michigan.
- Augspurger. C. K. 1979. Irregular rain cues and the germination and seedling survival of a Panamanian shrub (*Hybanthus prunifolius*). *Oecologia* 44:53-59
- Augspurger C. K. 1980. Mass-flowering of a tropical shrub (*Hybanthus prunifolius*): influence on pollinator attraction and movement. *Evolution* 34: 475-488.
- Augspurger C. K. 1981. Reproductive synchrony of tropical plants: experimental effects of pollinators and seed predators on *Hybanthus prunifolius* (Violaceae). *Ecology* 62: 775-788.
- Augspurger C. K. 1983. Phenology, flowering synchrony, and fruit set of six neotropical shrubs. *Biotropica* 15: 257-267.
- Bawa K. S. 1977. The reproductive biology of *Cupania guatemalensis* Radlk. (Sapindaceae). *Evolution* 31: 56-63.
- Bawa K. 1983. Patterns of flowering in tropical plants. En: Jones C. E., Little J. R. (eds) *Handbook of Experimental Pollination Biology*.
- Beatley J. C. 1974. Phenological events and their environmental triggers in Mojave Desert ecosystems. *Ecology* 55: 856-863.
- Beutelspacher C. R. 1971. Polinización en *Opuntia tomentosa* Salm-Dyck y *O. robusta* Wendland en el Pedregal de San Ángel. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 16: 84-86.
- Bolmgren K. 1997. A study of asynchrony in phenology with a little help from *Frangula alnus*. *Växtekology* 2.

- Bolmgren K. 1998. The Use of Synchronization Measures in Studies of Plant Reproductive Phenology. *Oikos* 82: 411-415.
- Borchert R. 1983. Phenology and control of flowering in tropical trees. *Biotropica* 15: 81-89.
- Bowers J. E. y Dimmitt M. A. 1994. Flowering phenology of 6 woody-plants in the Northern Sonoran Desert. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 121: 215-229.
- Bowers J. E. 2007. Has climatic warming altered spring flowering date of Sonoran Desert shrubs? *The Southwestern Naturalist* 52: 347-355.
- Bravo-Hollis H. y Sanchez-Mejorada R. H. 1991. Las cactáceas de México. Vol II. Universidad Autónoma de México. 755 pp.
- Britton N. L. y Rose J. N. 1963. The Cactaceae: Descriptions and illustrations of plants on the cactus family. Vol III, Dover Publications, Inc., Nueva York.
- Bronstein J. L., Gouyon P. H., Gliddon C. Kjellberg F. y Michaloud G. 1990. The Ecological Consequences of Flowering Asynchrony in Monoecious Figs: A Simulation Study. *Ecology* 71: 2145- 2156.
- Buide M. L., Díaz J. A. y Guitián J. 2002. Phenology and Female Reproductive Success in *Silene acutifolia* Link Ex Rohrb. *Plant Ecology* 163: 93-103.
- Bullock S. H., Beach J. H. y Bawa K. S 1983. Episodic flowering and sexual dimorphism in *Guarea rhopalocarpa* in a Costa Rica rain forest. *Ecology* 64: 851-8861.
- Bullock S. H., Martínez del Río C. y Ayala R. 1989. Bee visitations rates to trees of *Prokia crucis* (Floacourtiaceae) differing in flower number. *Oecologia* 78: 389-393.
- Bustamante E. y Búrquez A. 2008. Effects of Plant Size and Weather on the Flowering Phenology of the Organ Pipe Cactus (*Stenocereus thurberi*). *Annals of Botany* 102: 1019-1030. :
- Bustamante E., Casas A. y Búrquez A. 2010. Geographic variation in reproductive success of *Stenocereus thurberi* (Cactaceae): effects of pollination timing and pollinator guild. *American Journal of Botany* 97: 2020-2030.
- Cano-Santana Z., Cordero Z. y Ezcurra E. 1992. Termorregulación y eficiencia de intercepción de luz en *Opuntia pilifera* Weber (Cactaceae). *Acta Botanica Mexicana* 19: 63-72.
- Ceballos, Fleming G. T., Chávez H. C. y Nassar J. 1997. Population dynamics of *Leptonycteris curasoae*: (Phyllostomidae) in Jalisco, Mexico. *Journal of Mammalogy*. 78: 1220-1230.
- Crimmins T. M., Crimmins M. A. y Bertelsen C. D. 2010. Complex responses to climate drivers in onset of spring flowering across a semi-arid elevation gradient. *Journal of Ecology* 98: 1042-1051.
- Crone E. y Lesica P. 2004. Causes of synchronous flowering in *Astragalus scaphoides*, an iteroparous perennial plant. *Ecology*, 85: 1944-1954.
- De Jong T. y Klinkhamer P. G. L. 1994. Plant size and reproductive success through female and male function. *Journal of Ecology* 82: 399-402.
- Domínguez Pérez Tejeda C. A. . Consecuencias ecológicas y evolutivas del patón de floración sincrónico y masivo de *Erythroxylum havanense* Jaqu. (Erythroxyleae). Tesis de doctorado, Centro de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. México.

