



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**Dispersión de polen y visitantes florales de *Ariocarpus
fissuratus* (Engelmann) Schumann (Cactaceae)**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G O
P R E S E N T A:

JORGE JIMÉNEZ DÍAZ



DIRECTOR DE TESIS:

M. en C. JUAN CARLOS FLORES VÁZQUEZ

2015



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.

DATOS DEL JURADO

1. Datos del alumno

Apellido paterno: Jiménez
Apellido materno: Díaz
Nombre: Jorge
Teléfono: 51264869
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Carrera: Biología
Número de cuenta: 3 07274797

2. Datos del tutor

Grado: M. en C.
Nombre(s): Juan Carlos
Apellido paterno: Flores
Apellido materno: Vázquez

3. Datos del sinodal 1

Grado: Dra.
Nombre(s): María del Carmen
Apellido paterno: Mandujano
Apellido materno: Sánchez

4. Datos del sinodal 2

Grado: Dra.
Nombre(s): Olivia
Apellido paterno: Yáñez
Apellido materno: Ordóñez

5. Datos del sinodal 3

Grado: Dra.
Nombre(s): Concepción
Apellido paterno: Martínez
Apellido materno: Peralta

6. Datos del sinodal 4

Grado: Dr.
Nombre(s): Ismael Alejandro
Apellido paterno: Hinojosa
Apellido materno: Díaz

7. Datos del trabajo escrito.

Título: Dispersión de polen y visitantes florales de
Ariocarpus fissuratus (Engelmann) Schumann (Cactaceae)

Número de páginas: 77
Año: 2015

Agradecimientos

A mi tutor, mentor y amigo M. en C. Juan Carlos Flores Vázquez. Por todo su apoyo, su paciencia y sus consejos para mi formación académica y personal. El presente trabajo se lo debo a él, por todas sus correcciones, por dedicarme siempre el tiempo necesario, por preocuparse y siempre estar pendiente de mí.

A mis sinodales: Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez, Dra. Concepción Martínez Peralta, Dra. Olivia Yáñez Ordóñez y al Dr. Ismael Alejandro Hinojosa Díaz, quienes se tomaron parte importante de su tiempo para la revisión, corrección del escrito, por sus opiniones y consejos para mejorarlo.

A la Fundación Carlos Slim, por financiar parte del proyecto en Cuatro Ciénegas.

A la Dra. Olivia Yáñez Ordoñez, responsable de la colección Hymenopterológica del museo de Zoología “Alfredo L. Herrera”, de la facultad de Ciencias, por la ayuda en la identificación de las especies de abejas colectadas en Cuatro Ciénegas.

A la Biól. Inari Sosa Aranda, Biól. Hugo Altamirano y la Dra. Concepción Martínez Peralta, por el apoyo en el trabajo de campo.

Al programa de becas universitario Diversidad Cultural e Interculturalidad, por el apoyo económico que me otorgó durante toda mi estancia en la licenciatura, lo cual me ayudó a solventar muchos gastos personales y escolares.

Dedicatoria

A mis padres, Hilarión Jiménez Martínez y Tomasa Díaz Cardoso, por todo el apoyo, el cariño y el amor que me han brindado a lo largo del sendero por el que ando, tanto en lo personal como en la vida académica. Por todos sus regaños, que me enseñaron a ser fuerte y tener valor para afrontar los problemas. Gracias a todo su esfuerzo, he aprendido a valorar lo que ahora soy y lo que he aprendido. Infinitamente les agradezco.

A mis hermanos, amigos y consejeros personales: Micaelina, Paulina, Eloy, Isabel, Virginia y María, por haberme exhortado a continuar cuando las cosas fueron difíciles, por todo su cariño y por apoyarme cuando los necesito. Los amo.

A todos mis sobrinos, que con sus curiosas preguntas hacen que procure estar al día con la información y que no olvide esa parte esencial de la niñez que queda en mí, por hacerme reír con sus travesuras.

A mis amigos: Rafa “Bombero”, Jaime, Gollo, Nidia, Joyce y Ale (Q.E.P.D.), por el simple hecho de ser mis amigos y hacer que me entusiasme por vivir, por hacer los momentos más divertidos en mi vida, por escucharme y por estar tan locos como yo.

Para todos los camaradas entusiastas que conocí en el trayecto escolar, con quienes aprendí a aprender, a disfrutar y convivir; quienes me enseñaron que uno siempre puede aprender nuevas cosas y hablar de muchas otras: a Germán, Nelli, Topacio, Rómulo, Roy, Chikaly, Aridai Ia, Gonzalo, Erick, Lalo, Vic, Tripas, Andy, Naye, Juan, Grabis, Joao, Darío, Patita, Medrano, Cronopio, Cherek, Lalo Muñoz, Emily, Toño Paz, Hugo Oz, Daniel Zevach, Hippie, Paulina Uribe, Martín, Coni, Fish, Fanny, Gera, Paco, Lizzie, Archi, Liz González, Marco, Deisy, Lau, Ofe y Telmo.

A todos los profesores dedicados, por el esfuerzo que realizan porque uno aprenda, por transmitir sus conocimientos, no sólo en el ámbito escolar, sino también para forjarnos como mejores personas.

Sobre todo agradezco a *Ariocarpus fissuratus* y a sus visitantes florales, porque permitieron ser estudiados y por ello el presente trabajo pudo realizarse.

ÍNDICE

RESUMEN.....	7
1. INTRODUCCIÓN.....	8
1.1. La polinización.....	8
1.2. Polinización en cactáceas.....	19
1.3. Justificación.....	22
1.4. Objetivos.....	23
1.4.1. Objetivo general.....	23
1.4.2. Objetivos particulares.....	23
1.4.3. Hipótesis.....	23
2. MATERIAL Y MÉTODOS.....	24
2.1. Sitio de estudio.....	24
2.2. Especie de estudio.....	25
2.3. Métodos.....	28
2.3.1. Estimación de la distancia de dispersión de polen.....	28
2.3.2. Frecuencia de visitantes florales.....	31

2.3.3. Métodos estadísticos.....	34
2.3.3.1. Distancia de dispersión de polen.....	34
2.3.3.2. Frecuencia de visitas.....	36
3. RESULTADOS.....	37
3.1. Frecuencia de visitas.....	37
3.2. Distancia de dispersión de polen.....	41
4. DISCUSIÓN.....	44
5. CONCLUSIONES.....	55
6. ANEXO.....	56
7. LITERATURA CITADA.....	63

Resumen

Ariocarpus fissuratus (Engelmann) Schumann, es una planta endémica del desierto Chihuahuense, en peligro de extinción. Esta cactácea es una especie xenógama obligada, por lo cual, requiere de vectores bióticos para ser polinizada. Conocer a sus visitantes florales, a sus polinizadores potenciales y la distancia a la que puede llegar el polen proporcionará información para conocer a fondo su biología reproductiva y, por ende, para su conservación. Para conocer la distancia de dispersión del polen de esta especie se realizaron muestreos en seis vecindarios florales durante el año 2012 y tres vecindarios en el año 2013; cada vecindario fue categorizado en unidades sistemáticas de dos metros de distancia a partir de plantas donadoras de polen (plantas focales), cuyos estambres fueron impregnadas de polvo fluorescente. Los dispersores del polvo fluorescente fueron diversos tipos de insectos, dentro de los cuales destacan las abejas, avispas, moscas, mariposas y grillos. Se obtuvieron diferencias significativas en el arribo de polen dentro de las plantas receptoras en las diferentes distancias ($\chi^2 = 40.86$, g.l. = 8, $p < 0.001$) y a partir de las plantas donadoras, se halló polvo hasta los 22 m de distancia. Por otro lado, de los visitantes florales se registró el horario y su conducta durante las visitas; de los horarios de visita de cada morfoespecie se encontraron diferencias significativas ($\chi^2 = 169.87$, g.l. = 20, $p < 0.001$), donde las abejas fueron las visitantes más frecuentes, seguidos de avispas y de otros insectos.

Palabras clave: ***Ariocarpus fissuratus*, visitantes florales, melitofilia, polinización, polvos fluorescentes.**

1. INTRODUCCIÓN

1.1. La polinización

La polinización, como una interacción en la cual las especies involucradas obtienen un beneficio recíproco (Monge-Nájera, 2004; Soto y Vega, 2010; Jiménez-Sierra y Matías-Palafox, 2012), es una parte importante de la evolución y ecología de muchas especies vegetales y animales (Bawa y Beach, 1981).

La polinización se define como la transferencia de polen desde las anteras hacia el estigma de una flor en el caso de plantas angiospermas, o bien, hacia el micrópilo en las plantas gimnospermas (Lunau, 1999; Mendizábal, 2005; Flórez-Serrano, 2009). El polen puede provenir de una flor de la misma planta o de un individuo distinto y, para que esto pueda realizarse, son necesarios los componentes morfológicos, fisiológicos y fenológicos de las especies que interactúan (Parra-Tabla y Bullock, 2002). Asimismo, el transporte de polen permite el flujo génico en las poblaciones vegetales y con ello la fertilización de los óvulos, por lo cual, las especies vegetales pueden alcanzar su éxito reproductivo.

La polinización requiere de vectores, que pueden ser todos aquellos factores externos que intervienen en el transporte del polen, excepto en los casos donde pueda existir polinización autónoma (Freuler, 2001). Estos vectores han sido clasificados básicamente en dos tipos: abióticos o bióticos. La polinización abiótica puede ser de tipo anemófila, es decir, que se lleva a cabo por el viento, o de tipo hidrófila, mediada por el agua. Por el contrario, la polinización biótica (también conocida como polinización zoófila) es mediada por animales (Dobson y Bergström, 1999; Parra-Tabla y Bullock, 2002).

La polinización anemófila es común entre plantas angiospermas (reportada en 60 familias, equivalentes al 18% del total de angiospermas) y gimnospermas (Ackerman, 1999); sin embargo, es un proceso con baja precisión para lograr el entrecruzamiento porque las plantas dependen totalmente del ambiente en el que se encuentran (Faegri y van der Pijl, 1979); es por esta razón que han desarrollado estructuras, como los amentos, flores apétalas y con menos ornamentaciones, carecen de recompensas que son propias de plantas polinizadas por animales, como el néctar, y producen una gran cantidad de polen de tamaño pequeño que facilita su transportación por el viento (Ingrouille y Eddie, 2006). En cambio, la polinización hidrófila solamente se presenta en un 2.7% de las familias de angiospermas (Ackerman, 1999; Glover, 2007); en la mayoría de sus especies, el polen es liberado y transportado por las corrientes de agua hasta alcanzar las estructuras reproductoras femeninas (Ingrouille y Eddie, 2006).

Por otro lado, los animales son un factor fundamental para la mayoría de las plantas angiospermas debido a que pueden garantizar el intercambio de polen entre los individuos de un vecindario reproductivo, ya sea entre las flores de un mismo individuo o hacia las flores de otro individuo (Ollerton, 1999; Santamaría y Rodríguez-Gironés, 2008). Se ha calculado que existen aproximadamente 300, 000 especies de angiospermas, de las cuales alrededor del 80% son polinizadas por animales (Murcía, 2002); de este modo existe una interacción de la planta con el polinizador y por lo tanto forma parte de la actividad vital del animal. Esta relación se establece porque existen una serie de atrayentes y recompensas florales: primarias y secundarias (Faegri y van del Pijl, 1979).

Dentro de las recompensas florales primarias se encuentran el polen y el néctar. El polen puede diferenciarse en dos tipos: fértil y estéril; este último sólo es producido para proporcionar energía a los visitantes florales (Luo *et al.*, 2008). Por otro lado, el néctar está restringido principalmente a las plantas angiospermas y funciona como atrayente debido a que muchos de los insectos polinizadores poseen quimiorreceptores específicos a ciertos tipos de azúcares (Faegri y van der Pijl, 1979).

Como la gran mayoría de las angiospermas depende de la polinización biótica (Holsinger, 2001), las plantas han desarrollado atributos florales que les confieren cierta ventaja para poder reproducirse; estos atributos son los que atraen a los polinizadores o visitantes florales (Lunau, 1999). Ejemplos como el color en las flores o inflorescencias vistosas y atractivas, el aroma que producen (Buchmann, 1983; Crepet, 1983; Flórez-Serrano, 2009), la morfología que presentan, la longitud y el ancho de la corola, así como el tiempo que permanecen abiertas las flores, son algunos de los atributos de atracción secundaria y están estrechamente relacionadas con la cantidad de polen que donan o que reciben las plantas durante las visitas (Campbell, 1991; Jaramillo-Pitt, 2006), por esta razón se piensa que la gran diversidad de formas, tamaños y colores en las flores, reflejan la abundancia y diversidad de las interacciones planta-polinizador (Faegri y van der Pijl, 1971).

El color funciona como atrayente a larga distancia para una vasta cantidad de polinizadores y, el patrón de coloración presente en la flor, indica el centro de atención para los visitantes; por ejemplo, los colores claros son esenciales para atraer insectos nocturnos y murciélagos, mientras que el espectro de visión de las abejas se encuentra en longitudes

de onda azul, amarillo y ultravioleta (Ingrouille y Eddie, 2006). Asimismo, el aroma tiene una función importante, ya que puede atraer o repeler a los visitantes florales desde una larga distancia y puede llegar a ser específico para algunas especies de animales (Ingrouille y Eddie, 2006), p. ej. funciona como atrayente para las abejas de la tribu Euglossini, quienes buscan y colectan los aromas de orquídeas (Orchidaceae) (Dressler, 1982), aunque resulta ser más eficiente en polinizadores nocturnos, como los quirópteros y palomillas, debido a la agudeza olfativa que presentan (Viejo-Montesinos, 1996).

Por otro lado, la forma de la corola permite a ciertos organismos entrar a tomar el néctar y/o el polen de las flores para que este pueda distribuirse en el cuerpo del polinizador que lo transportará (Grant y Grant, 1978; Santamaría y Rodríguez-Gironés, 2008), p.ej. existe relación entre el largo/ancho de la flor de las especies *Cybianthus quelchii* (Primulaceae), *Ilex retusa* (Aquifoliaceae), *Humiria balsamífera* (Humiriaceae) y *Phthirusa adunca* (Loranthaceae) y el tamaño promedio del conjunto de sus polinizadores (Ramírez *et al.*, 1990); asimismo, el tiempo que permanecen abiertas las flores influye en la búsqueda y la toma de alimento de los visitantes florales (Lertzman, 1981).

Los atributos florales confieren a cada planta mayor probabilidad de ser visitada, por lo cual, de acuerdo a las preferencias de los visitantes florales, se efectúa cierta frecuencia de visita por parte de los forrajeros dentro de los vecindarios reproductivos y por ello la tasa de fecundación de la población puede afectarse debido al poder discriminativo que tienen los animales, al seleccionar un tipo especial de olor, color y forma de las flores (Viejo-Montesinos, 1996; Wirth *et al.*, 2011).

Del mismo modo, la habilidad que tienen los forrajeros para encontrar fuentes de alimento, así como el patrón de distribución espacial en que se encuentran los individuos reproductivos en una población vegetal, son factores que pueden afectar la conducta de forrajeo de los polinizadores (Herrera, 1987, a; Waser *et al.*, 1996; Gómez y Zamora, 2000), es decir, si los individuos están distribuidos de manera aleatoria, disminuye la probabilidad de que los individuos más aislados sean visitados (Levin y Kerster, 1969; Handel, 1985), pero aumenta la probabilidad de autogamia porque los polinizadores tienden a moverse poco dentro de la población (Williams, 2007), lo cual puede tener una repercusión directa sobre el éxito reproductivo de las plantas (Feinsinger *et al.*, 1986; Harder y Barrett, 1995), por consiguiente, la producción de frutos y semillas es afectada negativamente (Brunet y Sweet, 2006). En comparación con una planta aislada, un grupo de organismos agregados en un vecindario tiene mayor probabilidad de ser visitado por encontrarse en un parche con despliegue floral más llamativo, concentrando así una mayor actividad de los polinizadores en un área reducida (Handel, 1985).

Por lo anterior, se han hecho estudios en diferentes especies de plantas donde se demuestra que la dispersión del polen en diferentes especies de plantas tiende a ser leptocúrtica (Waser, 1982; Begon *et al.*, 2006), es decir, el número de granos de polen que arriban a una planta receptora disminuye conforme se incrementa la distancia a partir de la planta donadora (Jakobsson *et al.*, 2009). La dispersión leptocúrtica está determinada por el movimiento de los polinizadores, p. ej. las abejas, cuyo desplazamiento se ha descrito con este tipo de curtosis (Schmitt, 1980; Waser, 1982) y los colibríes (Webb y Bawa, 1983). Además, por este tipo de dispersión, existe una alta probabilidad de que las plantas que se encuentren muy alejadas respecto a una planta donadora reciban una cantidad insuficiente

de polen para que su reproducción sea exitosa (Bawa, 1990; Quesada *et al.*, 2004). Esto plantea una disyuntiva, debido a que los individuos más cercanos tienen altas probabilidades de estar emparentados, sobre todo en especies que tienen dispersión limitada de polen y semillas, incrementando de este modo la depresión por endogamia – cruce entre parientes, donde hay mayores probabilidades de que los alelos deletéreos se expresen- (Campbell, 1985; Jakobsson *et al.*, 2009). Por el contrario, si las cruces ocurren entre plantas distanciadas, puede evitarse la endogamia (Campbell, 1985), pero la cantidad de polen puede ser insuficiente y dar como resultado un bajo éxito reproductivo; es por esta razón que debe haber una distancia de entrecruzamiento óptimo, que permita un mayor grado en la adecuación de las plantas dentro de un vecindario reproductivo (Levin y Kerster, 1974).

