



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO

---

---

FACULTAD DE CIENCIAS

**Florivoría de *Neobuxbaumia mezcalaensis*  
(Cactaceae) en la Reserva de la Biósfera  
Tehuacán-Cuicatlán, Puebla, México.**

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

**BIÓLOGO**

P R E S E N T A :

**PACTLI FERNANDO ORTEGA GONZÁLEZ**



**DIRECTOR DE TESIS:  
DRA. SONIA VÁZQUEZ SANTANA**

**2016**

Ciudad Universitaria, D. F.



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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

## HOJA DE DATOS DEL JURADO

### 1. Datos del alumno

Ortega  
González  
Pactli Fernando  
53 01 52 98  
Universidad Nacional Autónoma de México  
Facultad de Ciencias  
Biología  
309194541

### 2. Datos del tutor

Dra.  
Sonia  
Vázquez  
Santana

### 3. Datos del sinodal 1

Dra.  
Guadalupe Judith  
Márquez  
Guzmán

### 4. Datos del sinodal 2

Dra.  
María del Carmen  
Mandujano  
Sánchez

### 5. Datos del sinodal 3

Dr.  
Ángel Salvador  
Arias  
Montes

### 6. Datos del sinodal 4

Dra.  
Concepción  
Martínez  
Peralta

### 7. Datos del trabajo escrito

Florivoria de *Neobuxbaumia mezcalaensis* (Cactaceae) de la Reserva de la Biósfera  
Tehuacán-Cuicatlán.  
69p.  
2016

## Dedicatoria

*En memoria:*

*†De mis abuelos; José Dolores González y Concepción Olvera, y de mi tía Rosalba González. A pesar de que me vieron comenzar la carrera, no están presentes cuando la termino. Los sigo amando y extrañando cada día.*

*A mis padres Fernando Ortega y Estela González, les agradezco su amor, su paciencia y cariño que me ofrecieron desde mi nacimiento. Sin ellos no llegaría a donde estoy, los amo y los amaré el resto de mi vida.*

*A Karla, bby gracias por tu amor, consentimiento y momentos que me has brindado día tras día desde que empezamos nuestras carreras, te amo :3 ahora solo faltas TÚ.*

*A mi hermano, a su esposa e hijo, por la convivencia y amistad que me han ofrecido desde antes que empezara a estudiar biología.*

*A mi familia en general; mis abuelos Ángel y Mónica, mis padrinos, mis tíos y primos de ambas familias, sin su educación y convivencia desde que nací, no sería la persona que soy ahora. Los quiero mucho a todos.*

*A mis amigos de la universidad; Daniel, Carlos, Jorge, Omar, Laura, Fernanda, Abril, Angee, Rebeca y Oralia. Muchas gracias por su amistad y los entretenidos momentos que hemos tenido juntos.*

*Aparte de amigas, también compañeras de taller; Mariana, Anita, Rosa, Esther y Ara, agradezco su ayuda para la tesis cuando fue necesaria, siempre tendrán mi apoyo y mi amistad.*

*A mis compañeros de Laboratorio de Desarrollo; Nadia, Aldebarán, Sandra y Rocío, gracias por su apoyo y amistad desde que llegué a realizar la tesis. Son excelentes personas.*

*A Soni, que me dio todo el apoyo y paciencia necesaria para orientarme y poder terminar la tesis. Muchas gracias por tu tiempo, atención y cariño ofrecido, me ayudó a mejorar como un profesionalista y amante de la botánica.*