- Dominguez C. y Dirzo R. 1995. Rainfall and flowering synchrony in a tropical shrub: variable selective on the flowering time of *Erythroxylum havanense*. *Evolutionary Ecology* 9: 204-216.
- Ehleringer J. R., Money H. A., Gulmon S. L. y Rundel P. 1980. Orientation and its consequences for *Copiapoa* (Cactaceae) in the Atacama Desert. *Oecologia* 46: 63-67.
- Elzinga J. A., Atlan A., Biere A., Gigord L., Weis A. E. y Bernasconi G. 2007. Time after time: flowering phenology and biotic interactions. *Trends in Ecology* 22: 32-439.
- Eriksson O. y Ehrlé J. 1991. Phenological variation in fruit characteristics in vertebrate-dispersed plant. *Oecologia* 86: 463-470.
- Evans L. T. 1975. *Daylength and Flowering of Plants*. Menlo Park, Calif: Benjamin. 122 pp.
- Everitt, B. S. *The analysis of contingency tables*. 1977. Chapman Hall, Londres. 168 pp.
- Faegri K. y Van Der Pijl L. 1971. *The principles of pollination ecology*. Pergamon Press, Oxford, UK. 291 pp.
- Fenner M. 1998. The phenology of growth and reproduction in plants. *Perspectives in Plant, Ecology, Evolution and Systematics* 1: 78-71.
- Figuroa-Castro D. M., Valverde P. L. 2011. Flower orientation in *Pachycereus weberi* (Cactaceae): Effects on ovule production, seed production and seed weight. *Journal of Arid Environments*. 75: 1214-1217.
- Fleming T. H., Nunez R. S. y Sternberg L. S. L. 1993. Seasonal changes in the diets of migrant and non-migrant nectarivorous bats as revealed by carbon stable isotope analysis. *Oecologia*. 94: 72-75.
- Fleming T. H., Sahley C. T., Holland J. N., Nason J. D. y Hamrick J. L. 2001. Sonoran Desert columnar cacti and the evolution of generalized pollination systems. *Ecological Monographs* 71: 511-530.
- Flores-Martínez A., Manzanero G.I., Golubov J. y Mandujano M.C. 2013. Biología floral de *Mammillaria hutzilopochtli*, una especie rara que habita acantilados. *Botanical Sciences* 91: 349-356.
- Fox G. A. 1990. Drought and the evolution of flowering time in desert annuals. *American Journal of Botany*. 77: 1508-1518.
- Frankie G. W., Baker H. G. y Opler P. A. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 62: 881-919.
- Galeno C. y Gregory T. 1989. Interspecific pollen transfer as a mechanism of competition: consequences of foreign pollen contamination for seed set in the alpine wildflower, *Polemonium viscosum*. *Oecologia* 81: 120-123.
- Geller G. N. y Nobel P. S. 1986. Branching patterns of columnar cacti: influences on PAR interception and CO₂ uptake. *American Journal of Botany*. 73: 1193-1200.
- Gentry A. H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica* 6: 64-68.
- Gentry A. H. 1978. Antipollinators for mass-flowering plants? *Biotropica* 10: 68-69.
- Gibson A. C. y Nobel. P. S. 1986. *The cactus primer*. Harvard University Press. Cambridge. 286 pp.
- Gobierno del estado de Tamaulipas. <http://tamaulipas.gob.mx/tamaulipas/municipios/tula/> Última actualización: 2011. Consultada: 14 de mayo de 2012.