El vecindario reproductivo se refiere a las plantas vecinas dentro de una población (Levin y Kerster, 1971; Feinsinger *et al.*, 1986) y sus características están dadas por la densidad de individuos reproductivos que lo conforman, su patrón de distribución espacial y el número de flores que presentan (Schmitt, 1983; Wirth *et al.*, 2011). Asimismo, el tamaño del vecindario está determinado por la capacidad de dispersión del organismo en cuestión, la cual es determinada por: 1) sus características genéticas, en cuanto al número e identidad de genets y ramets (Carrillo-Angeles *et al.*, 2011), 2) la tasa de fecundidad cruzada, 3) la dispersión del polen y la dispersión de las semillas (Eguiarte *et al.*, 1993), estos últimos se logran por el movimiento y la distancia de desplazamiento de los forrajeros (Levin y Kerster, 1971; Lemke, 1985), así como el número de visitas que reciben las plantas de manera consecutiva (Handel, 1983), debido a que los forrajeros buscan los recursos que eventualmente son más abundantes, desplazándose de una planta a otra para obtener la

mayor cantidad posible de alimento o recursos energéticos como el néctar (MacArthur y Pianka, 1966); sin embargo, forrajeros como las abejas abandonan el vecindario floral antes de agotar los recursos y buscan otros recursos en el medio (MacArthur y Pianka, 1966) . Además, la cantidad de polen recibida en las flores, a partir de una planta donadora, disminuye conforme incrementa la distancia; esto se debe a un efecto de “arrastre” (carry-over), es decir, que la cantidad de polen depositado en las flores cercanas a la planta donadora tiende a ser mayor y disminuye conforme incrementa la distancia, debido a que en la primer visita no se deposita completamente el polen, sino que se va depositando hacia las siguientes flores, aunque en cantidades menores (Thomson *et al.*, 1986). Aunado a esto, el peso y el tamaño que tienen los granos de polen, son otros factores que influyen en su transporte y la distancia a la que pueden ser dispersados. Lo anterior proporciona información de gran valor para la conservación de las especies, debido a que puede inferirse la viabilidad y el reclutamiento, así como la densidad de la población, es decir, si existen bajos índices de estos, las poblaciones serían susceptibles de extinguirse a corto plazo.

En los estudios realizados para determinar el transporte y la cantidad de polen donado, se han utilizado polvos fluorescentes como análogos del polen, ya que ayudan a estimar el movimiento del polen, p.ej. los colibríes dispersaron el polvo en plantas como *Silene virginica* (Caryophyllaceae) (Fenster *et al.*, 1996) e *Ipomopsis aggregata* (Polemoniaceae) (Campbell, 1991), el abejorro *Bombus occidentalis* dispersó el polvo dentro de una población de *Erythronium grandiflorum* (Liliaceae) (Thomson *et al.*, 1986) y las abejas del género *Apis*, *Peponapis* y *Xenoglossa* (Hymenoptera: Apidae, Anthophoridae) dispersaron el polvo en una población de *Cucurbita foetidissima* (Cucurbitaceae) (Ordway *et*

al., 1987). Sin embargo, esto depende mucho del sistema con el cual que se trabaje, debido a que debe considerarse el tamaño y el peso del polen de cada especie vs el polvo fluorescente, ya que puede llegar a sub o sobreestimar la distancia de dispersión; del mismo modo, es importante considerar la conducta del visitante, ya que algunos no entran en contacto con las estructuras reproductoras de las plantas, ya sea de manera parcial o total, o bien, cada polinizador puede variar en cuanto a la carga de polen que puede transportar (Adler e Irwin, 2006).

Stebbins (1970) formuló el término del “polinizador eficiente”, el cual postula que la selección natural favorecerá a los rasgos morfológicos, fisiológicos y ecológicos que funcionen para atraer los visitantes florales que polinicen con mayor eficiencia, razón por la cual las plantas deberían ser polinizadas por un grupo reducido de animales, buscando de esta manera una especialización entre planta-polinizador (Waser *et al.*, 1996; Johnson y Steiner, 2000). En algunos estudios se ha encontrado que en la polinización zoófila existe cierta fidelidad de algunos insectos hacia plantas y flores específicas, desde los menos fieles como algunos escarabajos, moscas y polillas, hasta los más fieles como determinadas especies de abejas oligolécticas (Jaramillo-Pitt, 2006). Existen plantas que pueden ser polinizadas solamente por una especie o por un grupo relacionado filogenéticamente que tienen comportamientos y patrones de preferencia similares, es decir, que son especialistas funcionales (Ollerton *et al.*, 2007).

El ser especialistas confiere a las plantas algunas ventajas como: 1) una menor inversión de energía por parte de las plantas en la producción de néctar o polen, pues estos son consumidos especialmente por los polinizadores más eficientes; 2) asegurar el

entrecruzamiento con otros individuos de la misma especie y 3) asegurar el regreso del polinizador (Murcía, 2002). Sin embargo, el hecho de que las plantas y sus polinizadores sean especialistas representa un problema cuando alguna de las especies que interactúan se ve amenazada de desaparecer, es decir, si se extinguiere la planta o su polinizador, el otro podría tener problemas para su supervivencia (Linhart y Feinsinger, 1980).

Algunos casos de especialización se pueden encontrar en organismos pertenecientes al género *Ficus* (Moraceae), los cuáles son polinizados sólo por avispas de la familia *Agaonidae* (Rasplus, 1996; Cook y Rasplus, 2003), donde existe una relación uno a uno entre polinizador y especie; una especie del género *Ophrys* (Orchidaceae) que depende solamente de una especie de abeja del género *Andrena* (Andrenidae) (Harborne, 1988) y en el género *Yucca* (Asparagaceae) existe una polilla que poliniza 30 de sus especies (Rentería y Cantú, 2003).

El conjunto de los rasgos florales, y que funcionan como atrayentes para cierto grupo de animales, ha llevado al concepto de “síndrome de polinización”, el cual se refiere a la relación estrecha que se mantiene entre los rasgos de las flores y reflejan ciertas adaptaciones y especificidad hacia los rasgos que poseen determinados grupos de polinizadores (Faegri y van der Pijl, 1979; Waser *et al.*, 1996).

Los distintos síndromes de polinización pueden darse en una amplia gama de especies participantes; algunos de ellos son: las aves (conocido como ornitofilia); los murciélagos (quiropterofilia); los insectos (entomofilia), dentro de los cuales se encuentran los escarabajos (cantarofilia), moscas (miofilia), moscas saprófitas (sapromiofilia), abejas (melitofilia), polillas (falaenofilia) y mariposas (psicofilia) (Jaramillo-Pitt, 2006).

En algunos estudios se ha demostrado que el síndrome de ornitofilia (mediada principalmente por colibríes) está relacionado con la presencia de flores tubulares rojas, naranjas o amarillas; mientras que, la melitofilia corresponde a flores con forma de tazón o de campana, de colores morados, amarillos, blancos y hasta azules (Murcía, 2002). Por tal motivo, se dice que las abejas y abejorros prefieren los colores amarillos, debido a que son sensibles a las flavonas y flavonoles, compuestos químicos presentes en las flores (Anaya-Lang, 2003). Así, las guías florales (como los colores) son importantes para indicar al polinizador, en especial a insectos, dónde se encuentra el centro floral y con ello los órganos sexuales de las flores (Harborne, 1988).

En contraste a la polinización especialista, existen especies de plantas denominadas generalistas, debido a que son visitadas o polinizadas por una amplia diversidad de organismos. La polinización generalista parece ser más frecuente en las observaciones de campo, contrario a lo que indican los supuestos teóricos, ya que existe un gran número de especies pertenecientes a diversos grupos taxonómicos que visitan flores de muchas especies vegetales (Gómez y Zamora, 1999); sin embargo, en muchos casos no existe una correlación positiva entre la diversidad y abundancia de visitantes vs su eficiencia como polinizadores en una especie vegetal (Potts *et al.*, 2001; Bustamante *et al.*, 2007). En este tipo de polinización se encuentran algunos ejemplos de plantas de la familia Araceae, cuyos visitantes son distintas especies de moscas (Raven *et al.*, 1992) y los cactus columnares son especialmente visitados por varias especies de murciélagos y diversos insectos (Kiesling y Ferrari, 2005; Bustamante *et al.*, 2007).

La fluctuación temporal y espacial en abundancia y composición del conjunto de visitantes florales (ensamble de especies) es una de las causas más aceptadas en la explicación de la existencia en los sistemas generalistas; sin embargo, se requieren estudios rigurosos y a largo plazo para determinar la variación temporal en el grupo de polinizadores, debido a la fenología de la especie vegetal (Gómez, 2002). Algunos estudios realizados con temporalidad mayor a dos años han encontrado mucha variación tanto en la abundancia, identidad e importancia de los polinizadores dentro de las especies vegetales estudiadas, algunos ejemplos en el ensamble de especies visitantes se han encontrado en plantas como: *Lavandula latifolia* (Lamiaceae) (Herrera, 1987, b), *Euphorbia dendroides* (Euphorbiaceae) (Traveset y Sáenz, 1997) y *Campanula rotundifolia* (Campanulaceae) (Bingham, 1998). Del mismo modo, la composición y abundancia del conjunto de polinizadores puede variar de forma estacional dentro de un solo periodo reproductivo de la planta (Gómez, 2002)

En el contexto anterior, es complicado determinar qué animales tienen importancia como polinizadores, ya que muchos visitantes florales son sólo “robadores de néctar”, tal como las hormigas, ácaros y abejas del género *Xylocopa* (Apidae) y *Trigona* (Apidae) en ciertas especies de plantas (Roubik, 1982). El robo de néctar afecta negativamente la reproducción de las plantas porque puede reducir el número de visitas de los polinizadores, es decir, hay competencia por explotación del recurso. Asimismo, la reducción en cuanto a visitas puede deberse a interacciones agresivas entre robadores y polinizadores (competencia por interferencia), aunque, por otro lado, las flores pueden deteriorarse físicamente por la continua visita que reciben por parte de los forrajeros y robadores, provocando que su atractivo floral, así como la cantidad de néctar que ofrecen, sea menor

para los polinizadores (Irwin, 2000; De Ávila Jr, 2010). Un caso particular sucede en el árbol *Dipterix panamensis* (Fabaceae), del cual los ladrones de néctar pueden llegar a dañar hasta el 80% de sus flores (Perry y Starret, 1980).

1.2. Polinización en cactáceas

Las cactáceas son un grupo conspicuo y dominante en la vegetación de zonas áridas y semiáridas, especialmente las de tipo columnar (Valiente-Banuet *et al.*, 1996). Las flores de las cactáceas son hermafroditas en su mayoría (Mandujano *et al.*, 2010), aun así, algunas tienen altos grados de autoincompatibilidad y requieren de la entrecruza obligatoria (xenogamia), por lo cual, sus polinizadores y el transporte del polen son muy importantes para su supervivencia, como en algunas cactáceas columnares (Valiente-Banuet *et al.*, 1996) y de tipo subglobosas como *A. fissuratus* (Martínez-Peralta y Mandujano, 2011). Del mismo modo, en las cactáceas hay una amplia variación en su sistema reproductivo, pudiendo ser mixtos, combinando la entrecruza y la autocruza (Mandujano *et al.*, 2010).

En las cactáceas existe una alta riqueza en cuanto a diversidad morfológica y fenológica de flores que están estrechamente relacionadas con animales polinizadores (Grant y Grant, 1978). Las especies de cactus columnares que viven en los desiertos extratropicales tienen sistemas de polinización generalizados, los cuales permiten la llegada de visitantes diurnos y nocturnos a sus flores (Larrea-Alcázar, 2007). Entre las 70 especies de cactáceas columnares mexicanas, el 70% son polinizadas por murciélagos (Faegri y van del Pijl, 1979). Especies de cactus columnares que presentan flores de tubo largo y fino [p. ej. los géneros *Selenicereus* (Cactaceae) y *Epiphyllum* (Cactaceae)] son polinizadas por polillas y algunos géneros con flores tubulares (*Cleistocactus*, *Borzicactus* y *Oreocereus*), son

polinizadas por colibríes (Kiesling y Ferrari, 2005). Los colibríes son aves nectarívoras, acuden a flores rojas o de colores llamativos y sólo polinizan el 16.6% de las cactáceas columnares (Valiente-Banuet *et al.*, 1996), aunque se ha reportado que polinizan exitosamente a varias especies del género *Opuntia* (Cactaceae).

En contraste, para las cactáceas arbustivas y globosas, se ha registrado que los principales polinizadores son las abejas (Johnson, 1992; Mandujano *et al.*, 1996), en este tipo de plantas la relación planta polinizador tiende a ser especializada (Grant y Hurd, 1979), o bien, parece existir un tipo de especialización funcional, es decir, la interacción que lleva a cabo una especie vegetal con una alta diversidad de polinizadores de alto nivel taxonómico, generalmente hasta Familia (Ollerton *et al.*, 2007). La relación entre las cactáceas y abejas se presenta en varias especies del género *Opuntia* -cerca de 90 especies en el desierto Chihuahuense- (Grant y Hurd, 1979); Cabrera-Manrique (2011) encontró que la especie *Opuntia microdasys* fue visitada con mayor frecuencia por *Apis mellifera* y *Diadasia rinconis*, y en menor frecuencia por *Liturgopsis litoralis*; la distancia de dispersión de polen por estos organismos fue registrada en promedio de 28.58 ± 5.28 m, lo que sugirió una distancia corta de dispersión. Además, los géneros de abejas solitarias *Diadasia* y *Lithurge* son encontrados principalmente en este género de cactáceas, es decir, son especies oligolécticas (la oligolectia se refiere a la atracción de las abejas hacia un tipo en particular de flores) (Mandujano *et al.*, 1996).

Por otra parte, el síndrome de melitofilia ha sido observado en algunas especies de cactáceas globosas, tales como: *Echinomastus erectocentrus* (Johnson, 1992); *Echinocactus* sp. y *Ferocactus* sp. (Setien y Velasco, 1999); *Melocactus curvispinus*, cuyos principales

visitantes son abejas del género *Ceratina* (Nassar y Ramírez, 2004). Asimismo, el principal visitante floral de *Coryphantha scheeri* var. *robustispina* es *Diadasia rinconis*, donde las hembras tienen mayor frecuencia de visitas (McDonald y McPherson, 2005). Del mismo modo, *Astrophytum asterias* es visitada principalmente por *Diadasia rinconis* y *Macrotera lobata*, así como abejas del género *Ashmeadiella*; en esta cactácea se estimó que distancia promedio de dispersión del polen fue de 17 m, pero la distancia máxima fue de 142.2 m (Blair y Williamson, 2010). Para la cactácea subglobosa, *Ariocarpus fissuratus*, se registraron diversos géneros de abejas como los visitantes florales más frecuentes: *Diadasia* sp., *Lasioglossum* sp., *Megachilidae* sp. y la especie *Apis mellifera* (Martínez-Peralta, 2007).

Se sabe que *A. fissuratus* es una especie xenógama obligada, por lo cual, requiere de vectores bióticos para que la fecundación cruzada se lleve a cabo. Por tal razón, los polinizadores son esenciales para la dispersión de los genes vía polen y que ello ayude a determinar la estructura y variación genética de esta especie, ya que repercute en su conservación, puesto que estas variables determinan la densidad de la población, su distribución geográfica y su adecuación (Martínez-Peralta y Mandujano, 2011).

La importancia de la distancia de dispersión de polen es crucial para el éxito reproductivo de las cactáceas, ya que algunas especies presentan bajas densidades poblacionales y la mayoría de ellas se encuentran amenazadas o en peligro de extinción, bajo esta razón pueden llegar a existir altos índices de endogamia, así como una reducción en el *pool* genético de la población. Además, existen otros factores que influyen en éxito reproductivo de las plantas, tales como: 1) la abundancia de polinizadores, 2) las barreras

geográficas y 3) la competencia intra e inter específica por atraer a los polinizadores (McDonald y McPherson, 2005).

1.3. Justificación

La familia Cactaceae es uno de los grupos más conspicuos y ecológicamente importantes en zonas áridas y semiáridas (Fleming & Valiente-Banuet, 2002; Nobel y Bobich, 2002) ya que existe una gran diversidad de ellas, debido a que son usados con fines religiosos y medicinales en algunos grupos étnicos, proveen de alimento tanto a animales como a los humanos, fijan el suelo y evitan la erosión, se utilizan como forraje y como plantas ornamentales, además, ofrecen refugio y hábitat a muchos organismos (Alanís-Flores y Velasco-Macías, 2008; Jiménez-Sierra, 2011). Sin embargo, a pesar de su gran diversidad, un gran número de especies de cactus se encuentran actualmente amenazadas o en peligro de extinción. Una de estas especies es *Ariocarpus fissuratus*, de quien se pretende tener mayor conocimiento ecológico, debido a que pertenece a un linaje evolutivamente importante, tiene un gran número de interacciones, está presente en hábitats específicos, sobre todo en las zonas áridas y se encuentra en mayor densidad dentro México, cuyo valor natural es importante dentro de la diversidad que presenta el país.