## Agradecimientos

- ✚ A la Universidad Nacional Autónoma de México, por abrirme sus puertas y darme la oportunidad de estudiar esta hermosa carrera.
- ✚ A la Facultad de Ciencias, por ser parte de mi hogar durante el tiempo que fui estudiante.
- ✚ Al Laboratorio de Desarrollo en Plantas por las facilidades otorgadas para el uso de las instalaciones, equipo y recursos para la realización de este proyecto.
- ✚ A Silvia Espinosa Matías, por el procesamiento y la toma de microfotografías en el microscopio electrónico de barrido.
- ✚ A Sonia Vázquez Santana, por ser una gran persona, maestra y amiga, por su apoyo, paciencia e interés, y entusiasmo al asesorarme en este proyecto, por sus excelentes consejos y conocimiento, de verdad, muchas gracias.
- ✚ A los profesores del taller titulado “Biología de la reproducción, propagación, y fisiología de angiospermas que crecen en ambientes contrastantes”: Judith Márquez Guzmán, Margarita Collazo Ortega, Karina Jiménez Durán, Laura Patricia Olguín Santos, Ana Laura López Escamilla y Javier Andrés Suárez Díaz.
- ✚ A los profesionistas que me asesoraron en el proyecto; Dra. María del Carmen Mandujano, Dra. Concepción Martínez Peralta y Dra. Paula Sosenski Correa.
- ✚ A los profesionistas que me ayudaron en la identificación de los organismos floríferos presentes en este proyecto; Dr. Hugo Rivas, Dr. Arturo García, M. en C. Omar Ávalos y Alejandro Zaldívar.
- ✚ Al guía comunitario Maurino Reyes y a los guías de la Secretaría de Turismo de San Juan Raya, por la ayuda y facilidades prestadas para las colectas en las localidades.
- ✚ A mis acompañantes y ayudantes del trabajo de campo; José Gonzalo Ricardo Wond, Nadia Castro Cárdenas, Aldebarán Camacho Velázquez, Alin García Miranda, Karen Noriega Piña, Alberto Carrasco Gómez, Laura Isabel Martínez Navarrete, Jorge Becerril Moncayo, Omar Cortéz Hernández, Daniel Dorantes Villalobos y Carlos Dorantes Villalobos.
- ✚ A mis compañeros que me ayudaron en la redacción del escrito; Linda Mariana Martínez Ramos, Rosa Mauricio Salgado, Angélica Selene Ensaldo Cárdenas, Jorge Becerril Moncayo y Ana Laura Urrutia Cárdenas.
- ✚ Y por último, a mis sinodales; Dra. Guadalupe Judith Márquez, María del Carmen Mandujano Sánchez, Ángel Salvador Arias Montes y Concepción Martínez Peralta, por la revisión de este trabajo.

## ÍNDICE

<b>Resumen</b> .....	1
<b>Introducción</b>	
Familia Cactaceae.....	2
Género <i>Neobuxbaumia</i> Backeberg.....	3
<i>Neobuxbaumia mezcalaensis</i> (Bravo) Backeberg.....	4
Interacciones bióticas.....	7
<b>Antecedentes</b>	
Sistema de reproducción sexual.....	9
Florivoría.....	10
Efectos directos e indirectos.....	11
Florívoros.....	13
Trabajos de florivoría en cactáceas mexicanas.....	16
Nectarios extraflorales.....	19
<b>Justificación</b> .....	20
<b>Objetivos</b> .....	21
<b>Materiales y Métodos</b>	
Área de estudio.....	21
Trabajo de campo.....	23
Observación e identificación de visitantes florales.....	23
Colecta del material biológico.....	24
Observación al microscopio estereoscópico.....	24
Disección de podarios florales.....	25
Inclusión en LR-White.....	25
Colecta y conteo de frutos maduros. Cuantificación de florivoría directa.....	26
Microscopía electrónica de barrido.....	26
<b>Resultados</b>	
Observación e identificación de visitantes florales.....	27
Identificación de larvas florívoras.....	34
Cuantificación del daño causado por florívoros.....	37
Cuantificación de florivoría directa.....	45
Podarios extraflorales.....	46
<b>Discusión</b>	
Visitantes florales.....	48
Cuantificación de florivoría.....	53
Nectarios extraflorales.....	55
<b>Conclusiones</b> .....	57
<b>Bibliografía</b> .....	59

## **RESUMEN**

La familia Cactaceae comprende entre 1800 y 2000 especies y es autóctona del continente americano. México es reconocido por presentar la mayor cantidad de especies de cactáceas que hay en el mundo con un alto grado de endemismo. Esto último provoca que muchas de esas especies se encuentren en peligro de extinción, ya que están restringidas a determinadas áreas geográficas, la mayoría muy pequeñas, por lo tanto es necesario plantear estrategias para su conservación *in situ*, de ahí radica la importancia de investigar las interacciones ecológicas de las cactáceas como un complemento a las estrategias de conservación. Las interacciones positivas planta-animal que involucran a las cactáceas (como polinización o dispersión de semillas) han recibido mucha más atención que las interacciones negativas (herbivoría, florivoría o parasitismo) dejando a estas últimas poco investigadas. En el Valle de Tehuacán, se conoce el caso de la cactácea columnar *Neobuxbaumia mezcalaensis*, donde se sabe que en algunas flores (función femenina) y frutos se ven afectados a causa de parásitos herbívoros aún no identificados, los cuales se comen a las semillas, los óvulos e incluso el estigma y el estilo. Los resultados de esta investigación reportan que las hormigas carpinteras florívoras (*Camponotus* sp.) consumen el estilo y el estigma de *N. mezcalaensis* dejando a la flor hermafrodita con la supuesta apariencia androdioica. También se reportan a otras hormigas como *Camponotus rubrithorax* (Forminicae), *Creatogaster opaca* (Myrmicinae), *Atta mexicana* (Myrmicinae); así como larvas de la familia Muscidae (Diptera) y Pyralidae (Lepidoptera) actuando como florívoras facultativas, con diferentes sitios de ovoposición dependiendo de la etapa floral. También se considera a las larvas pirálidas como frugívoras de *N. mezcalaensis*. El impacto de las larvas florívoras consiste en que uno de cada cuatro frutos de *N. mezcalaensis* son infestados provocando una reducción de hasta 23.59% en el número de semillas en los frutos, resultando colapsados o con galerías hechas para su alimentación.