- Gómez J. M. 1993. Phenotypic selection on flowering synchronic in a high mountain plant *Hormatophylla spinosa* (Cruciferae). *Journal of Ecology*. 81: 605-613.
- Gorchov D. L. 1990. Pattern, Adaptation, and Constraint in Fruiting Synchrony within Vertebrate-Dispersed Woody Plants. *Oikos* 58: 169-180.
- Harris W. 1970. Genecological aspects of flowering and vegetative reproduction in *Rumex acetosella* L. *New Zealand Journal of Botany*. 8: 99-113.
- Heinrich B. y Raven P. H. 1972. Energetics and pollination ecology. *Science* 176: 597-602.
- Hocking B. y Sharplin 1965. Flower basking by Artic insects. *Nature (London)* 206: 215
- Holtum R. E. 1954. *Adinandra belukur*. *Malayan Journal of Tropical Geography* 3: 27-32.
- Inouye D.W. y McGuire A.D. 1991. Effects of snowpack on timing and abundance of flowering in *Delphinium nelsonii* (Ranunculaceae): implications for climate change. *American Journal of Botany* 78: 997-1001.
- Janzen D. H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution* 21: 620-37
- Janzen D. H. 1971. Seed predation by animals. *Annual Review of ecology and Systematics* 2: 465-496.
- Johnson D. S. 1924. The influence of insolation on the distribution and on the developmental sequence of the flowers of the giant cactus of Arizona. *Ecology* 5: 70-82.
- Johnson L. K. 1992. Foraging strategies and structure of stingless bee communities in Costa Rica. En Jaisson, P. (ed.) *Social Insects in the Tropics*. University of Paris Press.
- Kemp P. R. 1983. Phenological patterns of Chihuahuan Desert plants in relation to the timing of water availability. *Journal of Ecology*. 71: 427-436.
- Kochmer J. P. y Handel S. N. 1986. Constraints and competition in the evolution of flowering phenology. *Ecological Monographs* 56: 303-325.
- Koptur S. 1983. Flowering Phenology and Floral Biology of *Inga* (Fabaceae, Mimosoideae). *Systematic Botany* 8: 354-368.
- Kudo G. 1995. Ecological significance of flower heliotropism in the spring ephemeral *Adonis ramosa* (Ranunculaceae). *Oikos* 72: 14-20.
- Lang A. 1965. Physiology of flower initiation. En: Ruhland W. (ed.). *Encyclopedia of Plant Physiology*. Berlin, Springer.
- Loomis R. S. y Connor D. J. 1992. *Crop Ecology: Productivity and Management of Agricultural Systems*. Cambridge University Press, UK. 538 pp.
- Mallett K. y Orchard A. E. 2002. Poaceae I. Introduction and Atlas. *Flora of Australia* Vol. 43.
- Mandujano M. C., Montaña C., y Eguiarte L. 1996. Reproductive Ecology and inbreeding depression in *Opuntia rastrera* (Cactaceae) in Chihuahuan desert why are sexually derived recruitments so rare? *American Journal of Botany* 83: 63-70.
- Mandujano, M. C., Carrillo-Angeles I., Martínez-Peralta C., and Golubov J. 2010, Reproductive biology of Cactaceae. En: Ramawat K. G. (ed.). *Desert Plants*. Biology and Biotechnology.