La distancia a la que se dispersa el polen permitirá conocer las primeras fases de regeneración poblacional y reunir mayores elementos para la conservación de *Ariocarpus fissuratus*, debido a que determina la viabilidad de reproducción, así como la renovación de la población y las posibles consecuencias a nivel genético y ecológico de la especie.

1.4. Objetivos

1.4.1. Objetivo general

El objetivo general de este trabajo es estimar la distancia a la que puede ser dispersado el polen a partir de individuos focales de *Ariocarpus fissuratus*, así como conocer a sus visitantes florales.

1.4.2. Objetivos particulares

De manera particular se pretende:

- I. Determinar si la dispersión de polen es de tipo leptocúrtica.
- II. Determinar la identidad y la frecuencia de los visitantes florales.
- III. Analizar cómo influye la distancia en la dispersión de polen dentro de la población de *Ariocarpus fissuratus*.

1.4.3. Hipótesis

Se espera que la cantidad de polen disminuya conforme aumente la distancia a partir de una planta focal y debido a la diferencia de hábitos y abundancia de los distintos polinizadores (solitarios y sociales), se espera que la frecuencia de visitas sea diferente en los distintos horarios y los dos años de observación, es decir, que el ensamble de visitantes sea distinto.

2. MATERIAL Y MÉTODOS

2.1. Sitio de estudio

El presente trabajo se realizó en el Rancho Orozco, ubicado en el valle de Cuatro Ciénegas de Carranza, Coahuila, dentro del Desierto Chihuahuense (fig. 1).

Esta localidad se localiza entre las coordenadas 26° 54" N y 102° 07" O, a una altitud de 735 m s.n.m (INE, 2011), rodeado por las formaciones montañosas: Sierra de La Madera, La Menchaca, La Purísima, San Vicente, San Marcos y Pinos y La Fragua, las cuales están conformadas principalmente por roca caliza y el litosol es el tipo de suelo predominante en la zona.



Figura 1. Sitio de estudio: Rancho Orozco, en el Valle de Cuatro Ciénegas. Foto: Jorge Jiménez-Díaz.

La vegetación representativa es de tipo matorral xerófilo (Rzedowski, 1978), cuya composición florística es muy variada. Dentro de las familias más representativas se

encuentran la familia Asteraceae, Fabaceae, Poaceae y Cactaceae, esta última es la que presenta mayor riqueza de especies dentro de la zona (Rzedowski, 1978; Loera-Gutiérrez, 2012). De igual manera, se pueden encontrar especies de *Agave* (Agavaceae), *Hechtia* (Bromeliaceae), *Yucca* (Agavaceae), *Fouquieria* (Fouquieriaceae) y *Larrea tridentata* (Zygophyllaceae), cuya presencia puede llegar a ser dominante o codominante en el sistema (Rzedowski, 1978). El sitio presenta clima marcadamente seco-semicálido con temperatura anual que oscila entre los 31 y 34°C y la precipitación pluvial es inferior a los 300 mm por año (INE, 2011).

2.2. Especie de estudio

Ariocarpus fissuratus (Engelmann) Schumann (fig. 2), también conocida como chaute, chautle, falso peyote, *living rock*, *star rock*, sunami o waname, (Anderson, 2001) se encuentra clasificada en el orden Caryophyllales, tribu Cacteeae, familia Cactaceae, subfamilia Cactoideae y género *Ariocarpus* (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991).

Dentro de las características que la destacan son: un aspecto subgloboso, con el ápice aplanado o poco convexo y con un diámetro que va desde los cinco hasta los 15 cm de largo. Presenta tubérculos imbricados, grandes, triangulares, de 20 a 30 mm de anchura, con la punta más o menos redondeada hasta aguda y la superficie aplanada o algo convexa, con fisuras numerosas, irregulares y coloración característica de verde grisáceo o verde pardusco, surco longitudinal lanoso y aréola florífera en la base del surco areolar (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991). Sus flores brotan en la región florífera basal del surco de los tubérculos jóvenes del ápice y presenta coloración que va desde el blanco, rosa y púrpura, por lo cual tienden a ser muy llamativas.



Figura 2. Especie de estudios: *Ariocarpus fissuratus*, en floración durante el mes de octubre, 2012. Foto: Jorge Jiménez-Díaz.

La mayoría de los individuos presentan entre una y dos flores (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991; Martínez-Peralta y Mandujano, 2012); sin embargo, escasamente se pueden hallar individuos con un número superior, pudiendo llegar a tener hasta nueve flores (Martínez-Peralta y Mandujano; 2012). Su fruto es ovoide, color verde pálido de hasta 10 mm de longitud (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991; Anderson, 2001).

Estas plantas crecen casi enterradas en los terrenos pedregosos y calizos, confundiéndose con las rocas, por lo que son difíciles de distinguir, es por ello que se les denominan “living rocks” o “rocas vivientes” y sólo son conspicuas durante la época de floración (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991; Anderson, 2001).

La distribución de *A. fissuratus* se extiende desde los estados de: San Luis Potosí, Zacatecas, Coahuila, Nuevo León y Tamaulipas, en México, hasta el sur de Texas, en E.U.A (fig. 3). Crecen en zonas pedregosas con suelos calizos o ligeramente alcalinos formando parte de los matorrales xerófilos (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991; Anderson, 2001).

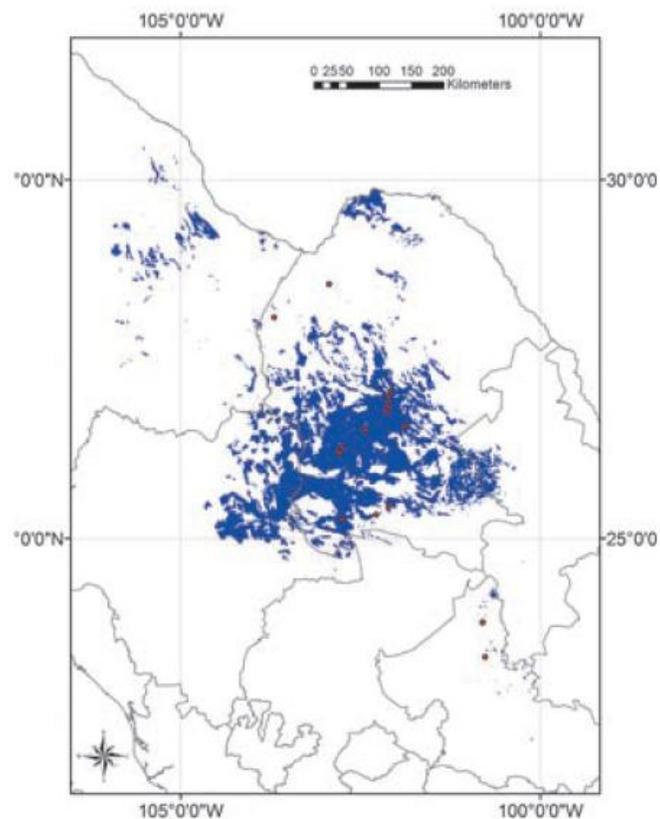


Figura 3. Distribución real (puntos rojos) y potencial (puntos azules) de *Ariocarpus fissuratus*. Tomado de Aguilar-Morales *et al.*, (2011).

La NOM-059-SEMARNAT (2010), en el ANEXO normativo III de la lista de especies en riesgo, registra a esta especie “en peligro de extinción” por ser una especie endémica y debido a su extracción ilegal al ser confundida con el peyote (*Lophophora williamsii*), por

los colores atractivos de las flores o por lo “exótico” de la planta, que atrae a los coleccionistas de cactus. Del mismo modo, la lista I de CITES no permite la comercialización de ninguna de sus partes (Anderson, 2001).

2.3. Métodos

El trabajo de campo, en el sitio de estudio, se realizó el 17 y 18 de octubre del año 2012 y el 18 y 19 de octubre de 2013, debido a que la población de *A. fissuratus* presentó su periodo de floración en estas temporadas.

2.3.1. Estimación de la distancia de dispersión de polen

Para ubicar las consortes potenciales dentro de los vecindarios reproductivos y determinar la distancia a la que puede ser dispersado el polen, se delimitaron seis parcelas circulares independientes, que no compartían ninguna planta, (fig. 4) con un radio de 10 m en el año 2012. En el año 2013, tres de las parcelas (F2, F5 y F6) fueron retomadas para continuar con la estimación de la distancia de dispersión de polen, debido a que tenían mayor densidad de individuos reproductivos. Del mismo modo, en el año 2013, las parcelas fueron delimitadas en radios a partir de los 10 m hasta 22 m de distancia, es decir, se retomó a partir de los 10 m debido a que se pretendía estimar mayores distancias a las ya obtenidas en el año 2012 y se estimó hasta los 22 m porque los individuos en floración eran escasos (fig. 5).

En cada parcela hubo una planta focal (PF) de *Ariocarpus fissuratus* fungiendo como donadora de polen. Cada una de las parcelas fue dividida a su vez en circunferencias de dos metros de radio, para facilitar la revisión de todas las plantas con flores en antesis (fig. 5). El

criterio para elegir a cada una de las plantas focales consistió en seleccionar aquellas plantas que tuvieran dos o tres flores, esto con la finalidad de que tuviesen mayor probabilidad de ser visitadas y tuvieran mayor cantidad de polen para donar.

Se utilizó un pincel de cerdas delgadas por cada planta focal para impregnar de polvos fluorescentes a los estambres de las PF, evitando tocar el estigma, de este modo, no se transportó el polen a las siguientes flores. Dichos polvos se utilizaron como sustitutos o análogos de polen para detectar el movimiento del polen dentro de la población.



Figura 4. Ubicación de las plantas focales en el Valle de Cuatro Ciénegas. Estas seis parcelas fueron delimitadas en el año 2012; los puntos F2, F5 y F6 fueron retomados en el año. Coordenadas: 2013. 26° 54" N y 102° 07" O. Imagen tomada de *Google Earth* (2013).

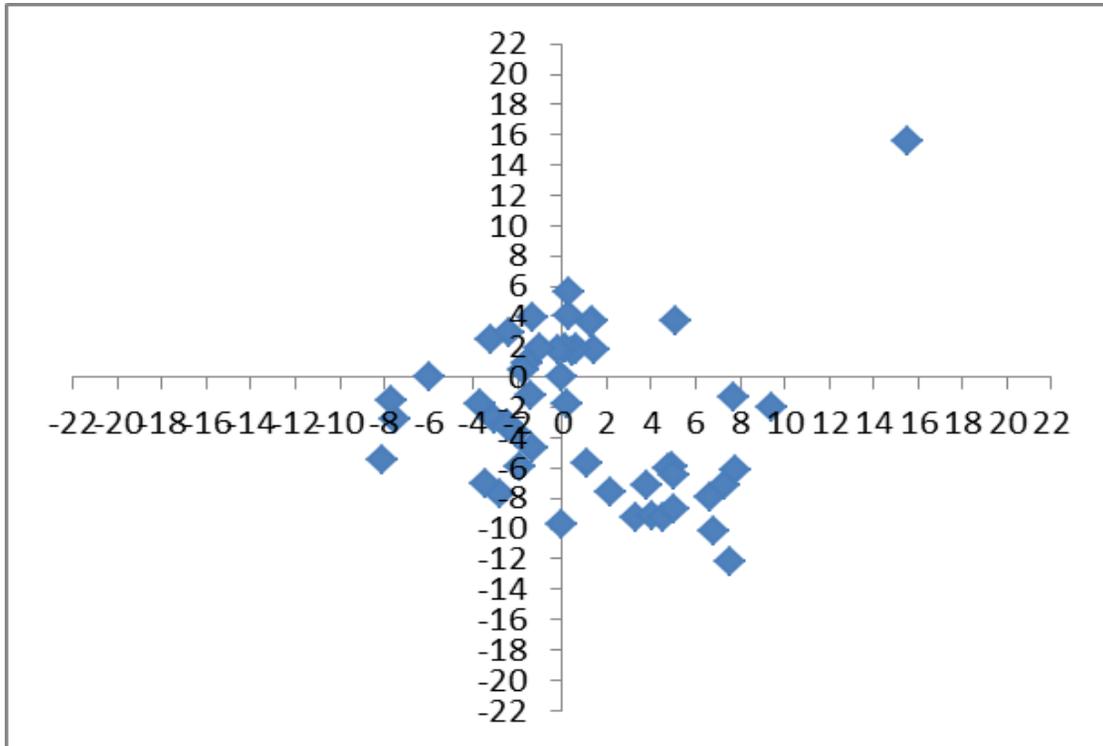


Figura 5. Ejemplo de un vecindario reproductivo de *Ariocarpus fissuratus* con subdivisiones en radios de dos metros. Se observan los individuos con presencia de polen muestreados por cada radio.

Dentro de cada parcela se enumeraron a los individuos muestreados con presencia de flores y se registraron en una tabla las coordenadas polares (la distancia respecto a la PF y el ángulo respecto al norte a partir de la PF) para posteriormente transformarlas a coordenadas cartesianas.

Posteriormente, después de la actividad de los polinizadores, al atardecer se colectaron los estigmas en cada vecindario. La colecta se realizó cada dos metros de radio (± 30 cm en cada radio), obteniendo: [n total = 151 (2012) y n total = 20 (2013)]. La colecta se hizo con la ayuda de pinzas de relojero y los estigmas se guardaron en tubos eppendorf marcados con el número de la parcela y el número de la planta receptora, posteriormente

se observó en el microscopio estereoscópico la cantidad de polvo recibido durante el día. Se utilizó una lámpara de luz negra para poder visualizar la cantidad de polvo fluorescente contenida en los estigmas.

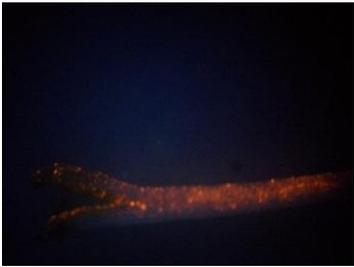
La clasificación de la cantidad de polvo recibido se categorizó cualitativamente en: Mucha Abundancia (MA), donde el estigma estaba casi completamente llena de polvo – mayor al 70% de cobertura en el estigma-; Mediana Abundancia (mA), donde los polvos cubrían alrededor de la mitad de la superficie del estigma –entre el 30 y 70% de cobertura en el estigma- y en Poca Abundancia (PA), donde se encontró una mínima cantidad de granos del polvo –menor al 30% de cobertura en el estigma- (Tabla 1).

2.3.2. Frecuencia de visitantes florales

Para determinar la frecuencia de visita de los polinizadores, se escogieron dos parches florales por día (fig. 6) (distintos a los utilizados para registrar la dispersión del polvo, con la finalidad de no interferir en la dispersión de polen). En el año 2012, durante los dos días de floración de la especie, se hicieron observaciones desde las 10:00 h, debido a que la mayor parte de los individuos presentaron antesis a esa hora, hasta las 15:30 h, con intervalos de media hora de observación (10:00-10:30, 11:00-11:30; 12:00-12:30, 13:00-13:30, 14:00-14:30 y de 15:00-15:30) y media hora de descanso entre cada observación. Las observaciones concluyeron a las 15:30 h, debido a que la cantidad de visitantes florales disminuyó considerablemente, aunque no se descarta la posibilidad de más visitas, ya que las flores permanecieron abiertas durante más tiempo, aproximadamente hasta las 18:00 h. Del mismo modo, en el año 2013 se hicieron observaciones a partir de las 10:00 h hasta las

15:30 h, con intervalos de media hora de observación y media hora de descanso, durante dos días.

Tabla 1. Categorías cualitativas de arribo de polvo fluorescente en los estigmas de *Ariocarpus fissuratus* dentro de las parcelas de observación de dispersión de polen.

Mucha Abundancia (MA)	Mediana Abundancia (mA)	Poca Abundancia (PA)
<p data-bbox="183 688 579 873">El estigma se encuentra casi completa o completamente lleno de polvo (>70%)</p> 	<p data-bbox="602 688 976 873">El estigma se encuentra cubierto de polvo entre el 30 y 70%.</p> 	<p data-bbox="998 688 1388 873">La cobertura de los granos de polvo abarcó menos del 30 % en el estigma.</p> 

En las observaciones se registró la actividad de los polinizadores (el movimiento entre las flores, las visitas y revisitas y su conducta al visitar), así como la cantidad de insectos que visitaron las flores de la parcelas. Se consideró visita cuando los organismos llegaban a una flora sólo una vez y después se retiraban en busca de otras flores; se consideró revisita cuando un organismo llegaba a una flor, se retiraba a otra y regresaba a la antes visitada, o bien, cuando salía de la flor, la sobrevolaba y volvía a introducirse.

Asimismo, se muestrearon ejemplares de los distintos visitantes florales durante los intervalos de descanso, con la finalidad de no afectar su actividad durante sus visitas en los parches; dichos ejemplares fueron colectados dentro de las flores. Además, se tomó evidencia de los visitantes en registro fotográfico, video y apuntes en cuaderno.



Figura 6. Parcela donde se llevó a cabo la observación de la actividad de los visitantes florales.

2.3.3. Métodos estadísticos

2.3.3.1. Distancia de dispersión de polen

Considerando las tres categorías cualitativas de presencia de polen (MA, mA y PA), y las cinco categorías de distancia en radios dentro de cada parcela, se elaboró una tabla de contingencia de 3 x 5. Esta tabla es una herramienta útil para describir cómo se distribuyen los datos de las muestras al considerar simultáneamente dos o más variables categóricas, motivo por el cual fue utilizada para probar la dependencia o independencia entre las variables.