## INTRODUCCIÓN

### ***Familia Cactaceae***

La familia Cactaceae comprende entre 1800 a 2000 especies (Anderson, 2001) y es autóctona del continente americano, se distribuye en las regiones áridas y semiáridas, aunque también crecen en las zonas subtropicales y en las tropicales húmedas donde algunas viven como epífitas. Actualmente Cactaceae se divide en cuatro subfamilias: Cactoideae, Opuntioideae, Pereskioideae y Maihuenioideae (Arias-Montes y Flores-Rivas, 2013), siendo la primera la que más diversa (Bravo-Hollis, 1978; Mandujano *et al.*, 2002). Mandujano *et al.* (2009) relata que Maihuenioideae tiene poco soporte filogenético que la sustente como subfamilia principalmente por ser un grupo pequeño (un género con dos especies).

Las cactáceas columnares son pertenecientes a la subfamilia Cactoideae e incluyen cerca de 170 especies (80 presentes en México). Estas especies son componentes principales de los bosques tropicales caducifolios y matorrales xerófilos, que cubren cerca de dos tercios del territorio nacional (Casas, 2002). De las 80 especies descritas, 22 llegan a medir hasta 15 m de altura (como algunas especies de *Backebergia*, *Cephalocereus*, *Neobuxbaumia*, *Pachycereus* y *Stenocereus*), caracterizadas por un crecimiento vegetativo lento (Casas *et al.*, 1999).



### **Género *Neobuxbaumia* Backeberg**

*Neobuxbaumia* está representada por ocho (Hunt, 1999; Hunt, 2006) o nueve especies (Arias-Montes *et al.*, 1997; Anderson, 2001; Guzmán *et al.*, 2007; Arroyo-Cosultchi *et al.*, 2007; Arroyo-Cosultchi *et al.*, 2010) dependiendo del autor. Se distribuye en el bosque tropical caducifolio y el matorral xerófilo de la Depresión del Balsas, el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, la vertiente del Pacífico y la vertiente del Golfo de México (Bravo-Hollis, 1978). Son plantas columnares de hasta 15 m de altura, solitarias o ramificadas, tallos cilíndricos con pocas costillas (8 a 10 en *N. scoparia*) a numerosas (29-31 en *N. laui*), tienen aréolas distantes de 1 a 2.5 cm entre sí, con depresión interareolar bien marcada, algunas especies forman pseudocefalio (como *N. macrocephala* y *N. scoparia*). Las flores son tubulares-campanuladas o tubulares-infundibuliformes, en promedio miden 5 cm de longitud y están dispuestas a lo largo de toda la costilla o son apicales y subapicales (Bravo-Hollis, 1978; Arias-Montes *et al.*, 1997; Arroyo-Cosultchi *et al.*, 2007). La floración es nocturna o nocturna-matutina, son polinizadas principalmente por murciélagos (Godínez-Álvarez y Valiente-Banuet, 2000; Rojas y Salinas, 2002; Godínez-Álvarez *et al.*, 2002; Valiente-Banuet, 2002). El pericarpelo tiene podarios prominentes, pequeños e imbricados, con aréolas reducidas que a veces desarrollan espinas incipientes después de la fecundación. El fruto es ovoide, de color verdoso a rojo, recubierto de podarios, con pulpa blanca y semi-seca, la dehiscencia es irregular. Las semillas son brillantes, negruzcas con área hilar lateral grande (Arias-Montes *et al.*, 1997; Scheinvar, 2004). Sin embargo, en análisis filogenéticos basados en secuencias de DNA nuclear y del cloroplasto,

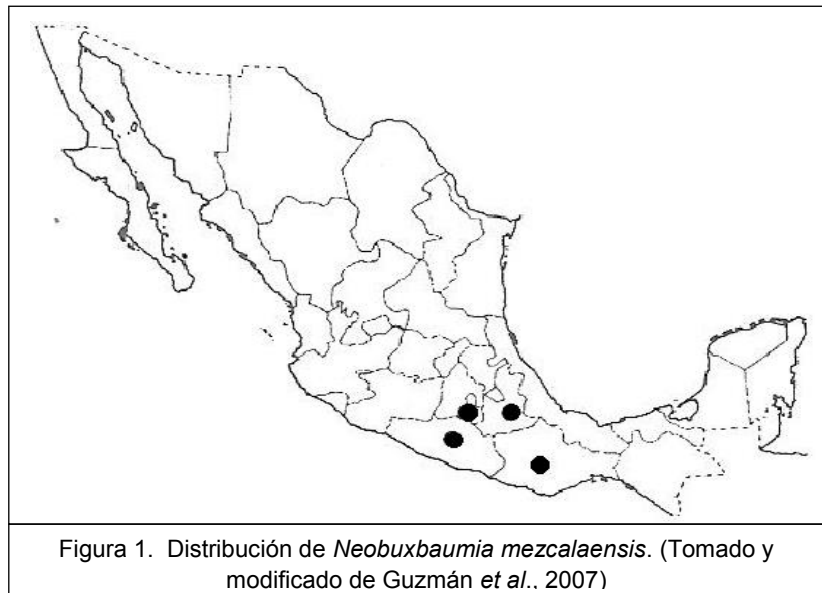
*Neobuxbaumia* no se reconoce como un grupo monofilético, resultando que junto a los géneros *Cephalocereus* y *Pseudomitrocereus* conforman un clado llamado grupo “*Cephalocereus*” (Arias *et al.*, 2003).