- Marquis R. J. 1988. Phenological variation in the neotropical understory shrub *Piper arieianum*: Causes and consequences. *Ecology*. 69: 1552-1565.
- Martínez-Ávalos J. G., Suzán-Azpiri A. H. y Salazar C. A. 1993. Aspectos ecológicos y demográficos de *Ariocarpus trigonus* (Weber) Schumann. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 38:31-37.
- Martínez-Peralta C. y Mandujano M. C. 2011. Reproductive ecology of the endangered living rock cactus, *Ariocarpus fissuratus* (Cactaceae). *The Journal of the Torrey Botanical Society* 138: 143-153.
- Martínez-Peralta C. y Mandujano M. C. 2012. Biología de la polinización y fenología reproductiva del género *Ariocarpus* Scheidweler (Cactaceae). *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. 57: 114-127.
- Martínez-Peralta, C., Vázquez-Lobo, A. Molina-Freaner, F., Golubov, J. y Mandujano, M.C. 2014a. A comparative study of the reproductive traits and floral morphology of a genus of geophytic cacti. *International Journal of Plant Sciences*.
- Martínez-Peralta, C., Márquez-Guzmán, J. y Mandujano, M.C. 2014b. How common is self-incompatibility across species of the herkogamous genus *Ariocarpus*? *American Journal of Botany*. 101:1-9.
- McCall A. y Irwin R. E. 2006. Florivory: the intersection of pollination and herbivory. *Ecology Letters* 9: 1351-1365.
- McIntosh M. E. 2002. Plant size, breeding system, and limits to reproductive success in two sister species of *Ferocactus* (Cactaceae). *Plant Ecology* 162: 273-288.
- Michener C. D., McGingley R. J. y Danforth B. N. 1994. The bee genera of North and Central America. Smithsonian Institution Press. Washington. 209 pp.
- Michalski S.G. y Durka W. 2007. Synchronous Pulsed Flowering: Analysis of the Flowering Phenology in *Juncus* (Juncaceae). *Annals of Botany* 100: 1271-1285.
- Moeller-Villar G. 1993. Nota sobre la Sierra de la Paila: listado de cactáceas y otras suculentas. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 38: 57-60.
- Mori S.A. y Pipoly J.J. 1984. Observations on the “big-bang” flowering on *Miconia minutiflora* (Melastomataceae). *Britonia* 36: 337-341.
- Munguía-Rosas M. A. y Sosa V. J. 2010. Phenology of *Pilosocereus leucocephalus* (Cactaceae, tribe Cereeae): a columnar cactus with asynchronous pulsed flowering. *Plant Ecology* 211: 191-201.
- Murfet I. C. 1977. Environmental interaction and the genetics of flowering. *Annual Review of Plant Biology* 28:253-78.
- Nassar J. M. y Ramírez N. 2004. Reproductive biology of the melon cactus, *Melocactus curvispinus* (Cactaceae). *Plant Systematics and Evolution* 248: 31-44.
- Nobel P. S. 1981. Influences of photosynthetically active radiation on cladode orientation, stem tilting, and height of cacti. *Ecology* 62: 982-990.
- Nobel, P. S. 1988. Environmental biology of agave and cacti. Cambridge University Press, Cambridge. 270 pp.
- Nobel P. S. y Loik, M. E. 1999. Form and function of cacti. En: Robiehaux R.H. (ed.). *Ecology of Sonoran Desert Plants and Plant Communities*. The University of Arizona Press, Tucson. Arizona.
- Oaxaca-Villa B, Casas A. y Valiente-Banuet A. 2006. Reproductive biology in wild and silvicultural managed populations of *Escontria chiotilla* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, Central Mexico. *Genetic Resources and Crop Evolution* 53: 227-287.