Posteriormente, se estimó cómo se distribuye el polen en las diferentes distancias en torno a la planta focal, usando una prueba de *ji* cuadrada (Everitt, 1977), ya que esta prueba ayuda a comparar dos o más distribuciones de frecuencias, lo cual permitió ver si había diferencia significativa en el arribo de polen entre las categorías de MA, mA, y PA de polen a las diferentes distancias dentro de las parcelas. La prueba sólo fue aplicada a los datos del año 2012. Para el año 2013 no se realizó la prueba de *ji* cuadrada, debido a la poca cantidad de muestras, además de la poca cantidad de polvo en las categorías de distancia.

Con base en esto, la hipótesis nula asume que la distancia a la que será dispersado el polvo será homogénea en todas las categorías de distancia.

Para estimar la dispersión del polvo se utilizó la siguiente fórmula (1):

$$\chi^2 = \sum_{i=1}^k \frac{(o_i - e_i)^2}{e_i}$$

Dónde:

o = valores observados.

e = valores esperados.

Cuando se obtuvo una χ^2 cuadrada significativa entre las variables se procedió a elaborar una nueva tabla de contingencia para residuales ajustados. Los residuales ajustados (fórmula 3) se calcularon a partir de los residuales estandarizados (fórmula 2):

$$\text{(fórmula 2)} \quad Re = \frac{Do - De}{\sqrt{De}}$$

$$VRe = \left[1 - \left(\frac{FTobs}{GTobs} \right) \right] \times \left[1 - \left(\frac{CTobs}{GTobs} \right) \right]$$

$$\text{(fórmula 3)} \quad Ra = \frac{Re}{\sqrt{VRe}}$$

Donde Re son los residuales estandarizados, Do son los datos observados y De son los datos esperados, VRe es la varianza de los residuales estandarizados, $FTobs$ es el total de la fila de los datos observados, $CTobs$ es el total de columna de los datos observados, $GTobs$ es el gran total de los datos observados y Ra son los residuales ajustados. Las celdas donde se obtienen valores mayores a 1.96 o menores a -1.96 indican la significancia en la prueba de χ^2 cuadrada. Los valores positivos indican que hay una mayor frecuencia en contraste de los datos esperados por azar, mientras que los negativos muestran que hay una menor cantidad de los esperados por azar (Everitt, 1977).

2.3.3.2. Frecuencia de visitas

Por otra parte, para observar la frecuencia de visitas que los polinizadores efectúan durante un periodo de tiempo, se elaboró una tabla de contingencia de las diferentes categorías de visitantes (n categorías de visitantes = 5) contra los distintos horarios de observación durante el día, con intervalos de media hora de observación y media hora de descanso (10:00-10:30, 11:00-11:30; 12:00-12:30, 13:00-13:30, 14:00-14:30 y de 15:00-15:30), esto es, una tabla de contingencia de cinco por seis, donde cinco representa a las categorías de visitantes florales registrados, mientras que seis representa los distintos horarios de observación.

Posteriormente se aplicó una prueba de *ji* cuadrada para estimar si había diferencias significativas en la cantidad de visitas que cada especie efectuó en las distintas horas del día. Para este caso se tuvo como hipótesis nula que la frecuencia de visitas de los polinizadores a los individuos reproductivos sería igual en los diferentes horarios de observación.

Cuando se obtuvo una *ji* cuadrada significativa, se aplicó una prueba de residuales ajustados, como se explicó en la sección anterior para determinar qué categoría difería entre horarios.

3. RESULTADOS

3.1. Frecuencia de visitas

En el año 2012 la mayor actividad de visitas se presentó entre las 10:00 y 12:00 h. La frecuencia de visitas de las diferentes especies tuvo diferencias significativas en los distintos horarios de avistamiento para el mismo año ($\chi^2 = 169.87$, g.l. = 20, $p < 0.001$), así como en ambos eventos reproductivos de observación. En el año 2012 se identificaron cuatro especies de abejas solitarias (*Melissodes tristis*, *Diadasia diminuta*, *Ashmeadiella bigeloviae* y *Agapostemon obliquus*); estas dos últimas no fueron registradas en los datos de frecuencia de visitas, sólo fueron colectadas fuera de los horarios de observación y dentro de las flores de *A. fissuratus*; del mismo modo, se colectó una especie social (*Apis mellifera*, especie introducida). Además, se agregó una categoría para “avispas” y otra para “otros” insectos (que incluyó organismos como moscas, mariposas y grillos), de los cuales sólo se lograron colectar dos morfoespecies de moscas, sin llegar a identificarlas y, por lo tanto, no se mencionan en el presente trabajo, resaltando de esta manera que probablemente no sean polinizadores de este tipo de plantas, de acuerdo a lo registrado en otros trabajos de cactáceas globosas y subglobosas.

De todas las especies de abejas registradas en 2012, se observó que la abeja social *Apis mellifera* tiene una mayor frecuencia de visitas y revisitas durante casi todos los horarios de avistamiento (53.96% y 73.58%, respectivamente), en comparación con los otros visitantes, excepto en registros correspondientes al horario de 14:00-14:30, donde hubo ausencia completa de la especie; además, se observó que esta especie tiende a ser agresiva y desplaza a otros organismos más pequeños mientras se encuentran cerca de las flores (obs. per.). Del

mismo modo, la cantidad de individuos de la categoría “otros” tiene una alta frecuencia de visitas (23.34%), mientras que visitas efectuadas fueron de 16.98%, sin embargo, después de las 13:00 h fue notable su ausencia. Ambas categorías, *A. mellifera* y “otros” hicieron el mayor número de visitas y revisitas (fig.7).

Las visitas y revisitas de *D. diminuta* fueron de 9.91% y 5.66%, respectivamente, y las avispas tuvieron presencia constante a lo largo del día, con un total de visitas del 6.60% y 1.89% de revisitas, aunque, llegando hacia la última hora de avistamiento (las 15:00 h), hubo una disminución radical de sus visitas (fig. 7 y 8). Por otro lado, *Melissodes tristis* tuvo una baja tasa de visitas (6.16%) y revisitas (1.89%) en comparación con las demás categorías (fig. 7 y 8).

A partir de la antesis floral de *A. fissuratus* (10:00 h) hasta las 13:00 h hubo gran abundancia de visitantes y las cinco categorías establecidas de morfoespecie tuvieron presencia, sobre todo en la primera hora de observación.

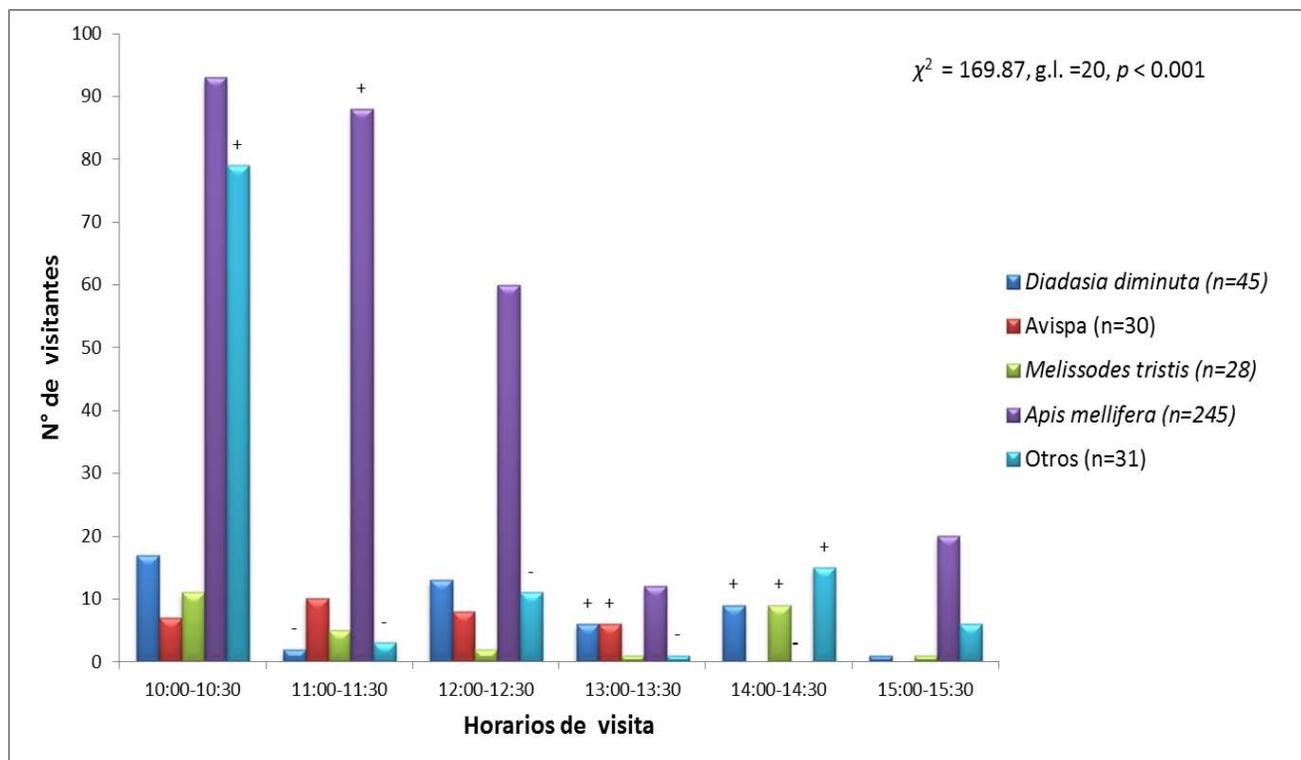


Figura 7. Visitantes florales de *Ariocarpus fissuratus* en los diferentes horarios de observación para el año 2012. Los signos sobre las barras indican mayor o menor cantidad de visitas de lo esperado por azar.

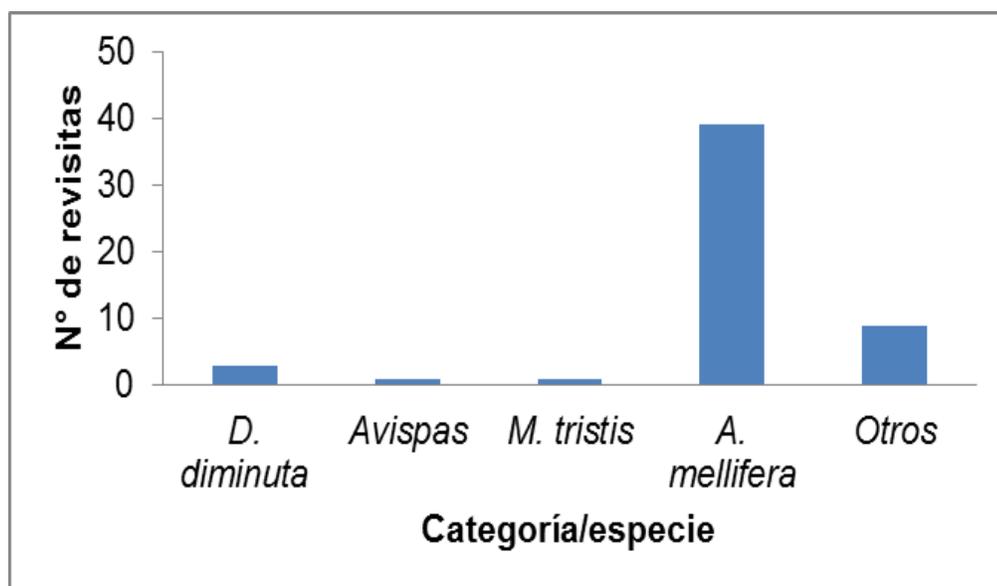


Figura 8. Número de revisitas en las flores de *Ariocarpus fissuratus* por cada categoría de visitantes florales.

Tabla 2. Residuales ajustados que muestran las categorías de visitantes florales de *Ariocarpus fissuratus* que difirieron significativamente, según el análisis de residuales estandarizados (año 2012).

Especie\Hora	Horarios de visita					
	10:00-10:30	11:00-11:30	12:00-12:30	13:00-13:30	14:00-14:30	15:00-15:30
<i>Diadasia diminuta</i>	-0.677	-2.614	1.294	2.196	3.249	-1.039
Avispa	-1.651	1.251	0.877	3.432	-1.436	-1.323
<i>Melissodes tristis</i>	-0.317	-0.523	-1.491	-0.422	5.090	-0.498
<i>Apis mellifera</i>	-1.961	3.704	1.149	-0.611	-4.262	1.169
Otros	4.476	-4.405	-2.312	-2.048	2.657	-0.193

En el año 2013 se presentaron sólo tres categorías de visitantes (*Diadasia diminuta*, *Melissodes tristis* y *Apis mellifera*). En estas visitas *Melissodes tristis* tuvo mayor frecuencia de visitas durante todos los horarios de observación (44.23%), seguido por *A. mellifera* (34.61%) y *D. diminuta* (21.15%) (fig. 9). La cantidad de revisitas en esta temporada fue nula.

Además, se registró la visita de la especie *Agapostemon melliventris*, cuyos datos no están incluidos, ya que no fue colectada dentro de los horarios de observación, pero sí dentro de las flores de *A. fissuratus*.

En este año se hicieron observaciones a partir de las 10:00 h, pero no se comenzó a registrar a los visitantes sino hasta las 11:00 h. Se observó que después de las 14:00 h no hubo más visitas de los organismos (fig. 9).

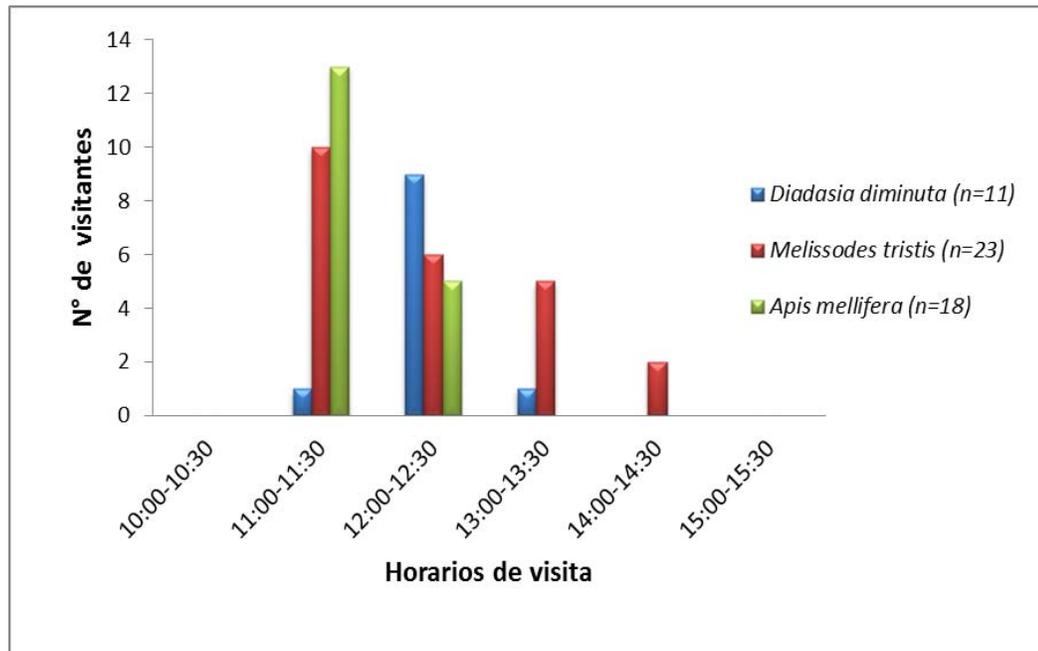


Figura 9. Frecuencia de visitantes florales en *Ariocarpus fissuratus*, en los diferentes horarios de observación en el año 2013.

Por otro lado, el ensamble de abejas fue diferente para cada año de muestreo. En el año 2012 se registraron las abejas *M. tristis*, *D. diminuta*, *A. bigeloviae*, *A. obliquus* y *A. mellifera*. Por el contrario, en el año 2013, se registraron sólo cuatro especies: *D. diminuta*, *M. tristis*, *A. mellifera* y *A. melliventris*, la categoría de avispa y “otros” fue ausente.

3.2. Distancia de dispersión de polen

La deposición del polen fue más frecuente cerca de las plantas focales de *A. fissuratus*, en las categorías de abundancia. En las categorías de abundancia, se observó que el arribo de los

polvos fluorescentes tuvo diferencias significativas en las distancias consideradas ($\chi^2=40.86$, g.l. = 8, $p < 0.001$). En la categoría de mucha abundancia (MA) el número de individuos receptores de polvo fue mayor a cortas distancias ($n = 14$ a los 2 m), mientras que a mayores distancias fue menor ($n = 4$ a los 8 m); después de los ocho metros ya no se registró esta categoría. A los dos metros de distancia hubo una mayor frecuencia de la categoría MA de lo esperado por azar; por el contrario, a la distancia de 10 m se registró una menor frecuencia de lo esperado por azar en la misma categoría (fig.10).