### ***Neobuxbaumia mezcalaensis* (Bravo) Backeberg**

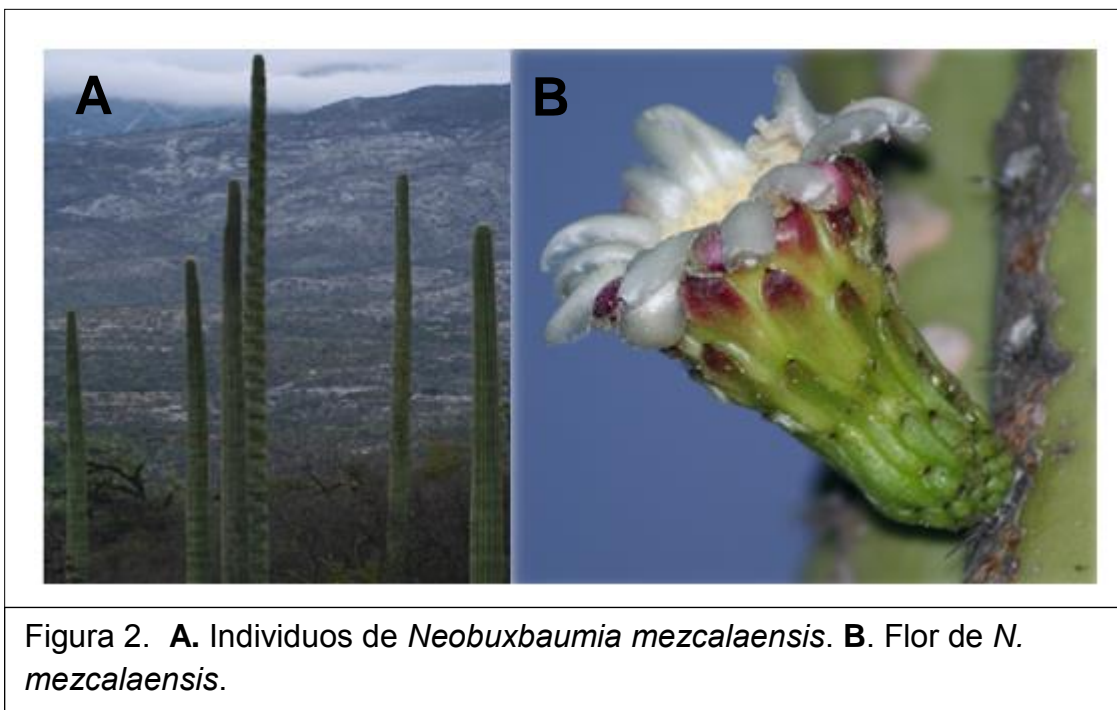
Bravo-Hollis (1978) menciona que *N. mezcalaensis* es la especie con mayor variación morfológica y de más amplia distribución, ya que se encuentra en los estados de Guerrero, Jalisco, Michoacán, Morelos, Oaxaca y Puebla (Guzmán *et al.*, 2007). Un análisis multivariado revela que la distribución de *N. mezcalaensis* está restringida a la Depresión del Balsas y al Valle de Tehuacán-Cuicatlán (Fig. 1), siempre a altitudes superiores a los 450 m (Arroyo-Cosultchi *et al.*, 2010). Esta especie es descrita como una de las más abundantes en el valle de Tehuacán (Esparza y Valverde, 2002; Esparza *et al.*, 2005) con un promedio de 3,943

plantas por hectárea (máximo 14,740 plantas por hectárea) por encima de sus especies hermanas (*N. tetetzo* y *N. macrocephala*) y su distribución está asociada con localidades con una relativa precipitación

abundante (Ruedas *et al.*, 2006).