- Ollerton J. y Lack A. 1998. Relationships between flowering phenology, plant size and reproductive success in *Lotus corniculatus* (Fabaceae). *Plant Ecology* 139: 35-47.
- Ollerton J. y Diaz A. 1999. Evidence for stabilising selection acting on flowering time in *Arum maculatum* (Araceae): the influence of phylogeny on adaptation. *Oecologia* 119: 340-348.
- Opler P. A., Frankie G. W. y Baker H. G. 1976. Rain fall as a factor in the release, timing and synchronization of anthesis by tropical trees and shrubs. *Journal of Biogeography* 3: 231-236.
- Paterniani E. 1969. Selection for reproductive isolation between two populations of maize, *Zea mays* L. *Evolution* 23: 534-47.
- Patiño S., Jeffree C. y Grace J. 2002. The ecological role of orientation in tropical convolvulaceous flowers. *Oecologia* 130: 373-379.
- Pedroza A. L. 1982. Biología floral de *Astrocaryum mexicanum* Liembm. (Palmae), Tesis profesional. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Petit C. 2001. Usher syndrome: from genetics to pathogenesis. *Annual Review of Genomics and Human Genetics*. 2: 271-297.
- Primack R. B. 1980. Variation in the phenology of natural populations of mon-tane shrubs in New Zealand. *Journal of Ecology* 68: 849-62.
- Primack R. B. 1985. Longevity on individuals flowers. *Annual review of ecology and sistematics* 16: 15-37.
- Primack R. B. 1985. Patterns of flowering phenology in communities, populations, individuals and single flowers. En: Wite J. (ed). *The Population Structure of Vegetation*. Junk, Dordrecht.
- Pojar J. 1974. Reproductive dynamics of four plant communities of southwestern British Columbia. *Canadian Journal of Botany* 52: 1819-34.
- Rabinowitz D., Rapp J. K., Sork V. L., Rathcke B. J., Reese G. A., Weaver J. C. 1981. Phenological properties of wind- and insect-pollinated prairie plants. *Ecology* 62: 49-56.
- Rathcke B. J. 1983. Competition and facilitation among plants for pollination. En: Jones C.E. y Little R.J. (eds) *Handbook of experimental pollination biology*. Van Nostrand Reinhold.
- Rathcke B. J. y Lacey E. P. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16: 179-214.
- Rosas-García E. M. 2010. Efecto de la orientación preferencial sobre las estructuras reproductivas y vegetativas en *Myrtillocactus geometrizans*. Tesis de maestría. Universidad Autonoma Metropolitana Unidad Iztapalapa, México.
- Ruiz A., Santos M., Cavelier J. y Soriano P. J. 2000. Estudio fenológico de cactáceas en el Enclave Seco de la Tatacoa, Colombia. *Biotrópica* 32: 397-407.
- Rundel. P.W. 1974. *Trichocereus* in the Mediterranean zone of central Chile. *Cactus Succulent Journal* 46: 86-88.
- Salas González P., López Ortiz N., Quesada Ramírez S., Macías Arrastio F., Cruz Santos A., Dávila P., y Solórzano S. Densidad, estructura poblacional y fenología reproductiva de tres especies del género *Mammillaria* endémicas y amenazadas de México. Poster. XIX Congreso Mexicano De Botánica. Sociedad Botánica de México A. C. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. México. 20-25 de octubre de 2013.

- Schlindwen C. y Wittmann D. 1997. Stamen movements in flowers of *Opuntia* (Cactaceae) favour oligolectic pollinators. *Plant Systematics and Evolution* 204: 179-193.
- Schmitt J. 1983. Individual flowering phenology, plant size, and reproductive success in *Linanthus androsaceus*, a California annual. *Oecologia* 59: 135-40.
- Stanton M. y Galen C. 1989. Consequences of flower heliotropism for reproduction in an alpine buttercup (*Ranunculus adoneus*). *Oecologia* 78: 477-485.
- Steyn H. M., Van Rooyen N., Van Rooyen M. W. y Theron G. K. 1996. The phenology of *Namaqualand ephemeral* species: the effect of water-stress. *Journal of Arid Environments* 33: 49-62.
- Stern K. y Roche L. 1974. Genetics of forest ecosystems. Springer Verlag. Nueva York, Helderberg, Berlin. 330 pp.
- Struck M. 1994. Flowering phenology in the arid winter rainfall region of southern Africa. *Bothalia* 24: 77-90.
- Sweeney B. M. 1987 Rhythmic phenomena in plants. *Experimental Botany: An International Series of Monographs*. 3: 169-157.
- Tinoco-Ojanguren C. y Molina-Freaner F. 2000. Flower orientation in *Pachycereus pringlei*. *Canadian Journal of Botany* 78: 1498-1494.
- Thomson J. D. 1980. Skewed flowering distributions and pollinator attraction. *Ecology* 61:572-79.
- Torres-Ruíz A. 2003. Biología de la polinización de *Stenocereus dumortieri* (Cactaceae: Pachycereeae) en el Valle de Tehuacán y el límite sur del Desierto Chihuahuense. Tesis profesional de maestría. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Totland Ö. 1996. Flowers heliotropism in an alpine population of *Ranunculus acris* (Ranunculaceae): effects on flowers temperature, insect visitation, and seed production. *American Journal of Botany* 83: 452-458.
- Toy R. J. 1991. Interspecific flowering patterns in the Dipterocarpaceae in West Malaysia: Implications for predator satiation. *Journal of Tropical Ecology* 7: 49-57.
- Valverde P. L., Vite F. y Rodríguez-Salinas Y. 2006. Evaluación de la función termorreguladora del pseudocefalio en *Cephalocereus columna-trajani* (Kart. ex Pfeiff.) K. Schum. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 51: 52-63.
- Valverde P. L., Vite F., Pérez-Hernández M. A. y Zavala-Hurtado J. A. 2007. Stem tilting, pseudocephalium orientation, and stem allometry in *Cephalocereus columna-trajani* along a short latitudinal gradient. *Plant Ecology* 188: 17-27.
- Van Rooyen M. W., Grobbelaar N., Theron G. K. y Van Rooyen N. 1991. The ephemerals of Namaqualand: effects of photoperiod, temperature and moisture stress on development and flowering of three species. *Journal of Arid Environment* 20: 15-29.
- Waser N. M. 1978. Competition for hummingbird pollination and sequential flowering in two Colorado wildflowers. *Ecology* 59: 934-944.
- Waser N. M. 1986. Flower constancy: definition, cause and measurement. *American Naturalist* 127: 593-603.
- Whitehead D. R. 1969. Wind pollination in the Angiosperms: evolutionary and ecological considerations. *Evolution* 23:28-36.