En la categoría de mediana abundancia (mA) hubo variación respecto al número de individuos receptores de esta cantidad, es decir, en cada categoría de distancia no se registró un patrón de disminución o aumento del número de receptores, esta categoría fue registrada hasta los 10 m de distancia y no hubo diferencias significativas en cuanto a la distancia (fig. 10). Por otro lado, en la categoría de poca abundancia (PA) hubo un aumento gradual en cuanto al número de individuos receptores; los individuos con mayor cercanía a la PF fueron pocos ($n = 3$ a los 2 m), llegando a un pico de 14 individuos hacia los 10 m, posteriormente hubo una disminución en el número de receptores (fig. 10). Para el año 2013, el arribo de polvo en la categoría de PA se registró hasta los 22 m de distancia, con sólo dos individuos receptores (fig. 10). La PA de polvo tuvo diferencia significativa menor a lo esperado por azar a los 4 m y mayor a los 10 m de distancia (fig. 10).

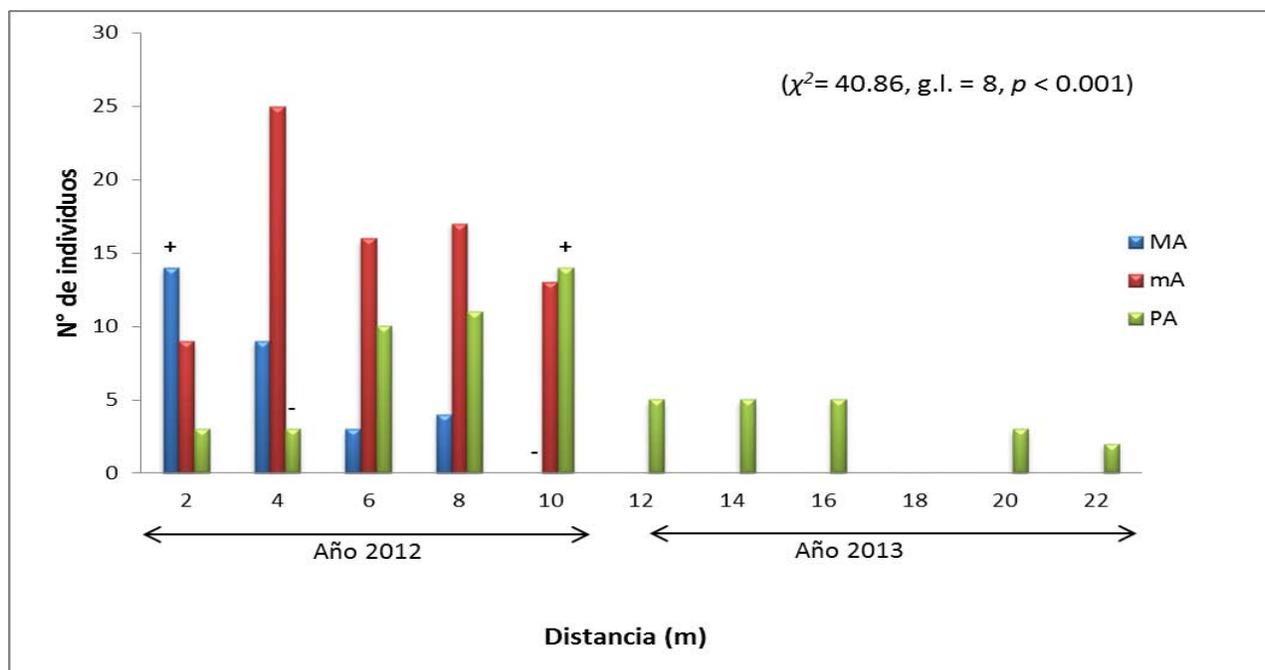


Figura 10. Categorías de distancia de dispersión y abundancia de polen en vecindarios reproductivos de *Ariocarpus fissuratus*. En el año 2012 se registró la distancia de 0-10 m; mientras que, en 2013 fue de 12-22 m. Asimismo, en el año 2013 se registró sólo la categoría de Poca Abundancia.

Tabla 3. Residuales ajustados donde se muestran las categorías de la distancia de dispersión y abundancia del polvo en los estigmas de *Ariocarpus fissuratus*, respecto a la planta focal, con diferencias significativas.

Cantidad de polen	Distancia a partir de la planta focal				
	2 m	4 m	6 m	8 m	10 m
Abundante	3.88705	0.60820	-1.15050	-0.93503	-2.31608
Mediano	-1.28652	1.21905	0.16220	0.01126	-0.34495
Escaso	-1.52789	-2.22311	0.75757	0.78410	2.46302

4. DISCUSIÓN

Ariocarpus fissuratus presenta diversos visitantes florales; durante los periodos de floración de este estudio, 2012 y 2013, se registraron cinco especies de abejas solitarias: *Diadasia diminuta*, *Melissodes tristis*, *Agapostemon obliquus*, *A. melliventris*, *Ashmeadiella bigeloviae* y una especie de abeja colonial: *Apis mellifera*, así como diferentes morfos de otros insectos, entre ellos: avispas (Hymenoptera), grillos (Orthoptera), moscas (Diptera) y una especie de mariposa (Lepidoptera); en contraste, otro estudio realizado en el mismo sitio determinó que los principales visitantes florales registrados fueron diferentes especies de abejas solitarias: *Diadasia* sp., *Lasioglossum* sp., *Megachilidae* sp, una especie de abeja colonial *Apis mellifera*, dos especies de mariposas y algunas avispas (Martínez-Peralta, 2007). Esto nos sugiere que *A. fissuratus* ofrece gran cantidad de recursos, tal como el néctar y polen, puesto que hubo gran diversidad de especies visitantes y la mayoría de ellos tuvo una tendencia a internarse en las flores.

Asimismo, se notó una marcada diferencia interanual en el ensamble de especies visitantes, en abundancia y diversidad, entre los años de registro de este estudio, destacando que fue mayor en el año 2012. Del mismo modo, en el año 2013 hubo una menor frecuencia y diversidad de visitantes, respecto al año 2012, probablemente porque en dicho año hubo una mayor disponibilidad de recursos florales cerca del sitio de estudio, es decir, la fenología floral de otras especies coincidió con la fenología de *A. fissuratus*, lo cual posiblemente propició una competencia por polinizadores entre el cactus y las plantas que florecieron simultáneamente.

Las abejas solitarias mostraron mayor diversidad y menor frecuencia de visitas, respecto a las sociales para esta región. Este mismo patrón se ha registrado en otros estudios en regiones áridas y semiáridas (Ramírez-Freire, 2012); sin embargo, las primeras pueden contribuir a los servicios de polinización a pesar de su poca frecuencia de visitas, ya que son más diversos. Cabe destacar que en otras zonas áridas se han reportado como visitantes florales de algunas cactáceas arbustivas, globosas y subglobosas especies pertenecientes a los mismos géneros de abejas que registramos en Cuatro Ciénegas, p.ej.: el género *Ashmeadiella* y *Diadasia rinconis* son visitantes frecuentes para *Ferocactus cylindraceus* y *F. wislizeni*; de hecho, *D. rinconis* se reconoció como el polinizador más eficiente para ambas especies (McIntosh, 2005). Asimismo, esta abeja también se reportó como el visitante con mayor frecuencia de visitas en *Opuntia microdasys* (Cabrera-Manrique, 2011). Por otra parte, *Diadasia opuntiae* visita flores del género *Opuntia* (Ordway, 1984). De manera más específica, *Diadasia diminuta*, una especie que registramos en *A. fissuratus*, ha sido registrada como visitante floral en: la especie globosa *Sclerocactus whipplei* (Cactaceae), *Stanleya pinnata* (Brassicaceae), *Malva rotundifolia* (Malvaceae), varias especies del género *Sphaeralceae* (Malvaceae) (Linsley y MacSwain, 1957; DiscoverLife, 2015).

Algunas de las especies que registramos, tales como *A. obliquus*, *A. melliventris*, *D. diminuta* y *A. bigeloviae* también fueron encontrados en otras localidades de ambiente árido, por ejemplo *A. obliquus* y *A. melliventris* se han registrado en zonas del estado de Colorado, EEUU (Scott *et al*, 2011) y dentro del Desierto Chihuahuense, en el estado de Nuevo León (Ramírez-Freire *et al.*, 2012). Por otro lado, *A. melliventris*, exhibe una amplia distribución, ya que también se ha registrado en la región del Desierto Sonorense (México)

y en los Estados Unidos: en el sur de Arizona, al este de Kansas, al norte de Montana y al sureste de Oregon (Butler *et al.*, 1966). *D. diminuta* se ha encontrado en el suroeste de Estados Unidos y el norte de México (Linsley y MacSwain, 1957) y *A. bigeloviae* en el sur de Arizona, EEUU (Butler *et al.*, 1966).

Existen pocos registros de visitantes florales en cactáceas de tipo globoso y subgloboso, destacando algunos como el realizado por Nassar y Ramírez (2004) en el occidente de Venezuela, quienes registran a abejas del género *Ceratina*, subgénero *Ceratinula* como principales visitantes de *Melocactus curvispinus*. En esta cactácea las abejas tuvieron contacto directo con las anteras y el estigma, además, su conducta de forrajeo se concentró en individuos reproductivos muy cercanos entre sí. En *Astrophytum asterias* las abejas fueron las principales visitantes florales, entre ellas: *Ashmeadiella* spp., *Dialictus* spp., *Diadasia rinconis* y *Macrotera lobata* (Blair y Williamson, 2008); todas estas especies tuvieron contacto con el estigma, mayor al 50%, aunque sólo *D. rinconis* y *M. lobata* fueron considerados polinizadores efectivos, ya que propiciaron una mayor producción de semillas. En *A. fissuratus* los visitantes más frecuentes fueron las abejas, coincidiendo de esta manera con los estudios que se han realizado en este tipo de cactáceas (globosas y subglobosas).

Por otro lado, la abeja social *Apis mellifera* fue registrada en todas las temporadas de observación. Esta especie, a pesar de ser la más frecuente, tuvo una tendencia a hacer visitas entre las mismas flores de los individuos o a la misma flor de un individuo, promoviendo la autogamia y la geitonogamia, lo cual es indicio de que no desplaza el polen a largas distancias, pues la mayor carga del polen puede depositarse en las flores más

cercanas, provocando la autopolinización en la planta; la misma conducta se ha registrado en *Opuntia microdasys* (Cabrera-Manrique, 2011) y en otros estudios (Cresswell *et al*, 1995; Dick *et al*, 2003). Por otra parte, Adler e Irwin (2006) encontraron que *A. mellifera* carga poca cantidad de polen de *Gelsemium semperivens* (Loganiaceae), o bien, no tiene contacto directo con las estructuras reproductoras de las plantas, como lo determinaron Blair y Williamson (2008) en la cactácea *Astrophytum asterias*; por esta razón, consideramos que *A. mellifera* no es un polinizador eficiente para *A. fissuratus*. Asimismo, la conducta de esta especie fue agresiva hacia los demás visitantes, sobre todo a las abejas solitarias de tamaños más pequeños, ahuyentándolos con agresión física; esto puede explicar parcialmente el por qué hubo una menor frecuencia de visitas de otros visitantes y una mayor frecuencia de *Apis mellifera*, conductas de este tipo también se han registrado en otras especies de plantas que visita *A. mellifera* (Adler e Irwin, 2006).

Por otra parte, aunque las moscas no han sido consideradas como polinizadores potenciales para las cactáceas, se requerirán más estudios para determinar qué función tienen en *A. fissuratus*, puesto que Blair y Williamson (2008) registran a la especie *Anthrax irroratus* (Diptera) como polinizador potencial de *Astrophytum asterias*, es decir, no se descarta la idea de que las moscas registradas sobre nuestra especie de estudio puedan fungir como polinizadores, probablemente atraídas por los olores que producen las plantas. Las mariposas sólo fueron observadas como robadoras de néctar, ya que aterrizaban sobre la corola, extendían la espirotrompa y la introducían a la flor, ellas no tomaron ni transportaron el polen. Las avispas se observaron posándose sobre el estigma de las flores, sin embargo, no se observó que tocaran el androceo en alguna de sus visitas. Por su parte, los grillos se posaron sobre la corola, sin tocar las estructuras reproductivas. Estos

visitantes florales se descartan como posibles polinizadores para *A. fissuratus*, debido a que durante las observaciones, no entraron en contacto con los estambres de las flores.

Por lo anterior, se puede decir que las abejas son los principales visitantes florales y polinizadores de *A. fissuratus*, ya que los polinizadores relacionados filogenéticamente pueden ser más discriminantes en su búsqueda de alimentos porque pueden tener comportamientos y patrones de preferencia similares (Gómez, 2002). De manera particular, esto parece suceder con las abejas solitarias, puesto que fueron los visitantes más diversos, aunque con menor frecuencia de visitas, además, el número de revisitas que efectuaron fue en menor proporción, de tal manera que buscan desplazarse hacia las flores de otros individuos, cargando consigo el polen; del mismo modo, se ha registrado una conducta similar de las abejas solitarias en flores de *Opuntia microdasys* (Cabrera-Manrique, 2011), esta conducta puede favorecer la entrecruza entre las plantas. Sin embargo, a pesar de conocer a los visitantes florales, aún se desconoce quién o quiénes son los dispersores de polen más eficientes, pues para determinarlos se requerirán más estudios más específicos para su identificación.

La actividad de los visitantes florales fue mayor durante las primeras horas a partir de la antesis floral y menor después del mediodía, sugiriendo que siguen un patrón de búsqueda de alimentos durante la mañana, tal como lo reporta Martínez-Peralta (2007). Es probable que este patrón se deba a que la cantidad de recursos, *i. e.* néctar, disminuya a lo largo del día debido a las visitas continuas de los forrajeros –ya que, de manera particular, las abejas tuvieron presencia hasta las tres de la tarde- (Torres *et al.*, 2008). Otro factor que puede tener influencia es la temperatura, la cual asciende después del mediodía en el

desierto, lo que lleva a los organismos a ocultarse de la incidencia solar, evitando de esta manera la pérdida de energía, principalmente a los de mayor tamaño que tienen una mayor relación de superficie-volumen. A pesar de que en el presente trabajo, no se registró la presencia de individuos del género *Agapostemon* dentro del horario de observación, sí se observó visitando las flores de *A. fissuratus* fuera del horario de registro de visitas, lo cual podría estar relacionado con su baja frecuencia en el año de observación, ya que otros trabajos han reportado que estas abejas forrajean desde las 9:00 a.m. hasta el mediodía, y en la zona árida del suroeste de Estados Unidos hasta la puesta de sol; ellas visitan principalmente especies del género *Solanum* (Solanaceae), *Opuntia* (Cactaceae), *Sida* (Malvaceae) y *Cucurbita* (Cucurbitaceae) Linsley y Hurd (1959).

Se ha observado que la dispersión de polen en cactus de tipo globoso, subgloboso y arbustivo está limitada a cortas distancias y la efectúan principalmente organismos de tamaño pequeño, como abejas y moscas. Para *A. fissuratus*, se registró que la distancia máxima a la que se dispersó el polen fue a 22 m a partir de una planta donadora y cuyos visitantes fueron principalmente abejas; asimismo, en otros sistemas de polinización de tipo melitófila, reportados por Blair y Williamson (2010), se encontró que la dispersión de polen en una población de *Astrophytum asterias* – cactus de tipo globoso- puede darse hasta los 142.2 m a partir de una planta focal (PF), aunque su dispersión promedio fue de 17 m de distancia. McDonald y McPherson (2005) reportan que *Diadasia rinconis* puede dispersar el polen de *Coryphanta scheeri* var. *robustispina* hasta una distancia menor a 1 km, pero no reportan distancia promedio de dispersión. Del mismo modo, Cabrera-Manrique (2011) registró una distancia de dispersión de 28.58 m en promedio para una población de *Opuntia microdasys* –cactus de tipo arbustivo-. En estos estudios se corroboró que la

dispersión de polen tiende a ser relativamente corta, al igual que en nuestra especie de estudio.

En los trabajos mencionados con anterioridad, los dispersores de polen fueron abejas y, de acuerdo a su tamaño se esperaría que la distancia de vuelo de las abejas pequeñas sea más corta, ya que ellas requieren una menor cantidad de energía respecto a las abejas de mayor tamaño, de acuerdo con la teoría del forrajeo óptimo (MacArthur y Pianka, 1966). De acuerdo con esta teoría, las abejas de menor tamaño tienden a visitar flores más cercanas entre sí, minimizando la búsqueda de su alimento, así como su gasto energético; probablemente sus bajos requerimientos de energía impliquen poco consumo de recursos lo cual podría explicar el por qué son poco frecuentes y no tienen mucha actividad en todos los horarios de visita, contrario a *Apis mellifera* y *M. tristis* –abejas de mayor tamaño, quienes fueron más abundantes y se registraron en la mayoría de los horarios de observación, por requerir mayor cantidad de energía (Zarbuchén *et al.*, 2010).