Los individuos de *N. mezcalaensis* presentan tallos solitarios (Fig. 2A), no ramifican a menos que sean dañadas, y en estado adulto alcanzan hasta los 14 m de altura. Florecen entre abril y marzo y fructifican entre mayo y junio (Valiente-Banuet *et al.*, 1997; Rojas y Salinas, 2002; Esparza y Valverde, 2003), se ha registrado que la producción del número de estructuras reproductivas es variable según el año probablemente debido a causas ambientales (Esparza y Valverde, 2003). Las flores (Fig. 2B) son tubular-infundibuliformes, de color blanco a verde-rojizas, miden de 5 a 5.5 cm de largo y florecen a lo largo de todo el tallo (Arias-Montes *et al.*, 1997), son xenógamas y autoincompatibles, con antesis nocturno-matutina, en el valle de Tehuacán-Cuicatlán son visitadas por especies de murciélagos nectarívoros como sus principales polinizadores nocturnos, entre los que se encuentran *Leptonycteris curasoae*, *L. nivalis* y *Choeronycteris mexicana*; y otros polinizadores como la polilla *Eumorpha anchemola*, el colibrí oscuro



*Cynanthus sordidus* y abejas como *Apis mellifera* y *Trigona* sp. (Valiente-Banuet *et al.*, 1997; Valiente-Banuet, 2002).

Los frutos miden entre 3 a 4 cm de largo, de forma ovoide y color verde, recubiertos de podarios cortos, las brácteas miden c.a. 1 mm de largo, las espinas entre 3-6 mm de largo (dependiendo del tiempo de desarrollo), son setosas y de color blanco (Arias *et al.*, 1997). Las semillas son de color café oscuro a negras, miden en promedio  $3.78 \pm 0.03$  mm de largo y  $2.79 \pm 0.02$  mm de ancho, la quilla está ubicada en la región dorsal de la semilla (Arroyo-Cosultchi *et al.*, 2007).

Rios (2009) comprobó mediante experimentos de adición manual de polen heteroespecífico que las flores de *N. macrocephala* pueden ser polinizadas por las de *N. mezcalaensis*. Alejos (2006) evaluó la hibridación entre las 3 especies de *Neobuxbaumia* que coexisten en el Valle de Tehuacán (*N. macrocephala*, *N. mezcalaensis* y *N. tetetzo*) y encontró evidencias que la hibridación únicamente había sucedido entre las especies *N. macrocephala* (columnar ramificada, con pseudocefalio apical rojo y flores en el ápice) y *N. mezcalaensis* (columnar no ramificada y flores a lo largo de todo el tallo), los híbridos resultantes pueden tener o no ramificaciones, con número de costillas sin especificar, flores a lo largo del tallo y en el ápice donde algunos individuos presentan pseudocefalio.

### ***Interacciones bióticas***

Las relaciones planta-animal como la polinización ya descrita de *Neobuxbaumia mezcalaensis* son parte de la complejidad inherente a la trayectoria evolutiva de la familia Cactaceae en los diferentes hábitats y comunidades. Las cactáceas han desarrollado una amplia gama de interacciones ecológicas positivas y negativas con diversos grupos de organismos (Guerrero *et al.*, 2012). Por ejemplo; frente a las inclemencias del medio ambiente han desarrollado estrechas relaciones positivas con otras especies vegetales, denominadas “plantas nodrizas” que ofrecen las condiciones de humedad y temperatura para el establecimiento de nuevas plántulas (Valiente *et al.*, 1991). Por otro lado, un ejemplo de interacción negativa se observa en el consumo de los tallos de las cactáceas, considerados como unas de las pocas fuentes de fibra y agua existentes para los animales en ecosistemas desérticos, así como sus flores o frutos que también se consideran como una fuente importante de alimento para numerosos insectos, aves, reptiles y mamíferos (Valiente-Banuet, 2002; Mellink y Riojas-López, 2002; Márquez *et al.*, 2003).

Las interacciones positivas planta-animal que involucran a las cactáceas han recibido mucha más atención que las interacciones negativas, ejemplo de ello son la polinización o dispersión de semillas por animales (Valiente-Banuet *et al.*, 1997; Godínez-Álvarez y Valiente-Banuet, 2000; Rojas y Salinas, 2002), que algunas veces ha evolucionado hasta el extremo de mutualismo obligado, como es el caso

de *Lophocereus schottii*, polinizada exclusivamente por la polilla senita *Upiga virescens* (Holland y Fleming, 1999).

La cantidad de recursos disponibles del ambiente para la planta determina la asignación energética hacia la producción de estructuras reproductivas y recompensas florales, así el ambiente puede influir indirectamente en fomentar interacciones positivas (polinización y dispersión de frutos/semillas) o negativas (herbivoría y florivoría) (Jones y Coleman; 1991; Aximoff y Freitas, 2009). Esto es especialmente importante en ambientes extremos como las zonas áridas, caracterizados por presentar fluctuaciones interanuales marcadas en la disponibilidad de recursos (Schlesinger *et al.*, 1990) y largos periodos de sequía (Esparza y Valverde, 2002), las cactáceas pueden presentar problemas de persistencia debido a su lenta y escasa capacidad de regeneración (Contreras y Valverde, 2002).