- Zavala-Hurtado J. A., Vite F. y Ezcurra E. 1998. Stem tilting and pseudocephalium orientation in *Cephalocereus columna-trajani* (Cactaceae): a functional interpretation. *Ecology* 79: 340-348.
- Zimmerman M. 1988. Nectar production, flowering phenology, and strategies for pollination. En Lovett-Doust J. y Lovett-Doust L. (eds.). *Plant Reproductive Ecology*. Oxford University Press, Oxford.

Anexo

Anexo 1: Tabla de residuales ajustados de la prueba de independencia entre el día de floración, densidad floral y frecuencia de visitantes. Las celdas sombreadas indican valores diferentes a los esperados por azar.

	1		2		3		4	
	denso	no denso	denso	no denso	denso	no denso	denso	no denso
0	2.53	2.02	-0.12	0.03	-0.85	-1.13	-0.67	-2.65
1	-0.97	-1.40	0.48	-0.32	-0.15	1.98	-1.02	1.47
2	-2.31	-1.80	1.27	-0.41	0.59	0.36	0.01	2.00
3	-2.50	-1.08	-1.78	0.84	1.75	-0.53	3.26	2.37

Anexo 2: Tabla de residuales ajustados de las pruebas de independencia entre día de floración y frecuencia de visitantes, por tipo de polinizador. Las celdas sombreadas indican valores diferentes a los esperados por azar.

a) Tabla de residuales ajustados de *Agapostemon*.

	día 1	día 2	día 3	día 4
0	1.03	-0.14	-0.82	0.11
1	-2.11	-0.49	2.21	0.35
2	-1.50	1.13	0.63	-1.01
3 o +	-0.95	1.20	-0.15	-0.64

b) Tabla de residuales ajustados de *Lasioglossum* sp1.

	día 1	día 2	día 3	día 4
0	1.50	-0.28	-0.28	-1.20
1	-2.11	0.90	0.24	1.01
2	-2.02	1.21	-1.42	3.08
3 o +	-1.13	-1.77	2.67	0.59

c) Tabla de residuales ajustados de Megachilidae.

	día 1	día 2	día 3	día 4
0	0.39	0.51	-0.57	-0.61
1	-1.60	-1.55	1.60	2.68
2 o más	0.39	-1.07	2.27	-0.55

d) Tabla de residuales ajustados de *Lasioglossum* sp2.

	día 1	día 2	día 3	día 4
0	1.04	0.76	-0.65	-1.91
1	-2.32	-1.19	1.53	3.18
2 o +	-1.90	-2.06	1.08	4.99