Las abejas solitarias presentan una tendencia a no alejarse grandes distancias de sus nidos (*grosso modo*, las abejas *Andrena barbilabris*, *A. flavipes*, *A. vaga*, *Tetralonia salicariae*, *Osmia rufa*, *Megachile lapponica* y *Chelostoma rapunculi* presentaron distancias de vuelo entre 150 y 600 m, rangos dentro de los cuales tuvieron la posibilidad de regresar a sus nidos) debido a que la longitud de su cuerpo es proporcional a la distancia de vuelo que pueden recorrer, siendo ellas más pequeñas que otros organismos dispersores de polen –en comparación con aves y murciélagos- (Gathmann y Tschardt, 2002; Greenleaf *et al.*, 2007). Del mismo modo, Zarbuchén *et al.*, (2010) reportan distancias de vuelo de *Hylaeus punctulatus*, abeja de tamaño pequeño, quien colectó polen a una distancia máxima de

1100 m a partir de su nido, mientras que su distancia de forrajeo esperada fue de 100-250 m, basado en un modelo de regresión respecto al tamaño del cuerpo; *Chelostoma rapunculi*, de tamaño mediano, explotó los recursos florales a una distancia máxima de 1275 m a partir del nido, mientras que su distancia de forrajeo máxima esperada era de 300-400 m y, finalmente, *Hoplitis adunca*, de gran tamaño, cuya distancia de vuelo y forrajeo fue de 1400 m a partir del nido, mientras que su distancia de forrajeo esperada era de 400-600 m. Por ello, en contraste con el trabajo realizado por Gathman y Tschardt (2002), suponemos que el tamaño de la mayoría de las abejas visitantes de *A. fissuratus*, así como la cercanía de sus nidos, puede ser la razón por la cual no se desplazan a largas distancias y, al mismo tiempo, la deposición de los granos de polen se mantiene cerca de las plantas donadoras.

De acuerdo a la evidencia empírica recabada hasta el momento, la distancia de dispersión del polen en cactus de tipo globoso, subgloboso y arbustivo está limitada a cortas distancias, en comparación a la distancia en que viaja el polen de las cactáceas de tipo columnar. Además, el movimiento del polen puede estar influenciado por la morfología de los vectores polinizadores, puesto que la carga de polvo que pueden transportar las abejas en su cuerpo es poca, debido a su tamaño pequeño, así como por las estructuras en sus cuerpos (presencia de corbículas, cantidad de pelos), o su conducta al visitar (Adler e Irwin, 2006). Por el contrario, en cactáceas de tipo columnar se ha determinado que los principales tipos de polinizadores son quirópteros, ellos pueden cargar grandes cantidades de polen por tener un mayor tamaño (en comparación con los insectos) y, por ello, logran dispersar el polen hasta 50 km de distancia a partir de una planta donadora (Fleming, 2004), se desplazan a grandes distancias en busca de alimento debido a sus altos requerimientos energéticos (Fleming *et al*, 2009). Se ha registrado que los quirópteros

visitan de manera frecuente las flores de los cactus, variando entre 27 y 58 visitas por flor y por noche (Nassar *et al*, 1997); sin embargo, en nuestro estudio la frecuencia de visitas no parece ser un buen indicador para determinar la eficiencia de algunos visitantes florales, ya que la especie *A. mellifera* tuvo tendencia a realizar un número elevado de revisitas, por lo cual, el polen que transporta se mantiene cercano a las plantas donadoras.

El patrón de distribución espacial (PDE) de las plantas es un factor importante para determinar el flujo de genes dentro de las poblaciones, sobre todo para especies que dependen de vectores bióticos como polinizadores, ya que afecta la conducta de forrajeo de los mismos (Handel, 1985; Herrera, 1987 (a); Waser *et al.*, 1996; Gómez y Zamora, 2000) y, de manera concreta, los organismos que se encuentran concentrados en parches más conspicuos, concentran una mayor actividad de los polinizadores. Es probable que la población de *A. fissuratus* se encuentre en un patrón de distribución espacial de tipo agregado, por la densidad encontrada en los vecindarios, por tal razón creemos que la cantidad de deposición del polvo se encontró restringida a cortas distancias (Schmitt, 1983; Morris, 1993).

Para estimar la distancia de dispersión de polen, se han utilizado polvos fluorescentes como análogos que ayudan a ver cómo viaja el polen dentro de las poblaciones, estos polvos proporcionan gran información en el estudio de campo, puesto que permiten su observación en cuanto a cantidad y distancia, además de su observación en la oscuridad (con ayuda de la luz negra). El polvo fluorescente se ha utilizado en muchos estudios, en una amplia diversidad de organismos tales como: abejorros, mariposas, aves, murciélagos y abejas para hacer una estimación del movimiento del polen (Webb y Bawa, 1983; Thomson

et al., 1986; Fenster *et al.*, 1995; Rademaker y De Jong, 1998). Sin embargo, puede tener algunas implicaciones dentro de ciertos sistemas biológicos, ya que puede sub o sobreestimar el movimiento y la distancia de dispersión debido a: 1) su tamaño, 2) su morfología y 3) su peso; de este modo, para que no exista dicha sub o sobreestimación, las tres características del polvo deben de coincidir con las características del polen. Cuando el tamaño y el peso del polvo son menores al de los granos de polen, existe mayor probabilidad de que se adhieran en grandes cantidades al cuerpo del organismo dispersor y por ello se desplacen a mayor distancia, es decir, se sobreestima la distancia a la que viaja el polvo; por ejemplo, algunos estudios han determinado que la dispersión del polvo ocurre a mayor distancia, respecto al polen, en una población de *Brassica campestris* (Brassicaceae) ya que las flores fueron mayormente receptivas a ellos, 29% al polvo y 11% al polen (Handel, 1983). Asimismo, Thomson *et al.*, (1986) encontraron resultados similares en *Erythronium grandiflorum* (Liliaceae), en ambos trabajos los dispersores fueron abejorros. Por el contrario, si los granos presentan mayor tamaño y mayor peso, pueden adherirse al cuerpo del vector en menor cantidad y, del mismo modo, desprenderse con mayor facilidad; sin embargo, esto también depende de la morfología del dispersor, es decir, si la parte del cuerpo en que se transporta es lisa (como el pico de las aves) podrá desprenderse en mayor cantidad, contrario a si el dispersor presenta pelos (abejas, abejorros, murciélagos), donde puede existir mayor adhesión del polvo. La morfología del polvo y el polen se consideran importantes, ya que existe una amplia variedad de formas que tiene el polen, lo que le permite adherirse a los diferentes organismos dispersores.

Por otro lado, la carga de polen que puede llevar un polinizador es un factor importante, ya que no todos transportan la misma cantidad, debido a su tamaño o las

estructuras de sus cuerpos que transportan el polen o el polvo fluorescente. El polvo puede ir depositándose en cantidades menores en las flores consecutivas a una planta donadora, conforme incrementa la distancia, es decir, existe un efecto de arrastre o *carry over* (Price y Waser, 1982). Waser (1988) comparó el movimiento del polvo y el polen hecho por colibríes y abejorros, ambos polinizadores de *Delphinium nelsonii* (Ranunculaceae), comprobando que el polvo funciona como buen análogo; Waser y Price (1982), así como Price y Waser (1982) indican que la dispersión del polen de *Ipomopsis aggregata* (Polemoniaceae), realizada por el colibrí *Selasphorus platycercus* (Trochilidae), puede ser medida con exactitud con polvos fluorescentes y, por otro lado, Adler e Irwin (2006) encuentran que el polvo es buen análogo en la planta *Gelsemium semperivens* (Gelsemiaceae) debido a que no difieren en el radio de dispersión, independientemente del tamaño de cada una de las especies de abejas dispersoras: *Xylocopa virginica*, *Osmia lignaria*, *Haproboda laboriosa*, *Bombus bimaculatus* y *Apis mellifera*.

En *A. fissuratus*, los polvos fluorescentes fueron de gran ayuda para determinar qué cantidad de polen pudieron haber recibido los individuos, además de la estimación de distancia y el tipo de dispersión presente en la población, puesto que, a pesar de no tener un dato estadístico, en la gráfica 10 se observó dispersión de tipo leptocúrtica. Podemos decir que los polvos fluorescentes fueron estimadores eficientes en nuestro trabajo, a pesar de que no se hizo una comparación de su tamaño, su morfología y su peso respecto al del polen. Creemos que puede existir sub o sobreestimación de la distancia de vuelo, sin embargo fue útil para corroborar nuestro principal objetivo (estimar la distancia de dispersión de polen) y esto nos permitió la colecta de una muestra considerable de la población, así como evitar una extracción desmesurada de los estigmas.

5. CONCLUSIONES

La distancia de dispersión del polvo fue hasta los 22 m, sólo con un grano de polvo y pocos individuos ($n = 2$), probablemente por el patrón de distribución espacial del cactus, que parece ser agregado. Una distancia relativamente corta respecto a la distancia registrada en otras cactáceas.

A. fissuratus presenta diversos visitantes florales, entre ellos abejas, avispas, moscas y mariposas, y es posible que la fluctuación sea distinta en otras localidades de la misma especie. Se registraron nuevas especies de abejas, distintas a las reportadas en un trabajo previo (Martínez-Peralta, 2007). La dispersión de polen está mediada principalmente por abejas solitarias; sin embargo, se requieren más estudios a largo plazo para la identificación de los polinizadores efectivos, es decir, reconocer quiénes son los que en cada temporada de floración están presentes, ya que son ellos quienes ayudan a mantener la diversidad genética y la supervivencia de la especie. El tipo de dispersión tiene la forma de una curva de tipo leptocúrtica.

Finalmente, se espera que el presente trabajo contribuya a un mayor esfuerzo para la conservación de *A. fissuratus* y con ella el cuidado de sus polinizadores, ya que las interacciones que presenta son de suma importancia a nivel ecológico y específico, puesto que la planta es autoincompatible y requiere de polinizadores para su reproducción y que así perpetúe la especie. Esta especie crece en ambientes específicos, por lo cual, si hay una modificación del uso de suelo, o el saqueo de sus poblaciones no es controlado, podrían perderse y eso provocaría una pérdida en parte de la riqueza natural y cultural del país.

6. ANEXO

Anexo 1. Visitantes florales.



Agapostemon melliventris



Agapostemon obliquus



Ashmeadiella bigeloviae



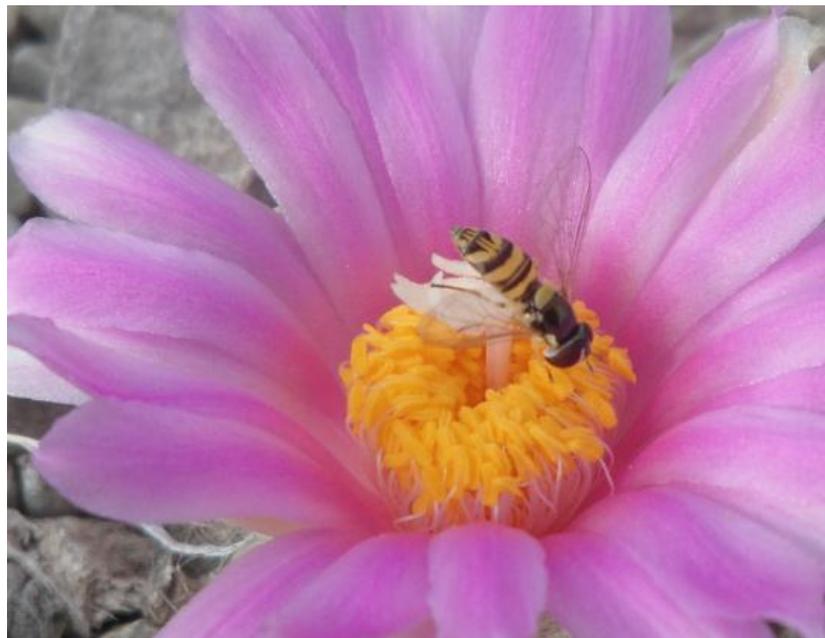
Melissodes tristis



Apis mellifera



Morfoespecie de abeja que no fue colectada. Único ejemplar visto.



Morfoespecie de avispa

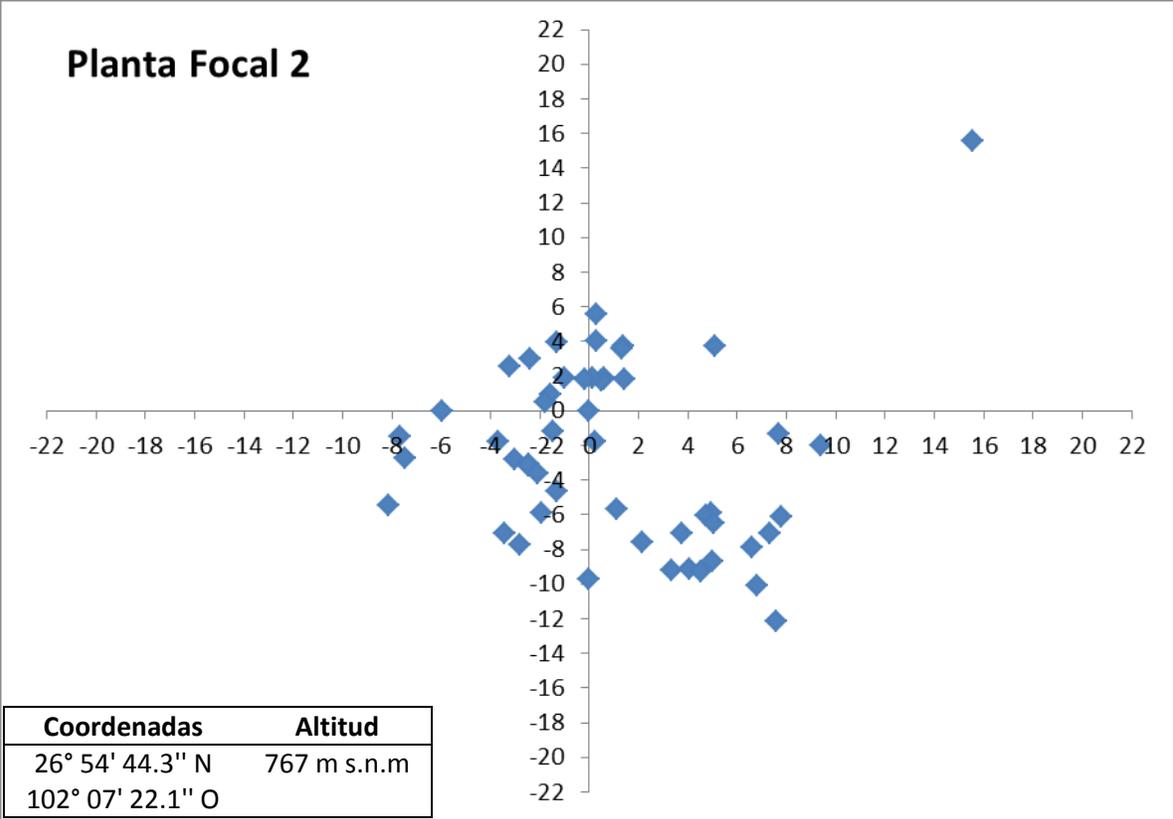
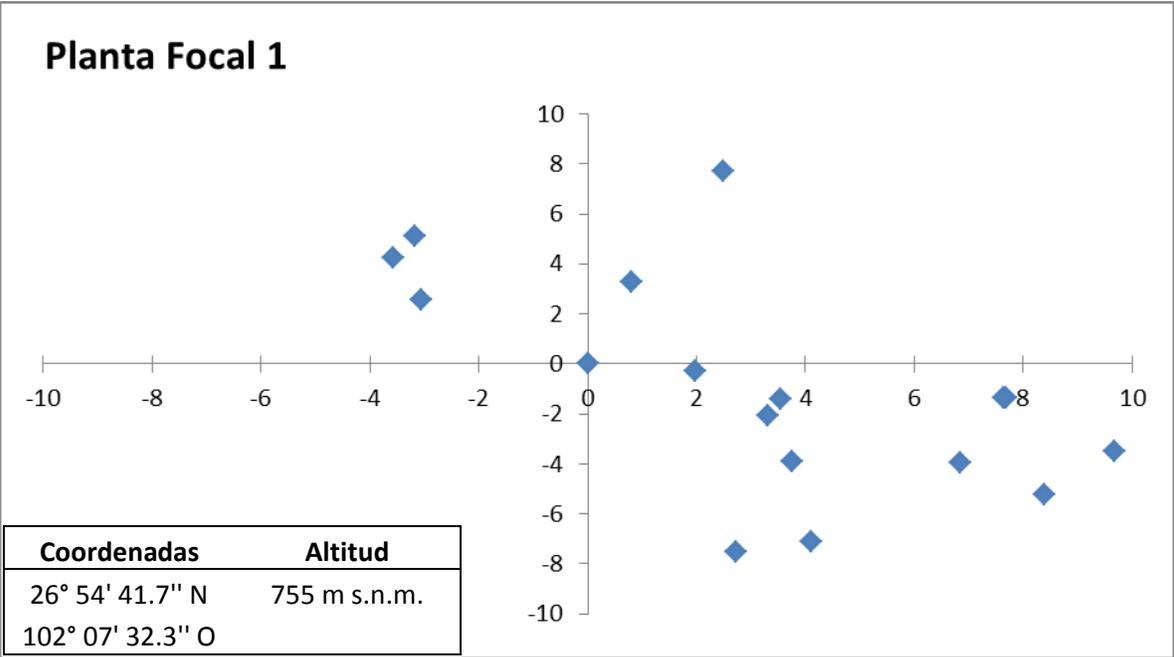