El alto grado de endemismo provoca que un número considerable de esas cactáceas se encuentren en peligro de extinción, ya que están restringidas o limitadas (Esparza y Valverde, 2002) a determinadas áreas geográficas, siendo la mayoría muy pequeñas (Jiménez, 2011) o muchas de ellas son saqueadas por la mano del hombre principalmente para comercio ilegal (Martínez-Peralta y Mandujano, 2009), son afectadas por cambios de uso del suelo para el aprovechamiento de la agricultura u otras actividades (Arroyo-Cosultchi *et al.*, 2014) y son susceptibles al cambio climático global (Martorell *et al.*, 2015).

Los estudios de herbivoría y otras interacciones negativas en cactáceas son temas de gran interés científico y son indispensables para la conservación de estas especies en México, ya que muchas especies tienen una distribución limitada, un lento crecimiento e invierten una gran cantidad de recursos en la formación de flores y atracción de polinizadores, por lo que cualquier proceso que altere estas características tendrá un impacto en la adecuación de estas plantas. Es conocido que las poblaciones de cactáceas constituyen la base de la cadena alimenticia en los ecosistemas de zonas áridas mediante la distribución de frutos, semillas, néctar y polen para diversos animales como aves, mamíferos, insectos y reptiles (Valiente-Banuet, 2002; Márquez *et al.*, 2003; Muñoz-Romo *et al.*, 2003; Cavalcante, 2013).

## **ANTECEDENTES**

### ***Sistema de reproducción sexual***

En *Neobuxbaumia mezcalaensis* se describió un sistema androdioico, con dos tipos de individuos: plantas con flores bisexuales y plantas con flores masculinas (Valiente-Banuet *et al.*, 1997). Estos autores describieron que las flores masculinas tienen anteras que producen grandes cantidades de granos de polen y un gineceo completamente reducido y sin óvulos; mientras que las flores hermafroditas poseen gineceo y androceo funcionales. Fue un estudio que llamó mucho la atención para Cactaceae, ya que el sistema sexual androdioico es extremadamente raro en las angiospermas y en teoría podría representar un paso

intermedio entre el hermafroditismo y el dioicismo (Rieseberg *et al.*, 1992; Weiblen *et al.*, 2000).

Sin embargo, en un estudio embriológico reciente (Gómez, 2010) se demostró que la población estudiada de *N. mezcalaensis* no es androdioica sino hermafrodita, ya que en algunas flores (función femenina) y frutos se ven afectados a causa de parásitos herbívoros aún no identificados, que se comen las semillas, los óvulos e incluso el estigma y el estilo. El ataque de los herbívoros puede ser tan drástico en ciertos años que algunos individuos pueden llegar a no formar frutos o que éstos se desarrollen sin formar semillas. Fue posiblemente esta explicación la causa por la cual Valiente-Banuet *et al.* (1997) describieron erróneamente el sistema sexual de *N. mezcalaensis* como androdioico.

### **Florivoría**

Lo descrito en el párrafo anterior es precisamente el caso de una interacción negativa llamada florivoría que combina los aspectos de la herbivoría y la polinización. El término **florivoría** se define como el consumo de los tejidos reproductivos primarios (gineceo y androceo) y las partes de atracción (cáliz y corola), así como estructuras accesorias (i.e. brácteas) (Burgess, 1991; McCall e Irwin, 2006; López, 2014). La florivoría incluye el daño a los primordios florales, las flores en antesis y los distintos tipos de órganos reproductivos hasta antes de la formación de la semilla (Burgess, 1991). En otras palabras, los animales florívoros consumen sépalos, pétalos, estambres, estilos, ovarios y óvulos, así como las



habituales recompensas florales de néctar y polen (Burgess, 1991). Generalmente hay consecuencias negativas por defectos provocados durante la producción o maduración de los gametos (Krupnick y Weiss, 1999; McCall e Irwin, 2006).

Unas de las causas que favorecen la aparición de la florivoría dentro de una población son los factores abióticos como los cambios climáticos, los cuales pueden influir en la sincronía del periodo de floración, en la intensidad y duración de las fases florales, en la cantidad disponible de recompensas florales, así como en el tamaño y abundancia de las estructuras florales. Por ejemplo; durante el mes de Julio de 2004 en Brasil, se registró una precipitación mensual (84.8 mm) cuatro veces mayor que el promedio (22.2 mm) correspondiendo a un retraso del inicio de floración, una antesis de menor duración y aborto de muchos botones florales de *Erythrina falcata* (Fabaceae), ocasionando una drástica reducción de visitas por polinizadores, pero no alteró la presencia de *Pyrrhura frontalis* (Psittacidae), avistado en grandes grupos en la copa de *E. falcata* y siendo el responsable de depredar el 72% de las flores con un forrajeo de duración aproximada a 14 minutos (Aximoff y Freitas, 2009).