Mosca 1

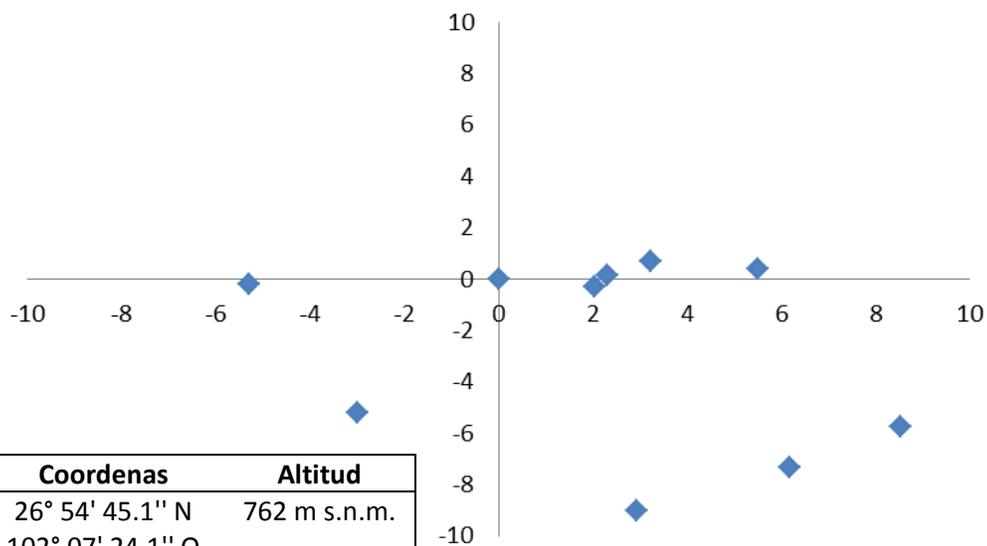


Mosca 2

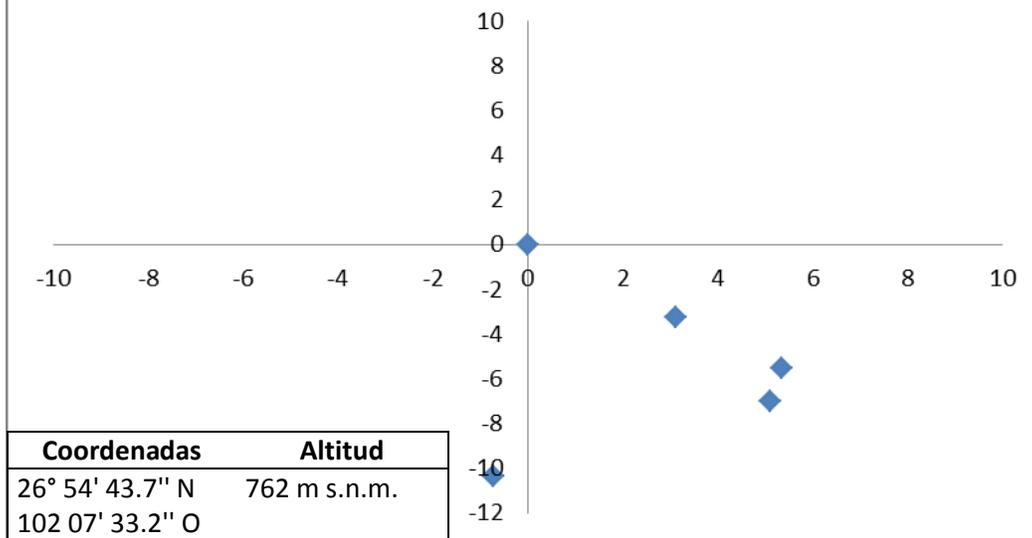
Anexo 2. Parcelas de *A. fissuratus* muestreadas.

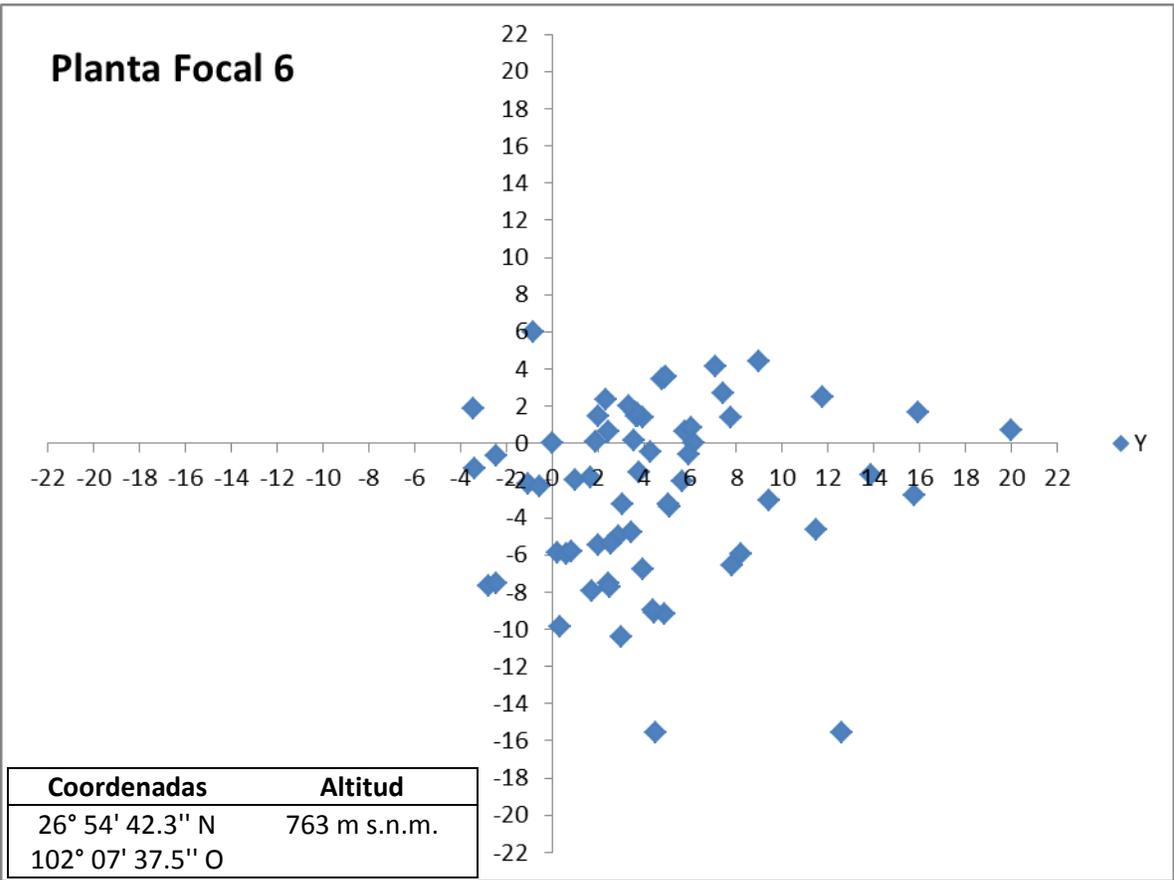
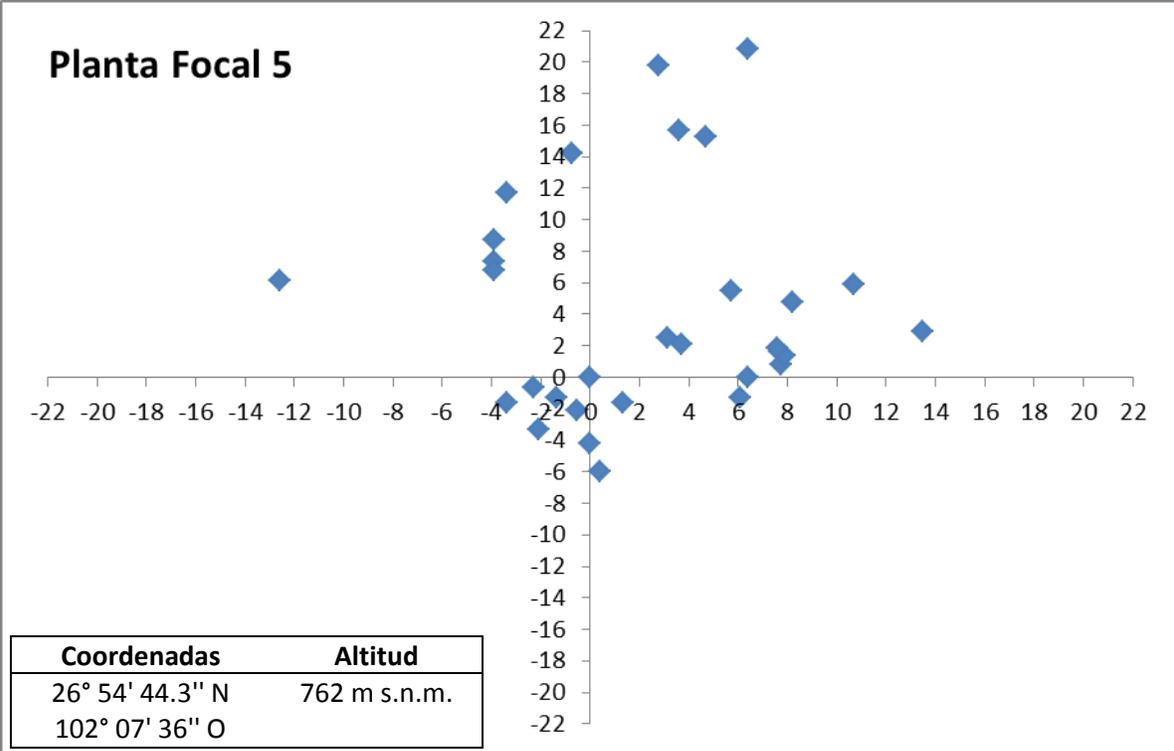


Planta Focal 3



Planta Focal 4





7. LITERATURA CITADA

- Ackerman, J.D. 1999. Abiotic pollen and pollination: ecological, functional, and evolutionary perspectives. *Plant Systematics and Evolution*, **222**: 167-185.
- Adler, L.S. y R. Irwin. 2006. Comparison of pollen transfer dynamics by multiple floral visitor: experiments with pollen and fluorescent dye. *Annals of Botany*, **97**: 141-150.
- Aguilar-Morales, G., C. Martínez-Peralta, T.P. Feria-Arroyo, J. Golubov y M.C., Mandujano. 2011. Distribución geográfica del género *Ariocarpus* Scheidweiler (Cactaceae). *Cactáceas y suculentas mexicanas*, **56**: 49-63.
- Alanís-Flores, G. J. y C.G. Velazco-Macías, 2008. Importancia de las cactáceas como recurso natural en el noreste de México. *REDALyC*, **11**: 5-11.
- Anaya-Lang, A.L. 2003. Ecología química. Plaza Valdés eds. 1ª edición. México.
- Anderson, E.F. 2001. The Cactus Family. Timber Press. Oregon. Pp. 63, 111-112.
- Bawa, K. y J. Beach. 1981. Evolution of sexual systems in flowering plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **68**: 259-275.
- Bawa, K.S. 1990. Plant-pollinator interaction in tropical rain forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **21**: 399-422.
- Begon, M., J. Townsend y J.L. Harper. 2006. Ecology, from individuals to ecosystems. Blackwell press, Reino Unido.
- Bingham, R.A. 1998. Efficient pollination of alpine plants. *Nature*, **391**: 238.
- Blair, A.W. y P.S. Williamson. 2008. Efectiveness and importance of pollinator to the Star Cactus (*Astrophytum asterias*). Texas. *The Southwestern Naturalist*, **53**: 423-430.

- Blair, A.W. y P.S. Williamson. 2010. Pollen dispersal in star cactus (*Astrophytum asterias*). *Journal of Arid Environments*, **74**: 525-527.
- Bravo-Hollis, H. y H. Sánchez-Mejorada. 1991. Las cactáceas de México: Volumen II. Universidad Nacional Autónoma de México. México. Pp. 257.
- Brunet, J. y H.R. Sweet. 2006. Impact of insect pollinator group and floral display size on outcrossing rate. *Evolution*, **60**: 234–246.
- Buchmann, S.L. 1983. Buzz pollination in angiosperms. En: Jones, C.E., R.J. Little (eds.). *Handbook of experimental pollination biology*. Nueva York. Pp. 73.
- Bustamante, E., A. Casas y A. Búrquez. 2010. Geographic variation in reproductive success of *Stenocereus thurberi* (cactaceae): effects of Pollination timing and pollinator guild. *American Journal of Botany*, **97**: 2020-2030.
- Butler, G.D., F.G. Werner y M. Levin. 1966. Native bees associated with safflower in south central Arizona. *Journal of Kansas Entomological Society*, **39**: 434-436.
- Cabrera-Manrique, V. 2011. Características espaciales que afectan la distancia de dispersión de polen de *Opuntia microdasys* (Lehm.) Pfeff. (Cactaceae). Tesis de Licenciatura. UNAM. México.
- Campbell, D.R. 1985. Pollen and gene dispersal: the influences of competition for pollination. *Evolution*, **39**: 418-431.
- Campbell, D.R. 1991. Comparing pollen dispersal and gene flow in a natural population. *Evolution*, **45**: 1965-1968.

- Carrillo-Angeles, I.A., M.C., Mandujano y J. Golubov. 2011. Influences of the genetic neighborhood on ramet reproductive success in a clonal desert cactus. *Population Ecology*, 53: 449-458.
- Cook, J. M. y J.Y. Rasplus. 2003. Mutualists with attitude: coevolving fig wasps and figs. *Trends in Ecology and Evolution*, **18**, 241-248.
- Crepet, W.L. 1983. The role the insect pollination in the evolution of angiosperms, en: Real, L. (ed.). *Pollination biology*. Orlando.
- Cresswell, J.E., A.P., Bassom, S.A., Bell, S.J. Collins y T.B. Kelly. 1995. Predicted pollen dispersal by honey-bees and three species of bumble-bees foraging on oil-seed rape: a comparison of three models. *Functional Ecology*, **9**: 829-841.
- De Ávila Jr., R.S. 2010. *Besleria longimucronata* (Gesneriaceae) y sus ladrones de néctar: ¿cuáles son las consecuencias sobre el éxito reproductivo en esta supuesta interacción negativa? *Ecología Austral*, **20**: 209-213.
- Dick, C., G. Etchelecu y F. Austerlitz. 2003. Pollen dispersal of tropical trees (*Dinizia excelsa*: Fabaceae) by native insects and African honey-bees in pristine and fragmented Amazonian forest. *Molecular Ecology*, **12**: 753-764.
- Dobson, H.E.M. y G. Bergström. 1999. The ecology and evolution of pollen odors. *Plant Systematic and Evolution*, **222**: 63-87.
- Dressler, R.L. 1982. Biology of the orchid bees (Euglossini). *Annual Review of Ecology and Systematics*, **13**: 373-394.
- Eguiarte, L.E., A. Búrquez, J. Rodríguez, M. Martínez-Ramos, J. Sarukhán y D. Piñero. 1993. Direct and indirect estimates of neighborhood and effective population size in a tropical palm, *Astrocaryum mexicanum*. *Evolution*, **47**: 75-87.

- Everitt, B. 1977. The analysis of contingency tables. Chapman y Hall. Gran Bretaña.
- Faegri, K. y L. van der Pijl. 1979. The principles of pollination ecology. 3er ed. Pergamon.
Nueva York, E.U.A.
- Feinsinger, P., K.G. Murray, S. Kinsman y W. Busby. 1986. Floral neighborhood and pollination success in four hummingbird-pollinated cloud forest plant species. *Ecology*, **67**: 449-464.
- Fenster, C.B., C.L. Hassler y M.R. Dudash. 1996. Flourescent dye particles are good pollen analogs for hummingbird-pollinated *Silene virginica* (Caryophyllaceae). *Canadian Journal of Botany*, **74**: 189-193.
- Fleming, T.H. y A. Valiente-Banuet. 2002. Columnar Cacti and their mutualists. The University of Arizona Press. Tucson.
- Fleming, T.H. 2004. Nectar corridors: migration and the annual cycle of lesser long-nosed bats. En: Nabhan, G.P. (ed). Conserving migratory pollinators and nectar corridors in western North America. Tucson. Universidad de Arizona, pp. 23-42.
- Fleming, T.H., C. Geiselman y W.J. Kress. 2009. The evolution of bat pollination: a phylogenetic perspective. *Annals of Botany*, **104**: 1017-1043.
- Flórez-Serrano, J. 2009. Agricultura ecológica. Mundi-Prensa. España. Pp. 112.
- Freuler, M.J. 2001. 100 orquídeas Argentinas. Albatros. Argentina. Pp. 15.
- Gathmann, A. y T. Tscharntke. 2002. Foraging ranges of solitary bees. *Journal of Animal Ecology*, **71**: 757-764.

- Glover, B. 2007. Understanding flowers and flowering: an integrated approach. Oxford University Press, 1^a ed. Nueva York.
- Google Earth. 2013. Image 2013 DigitalGlobe.
- Gómez, J.M. y R. Zamora. 1999. Generalization vs. specialization in the pollination system of *Hormathophylla spinosa* (Cruciferae). *Ecology*, **80**: 796-805.
- Gómez, J.M. y R. Zamora. 2000. Spatial variation in the selective scenarios of *Hormathophylla spinosa* (Cruciferae). *American Naturalist*, **155**: 657-668.
- Gómez, J. 2002. Generalización en las interacciones entre plantas y polinizadores. *Revista Chilena de Historia Natural*. **75**: 105-116.
- Grant, V. y K. A. Grant, 1978. The pollination spectrum in the southwestern American Cactus Flora. *Plant Systematics and Evolution*, **133**: 29-37.
- Grant, V. y P.D. Hurd. 1979. Pollination of the southwestern *Opuntias*. *Plant Systematics and Evolution*, **133**: 15-28.
- Greenleaf, S.S., N.M. Williams, R. Winfree y C. Kremen. 2007. Bees foraging ranges relationship to body size. *Oecologia*, **153**: 589-596.
- Handel, S.N. 1983. Pollination ecology, plant population structure, and gene flow. En: L. Real (ed.). *Pollination biology*. Academic Press, Florida.
- Handel, S.N. 1985. The intrusion of clonal growth patterns on plant breeding systems. *The American Naturalist*, **125**: 367-384.
- Harborne, J.B. 1988. Introduction to ecological biochemistry. Academic Press. Nueva York.

- Harder, L.D. y S.C.H. Barrett. 1995. Pollen dispersal and mating patterns in animal-pollinated plants. En: Lloyd, D.G. y S.C.H., Barrett (eds). *Floral biology: Studies on Floral Evolution in Animal-Pollinated Plants*. Nueva York.
- Herrera, C.M. 1987a. Components of pollinator quality: comparative analysis of a diverse insect assemblage. *Oikos*, **50**: 79-90.
- Herrera, C.M. 1987b. Componentes del flujo génico en *Lavandula latifolia* medicus: polinización y dispersión de semillas. *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, **44**: 49-61.
- Holsinger, K.E. 2001. Sistemas de apareamiento, biología de la polinización y diversidad en angiospermas. En: Hernández, H., A. García-aldrete, F. Álvarez y M. Ulloa (eds.). *Enfoques contemporáneos para el estudio de la biodiversidad*. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Ingrouille, M. y B. Eddie. 2006. *Plants: Diversity and evolution*. Universidad de Cambridge. 1ª ed. Reino Unido.
- Instituto Nacional de Ecología (INE). 2011. Análisis de la Variación del Nivel de los Principales cuerpos de agua de Cuatrociénegas. Disponible en: <http://www.inecc.gob.mx/con-eco-cuatrociénegas>. Revisado el 17 de mayo de 2014.
- Irwin, R.E. 2000. Hummingbird avoidance of nectar-robbed plants: spatial location or visual cues. *Oikos*, **91**: 499-506.

- Jakobsson, A., A. Lázaro y O. Totland. 2009. Relationships between the floral neighborhood and individual pollen limitation in two self-incompatible herbs. Uppsala University. Uppsala.
- Jaramillo-Pitt, J. 2006. La flor y otros órganos derivados. Universidad de Caldas. 1ª edición. Colombia.
- Jiménez- Sierra, C.L. 2011. Las cactáceas mexicanas y los riesgos que enfrentan. *Revista Digital Universitaria*, **12**: 1-23.
- Jiménez-Sierra, C. L. y M.L. Matias-Palafox. 2012. Cuando el amor domina en las relaciones entre individuos de distintas especies: polinizadores y sus flores preferidas. Universidad Nacional Autónoma de México. México. *Revista Digital Universitaria*. **13**: 3-11.
- Johnson, R. 1992. Pollination and reproductive ecology of Acuña cactus, *Echinomastus erectocentrus* (Cactaceae). *International Journal Plant Sciences*, **153**:400–408.
- Johnson, S.D. y K.E. Steiner. 2000. Generalization versus specialization in plant pollination systems. *Trends in Ecology and Evolution*, **15**: 140-143.
- Kiesling, R. y O. E. Ferrari. 2005. Cien cactus argentinos. Albatros. 1ª ed. Argentina. Pp. 15.
- Larrea-Alcázar, D. 2007. Biología de la polinización de dos cactus columnares que viven en la Región Biogeográfica de la Prepuna. *Boletín de la Sociedad Latinoamericana y del Caribe de Cactáceas y otras Suculentas*, **4**: 6-7.
- Lemke, T. O. 1985. Pollen carrying by the nectar feeding bat *Glossophaga soricina* in a suburban environment. *Biotropica*, **17**: 107-111.

- Lertzman K.P. 1981. Pollen transfer: Processes and consequences. M. S. Thesis. University British Columbia, Vancouver, Canadá. En: Cabrera, M.V. 2011. *Características espaciales que afectan la distancia de dispersión de polen de Opuntia microdasys* (Lehm.) Pfeiff. (Cactaceae). Tesis de Licenciatura en Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Levin, D.A. y H.W. Kerster. 1969. The dependence of bee-mediated pollen and gene dispersal upon plant density. *Evolution*, **23**: 560-571.
- Levin, D.L. y H.W., Kerster. 1971. Neighborhood structure in plants under diverse reproductive methods. *The American Naturalist*, **105**: 345-354.
- Levin, D.A. y H.W. Kerster. 1974. Gene flow in seed plants. *Evolution Biology*, **7**:139-220.
- Linhart, Y.B. y P. Feinsinger. 1980. Plant-Hummingbird Interactions: Effects of Island Size and Degree of Specialization on Pollination. *Journal of Ecology*, **68**: 745-760.
- Linsley, E.G. y J.W. MacSwain. 1957. The significance floral constancy among of bees of genus *Diadasia* (Hymenoptera, Anthophoridae). *Evolution*, **12**: 219-223.
- Linsley, E.G. y P.D. Hurd. 1959. Ethological observations on some bees of south-eastern Arizona and Nuevo Mexico (Hymenoptera: Apoidea). *Entomological News*, **70**: 63-68.
- Loera-Gutiérrez, I.E. 2012. Importancia de la diversidad biológica de los desiertos mexicanos. CONAZA. Disponible en:
http://www.conaza.gob.mx/transparencia/documents/publicaciones/biodiversidad_desiertos_mexicanos.pdf. Revisado el 19 de mayo de 2014.

- Lunau, K. 1999. The ecology and evolution of visual pollen signals. *Plant Systematics and Evolution*, **222**: 89-111.
- Luo, Z., D. Zhang y S. Renner. 2008. Why two kinds of stamens in buzz-pollinated flowers? Experimental support for Darwin's division-of-labour hypothesis. *Functional Ecology*, **22**: 794-800.
- MacArthur, R.H. y E.R., Pianka. 1966. On optimal use of a patchy environment. *American Naturalist*, **100**: 603-609.
- Mandujano, M.C., C. Montana y L.E. Eguiarte. 1996. Reproductive Ecology and Inbreeding Depression in *Opuntia rastrera* (Cactaceae) in the Chihuahuan Desert: Why are Sexually Derived Recruitments so Rare? *American Journal of Botany*, **83**, 63-70.
- Mandujano, M.C., I. Carrillo-Angeles, C. Martínez-Peralta y J. Golubov. 2010. Reproductive Biology of Cactaceae. Pp. 197-230. En: Ramawat, K.G., ed. *Desert Plants - Biology and Biotechnology*. Springer.
- Marr, D.L., J. Leebens-Mack, L. Elms, y O. Pellmyr. 2000. Pollen dispersal in *Yucca filamentosa* (Agavaceae): the paradox of self-pollination behavior by *Tegeticula yuccasella* (Prodoxidae). *American Journal of Botany*, **85**: 670-677.
- Martínez-Peralta, C. 2007. Biología floral de *Ariocarpus fissuratus* (Engermann) Schumann (Cactaceae) en Cuatro Ciénegas, Coahuila, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Martínez-Peralta, C. y M.C. Mandujano. 2011. Reproductive ecology of the endangered living rock cactus, *Ariocarpus fissuratus* (Cactaceae). *Journal of the Torrey Botanical Society*, **138**: 145-155.

- Martínez-Peralta, C. y M.C. Mandujano. 2012 Biología de la polinización y fenología reproductiva del género *Ariocarpus* Scheidweiler (Cactaceae). *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*, **57**:114–127.
- McDonald, C.J., G.R. McPherson. 2005. Pollination of Pima pineapple cactus (*Coryphantha scheeri* var. *robustispina*): does pollen flow limit abundance of this endangered species? En: USDA Forest Service Proceedings RMRS, pp. 529–532.
- McIntosh, M.C. 2005. Pollination of two species of *Ferocactus*: interactions between cactus-specialist bees and their host plants. *Functional Ecology*, **19**: 727-734.
- Mendizábal, F. 2005. Abejas. Albatros ed. 1ª edición. Buenos Aires. Pp. 97.
- Monge-Nájera, J. 2004. Historia Natural de Guanacaste. AGORA ed. 1ª edición. Costa Rica. Pp. 82.
- Morris, W.F. 1993. Predicting the consequences of plant spacing and biased movement for pollen dispersal by honey bees. *Ecology*, **74**: 493-500.
- Murcía, C. 2002. Ecología de la polinización. En: Guariguata, M. y G. Kattan. 2002. Ecología y conservación de bosques neotropicales. Ed. LUR. Costa Rica. Pp. 494-505.
- Nassar, J.M., N. Ramírez y O. Linares. 1997. Comparative pollination biology of Venezuelan columnar cacti and the role of nectar-feeding bats in their sexual reproduction. *American Journal of Botany*, **84**: 918-927.
- Nassar, J.M., y N. Ramírez. 2004. Reproductive biology of the melon cactus, *Melocactus curvispinus* (Cactaceae). *Plant Systematics and Evolution*, **248**: 31-44.

- Nobel, P.S. y E.G. Bobich. 2002. Environmental Biology of Cactus. En: Nobel, PS (Ed.). Cacti: Biology and Uses. University of California Press, Berkeley, California. Pp. 57-74.
- Ollerton, J. 1999. La evolución de las relaciones polinizador-planta en los artrópodos. Universidad College Notheampton. Reino Unido. *Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa*, **26**: 742.
- Ollerton, J., A. Killick, E. Lamborn, S. Watts y M. Whiston. 2007. Multiple meaning and modes: on the many ways to be a generalist flower. *Taxon*, **56**: 717-728.
- Ordway, E. 1984. Aspects of the nesting behavior and nest structure of *Diadasia opuntiae* Ckll. (Hymenoptera: Anthophoridae). *Journal of the Kansas entomological society*, **57**: 216-230.
- Ordway, E., S.L. Buchmann, R.O., Kuehl y C.W., Shipman. 1987. Pollen dispersal in *Cucurbita foetidissima* (Cucurbitaceae) by bees of the genera *Apis*, *Peponapis* and *Xenoglossa* (Hymenoptera: Apidae, Anthophoridae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, **60**: 489-503.
- Parra-Tabla, V. y S.H. Bullock. 2002. La polinización en la selva tropical de Chamela. Pp. 499, en: Noguera, F.A., J., Vega-Rivera, A.N., García-Aldrete, y M., Quesada-Avendaño (eds.). *Historia Natural de Chamela*. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Perry, D.R. y A. Starret. 1980. The pollination ecology and blooming strategy of a neotropical emergent tree, *Dipterix panamensis*. *Biotropica*, **12**: 307-313.

- Potts, S.G., A. Dafni y G. Ne'eman. 2001. Pollination of a core flowering shrub species in Mediterranean phrygana: variation in pollinator diversity, abundance and effectiveness in response to fire. *Oikos*, **92**: 71-80.
- Price, M.V. y N.M. Waser. 1982. Experimental studies of pollen carryover: hummingbirds and *Ipomopsis aggregata*. *Oecologia*, **54**: 353-358.
- Quesada, M., K., E.Stoner, J.A. Lobo, Y. Herrerías-Diego, C. Palacios-Guevara, M.A. Munguía-Rosas y K.A. O.-Salazar. 2004. Effects of forest fragmentation on pollinator activity and consequences for plant reproductive success and mating patterns in bat pollinated bombacaceous trees. *Biotropica*, **36**: 131-138.
- Rademaker, M.C.J. y T.J. De Jong. 1998. Effects of flower number on estimated pollen transfer in natural population of three hermaphroditic species; an experiment with fluorescent dye. *Journal of Evolutionary Ecology*, **11**: 623-641.
- Ramírez-Freire, L. 2012. Abejas nativas (Hymenoptera: Apoidea: Anthophila) Asociadas a la vegetación del estado de Nuevo León, México. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias Biológicas. Universidad Autónoma de Nuevo León. México.
- Ramírez-Freire, L., G.J. Alanís-Flores, R. Ayala-Barajas, H. Quiroz-Martínez y C.G., Velasco-Macías. 2012. Las abejas del género *Agapostemon* (Hymenoptera: Halictidae) del estado de Nuevo León, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, **83**: 63-72.
- Rasplus, J. Y. 1996. The one-to-one species-specificity of the *Ficus-Agaoninae* mutualism: how casual? En: Van der Maesen L.J.G., X.M. Van der Burgt, J.M., Van Medenbach de Rooy (Eds). *The Biodiversity of African plants*. Kluwer Academic Publishers, Wageningen, The Netherlands. pp. 639-649.

- Raven, P.H., R.F. Evert y S. E. Eichhor. 1992. Biología de las plantas. Reverté, S.A. ed. 4^a edición. España. Pp. 600.
- Rentería, L. y C. Cantú. 2003. El efecto de *Tegeticula yuccasella* Riley (*Lepidoptera: Prodoxidae*) sobre la fenología reproductiva de *Yucca filifera* Chabaud (*Agavaceae*) en Linares, N.L. México. *Acta Zoológica Mexicana*. **89**: 85-92.
- Roubik, D.W. 1982. The ecological impact of nectarrobbing bees and pollinating hummingbirds on a tropical shrub. *Ecology*, **63**:354-360.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Ed. Limusa. México. Pp. 432.
- Santamaría, L. y M.A. Rodríguez-Gironés. 2008. Relaciones interespecíficas en la biología de la conservación: Implicaciones para la estructura de las redes de polinización y su resiliencia a las invasiones biológicas. Universidad de Alicante. España. Pp. 2.
- Schmitt, J. 1980. Pollinator foraging behavior and gene dispersal in *Senecio* (Compositae). *Evolution* **34**: 934-943.
- Schmitt, J. 1983. Density-dependent pollinator foraging, flowering phenology, and temporal pollen dispersal patterns in *Linanthus bicolor*. *Evolution*, **37**: 1247-1257.
- Scott, V.L., J.S., Ascher, T. Griswold, C.R. y Nufio. 2011. The bees of Colorado (Hymenoptera: Apoidea: Anthophila). Universidad de Colorado. Colorado.
- Setien, G. E. y P.A. Velasco. 1999. Tehuacán horizonte del tiempo. Club Reforma Tehuacán Manantiales. Alternativas y Procesos de Participación Social A. C. Tehuacán, Puebla.
- Soto, A.S. y A. Vega. 2010. Plantas con flores que atraen mariposas. Instituto Nacional de Biodiversidad. Costa Rica. Pp. 7.

- Stebbins G.L. 1970. Adaptive radiation of reproductive characteristics in Angiosperms I: pollination mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **1**: 307-326.
- Thomson, J.D., M.V., Price, N.M., Waser y D.A., Stratton. 1986. Comparative studios of pollen and fluorescent dye transport by bumble bees visiting *Erythronium grandiflorum*. *Oecologia*, **69**: 561-566.
- Torres I., L. Salinas, C. Castillo-Guevara y C. Lara. 2008. Antagonist and their effects in a hummingbird-plant interaction: field experiments. *Ecoscience*, **15**: 65-72.
- Traveset, A. y E. Sáenz .1997. Pollination of *Euphorbia dendroides* by lizards and insects: spatio-temporal variation in patterns of flower visitation. *Oecologia*, **111**: 241-248.
- Valiente-Banuet, A., M. del Coro Arizmendi, A. Rojas-Martínez, L. Domínguez-Canseco. 1996. Ecological relationships between columnar cacti and nectar-feeding bats in Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, **12**: 103-119.
- Viejo-Montesinos, J.L. 1996. Coevolución de plantas e insectos. Universidad Autónoma de Madrid. *Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa*, **13**: 13-19.
- Waser, N.M. 1982. A comparison of distances flown by different visitors to flowers of the same species. *Oecologia*, **55**: 251-257.
- Waser, N.M. y M.V. Price. 1982. A comparison of pollen and fluorescent dye carry-over by natural pollinators of *Ipomopsis aggregata* (Polimoneaceae). *Ecology*, **64**: 1168-1172.
- Waser, N.M. 1988. Comparative pollen and dye transfer by pollinators of *Delphinium nelsonii*. *Functional Ecology*, **2**: 41-48.

- Waser, N.M., L. Chittka, M.V. Price, N.M. Williams y J. Ollerton. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology*, **77**: 1043-1060.
- Webb, C.J. y K.S. Bawa. 1993. Pollen dispersal by hummingbirds and butterflies: a comparative study of two lowland tropical plants. *Evolution*, **37**: 1258-1270.
- Williams, C.F. 2007. Effects on floral display size and biparental inbreeding on outcrossing rates en *Delphinium barbeyi* (Ranunculaceae). *American Journal of Botany*, **94**: 1696-1705.
- Wirth, L.R., N.M. Waser, R. Graf, F. Gugerli, U. Landergott, A. Erhardt, H.P. Linder y R.Holderegger. 2011. Effects of floral neighborhood on seed set and degree of outbreeding in high-alpine cushion plant. *Ecology*, **167**: 427-434.
- Zarbuchen, A., L. Landert, J. Klaiher, A. Müller, S. Hein y S. Dorn. 2010. Maximum foraging ranges in solitary bees: only few individuals have the capability to cover long foraging distances. *Biological Conservation*, **143**: 669-676.