### **Efectos directos e indirectos**

Se conocen dos tipos de efectos causados por florivoría que ocurren en la planta, los directos e indirectos. Los efectos directos se producen cuando hay reducción en el número de botones, flores, frutos o semillas producidas por las plantas atacadas por florívoros (Oguro y Sakai, 2009). En diversos casos se incluye la depredación de los gametos florales por larvas de insectos que se alimentan de

las estructuras que los contienen, pero cuando estas larvas llegan al estadio adulto ocasionan un daño floral aún mayor, ya que serían capaces de consumir mayor cantidad de estructuras reproductivas que una larva (Cárdenas, 2015).

Algunos ejemplos de los efectos directos en otras familias de angiospermas son: ataques de coleópteros a las flores de *Plhox hirsuta* (Polemoniaceae) en tres poblaciones en el norte de California (China Hill, Cracker Hunch y Greenhorn), las primeras dos poblaciones son dañadas en un 46% y en la tercera son dañadas hasta un 64%. En esta última los frutos maduros son depredados en un 19% por mamíferos como conejos, liebres o venados residentes de California, disminuyendo el número de semillas disponibles (Ruane *et al.*, 2014). Otro estudio fue realizado sobre la especie androdioica *Annona dioica* (Annonaceae) en Corumbá, Brasil, donde escarabajos del género *Conotrachelus* (Curculionidae) atacan las flores hermafroditas y masculinas, causando un 58% de daño a los pétalos y un 42% a los órganos reproductivos y consecuentemente afectando el desarrollo del fruto (Paulino y Chaves, 2006).

Los efectos indirectos ocurren generalmente cuando hay cambios en el comportamiento de los polinizadores debido al consumo de estructuras accesorias (sépalos, pétalos y/o brácteas) por florívoros que modifican o minimizan el despliegue o arreglo floral, haciendo las flores menos atractivas para ser visitadas y polinizadas (McCall, 2008; Cascante-Marín *et al.*, 2009; Kardel y Koptur, 2010). También puede deberse a la reducción y modificación de guías de néctar en la flor que son ofrecidas a los polinizadores ocasionando que las visiten menos (Botto-Mahan *et al.*, 2011).

Es conocido que muchos polinizadores discriminan a las flores que visitan, ya que prefieren corolas grandes y vistosas, otros discriminan entre flores simétricas y asimétricas, e inclusive si encuentran una flor dañada o alterada es muy probable que no la visiten (Sánchez-Lafuente, 2007). Por ejemplo, el escarabajo del polen *Meligethes aeneus* (Nitidulidae) cuyas larvas y adultos se encuentran ocasionalmente (19%) en las flores de *Brassica napus* (Brassicaceae) en el Reino Unido, son capaces de dañar también a los nectarios, reduciendo la cantidad de néctar presente en la flor y así disminuyendo las visitas por *Apis mellifera* a la flor infestada (Kirk *et al.*, 1995). Un estudio de McCall (2008) sobre florivoría, relata que el ataque de larvas florívoras a las flores de *Nemophila menziesii* (Hydrophyllaceae), provoca el consumo del 25% de los pétalos (hasta un 15% de su superficie) y un 5% de las estructuras sexuales, ocasionando reducción de la adecuación femenina y del número de visitas a la flor. Por lo tanto, se ha demostrado que tanto los efectos directos como los indirectos pueden reducir la adecuación de las poblaciones de plantas afectadas (Burgess, 1991; Kelly y Dyer, 2002; McCall e Irwin, 2006).

### **Florívoros**

Los florívoros pueden ser animales como aves, reptiles, mamíferos, entre otros (Aximoff y Freitas, 2009; López, 2013; Ruane *et al.*, 2014), pero el grupo de florívoros más extenso y mejor conocido son los insectos. Según Burgess (1991), los insectos florívoros se encuentran distribuidos en 10 órdenes de Hexapoda (Collembola, Blattodea, Dermaptera, Plecoptera, Hemiptera, Hymenoptera,

Thysanoptera, Coleoptera, Diptera y Lepidoptera), cuyos integrantes muestran diferentes estrategias de historias de vida y preferencias alimenticias, que van desde los que se alimentan de polen, conocidos como polinívoros (Kirk *et al.*, 1995) hasta los herbívoros generalistas que se alimentan tanto de tejidos vegetativos como reproductivos (McCall y Karban, 2006). También se han documentado relaciones mutualistas, en las cuales las larvas de los insectos consumen estructuras reproductivas, ya sea parcial o totalmente, y los adultos son polinizadores (Anstett *et al.*, 1997; Holland y Fleming, 1999). Particularmente las larvas del orden Lepidoptera han sido reconocidas como las principales consumidoras de estructuras reproductivas (flores, frutos y/o semillas) en ciertas familias de plantas (Pratt y Pierce, 2001; Winotai *et al.*, 2005).

Algunos ejemplos de polinívoros registrados, son coléopteros como el escarabajo del polen *Meligethes aeneus* de la familia Nitidulidae (Kirk *et al.*, 1995) y varios miembros adultos de la familia Scarabaeidae, como el escarabajo verde sudafricano (*Trichostetha fascicularis*), que poliniza y consume polen de las flores de *Protea eximia* (Protaceae) y *Berzelia lanuginosa* (Bruniaceae). Asimismo, los escarabajos *Peritrichia cinerea* y *P. flavolineata* a su vez consumen el polen y polinizan a las flores de *Ornithogalum thyrsoides* (Liliaceae) (Johnson y Nicolson, 2001). También están los dípteros, integrados principalmente por las familias Bomyliidae, Syrphidae y Muscidae, conocidas por ser los principales polinizadores y a la vez polinívoros de las angiospermas basales del grupo ANITA (Labandeira, 2005; Thien *et al.*, 2006). De la primera familia se ejemplifica a hembras de *Poecilognathus punctipennis*, quienes comen ávidamente el polen de *Commelina*

*erecta* y *Tradescantia roseolens* (Commelinaceae) (Deyrup, 1988). Se ha registrado a la familia Cecidomyiidae debido a que las hembras adultas de *Megommata* sp. polinizan a las flores de *Schisandra henryi* (Schisandraceae) y a la vez consumen el polen, que contiene nutrientes que benefician la maduración de los ovarios y ovoposición de las hembras de *Megommata* sp. (Yuan *et al.*, 2006). La importancia del polen como alimento radica en su contenido; minerales, proteínas, lípidos y carbohidratos, con una gran variación en la calidad nutricional del polen entre diferentes especies de plantas, especialmente con respecto a la concentración de proteínas que varía de 2.5% a 61% (Roulston y Cane, 2000). En cambio, los tejidos florales son ricos en recursos que contienen altos niveles de agua y nitrógeno, siendo los nutrientes más importantes en la dieta de los insectos, a quienes les confiere una gran ventaja para su supervivencia (McNeill y Southwood, 1978; Bandeili y Müller, 2010).

En cambio, algunos ejemplos de florívoros que se alimentan de otros verticilos florales como el gineceo, cáliz y /o corola están representados por los escarabajos curculónidos en Costa Rica, cuyos huevos son ovipositados en diferentes estructuras florales de *Ceiba pentandra* (Malvaceae) como las partes fértiles (gineceo y androceo) y en las infértiles (perianto), donde eclosionan y surgen larvas que se van alimentando de estructuras florales cercanas a ellas, provocando a su vez el aborto de las flores que se producen antes de la polinización, evitando así la fecundación y el desarrollo del fruto (Fernández *et al.*, 2008). En Chile se ha documentado el ataque de *Alstroemeria ligtu*

(Alstroemeriaceae) por larvas de dos especies de lepidópteros y de tres especies de coleópteros (familias Buprestidae y Scarabaeidae), donde al menos 85 de las 100 plantas monitoreadas presentaron flores con daño en los tépalos (un promedio de 2.28 +/- 0.23 de flores dañadas por planta). Entre esos ataques por las larvas de insectos se encontraban daños en los tépalos laterales (26.4%) y remoción de las guías de néctar (15.7%) presentes en éstos, ocasionando la reducción del número de visitas por polinizadores (Botto-Mahan *et al.*, 2011).

### ***Trabajos de florivoría en cactáceas mexicanas***

En Baja California Sur, se han registrado un número variable de botones florales y flores femeninas de *Pachycereus pringlei* que abortan y caen del cactus debido a cavitaciones hechas por larvas de dípteros que infestan el tubo pericarpelar, debilitando así los tejidos que conectan el botón floral al tallo, lo que resulta en la caída del brote o flor infestada (León *et al.*, 2002).

En un estudio realizado en *Neobuxbaumia macrocephala* del Valle de Tehuacán, se encontró que el 81.6% de los frutos examinados fueron atacados cuando estaban en la planta por larvas de polilla de la familia Pyralidae. El ataque de los depredadores produjo una reducción significativa del 45% en el número de semillas disponibles para la dispersión. También se reporta florivoría ocasionada por las hormigas de *Atta mexicana* que consumen las flores, incluso antes de la antesis y pueden llegar a consumir desde las estructuras reproductivas hasta la flor completa (Ríos, 2009).

En el Desierto Chihuahuense se registró actividad de florivoría en el nopal espinoso morado (*Opuntia macrocentra*) y en el nopal cegador (*Opuntia microdasys*) por orugas del género *Melitara* (*M. junctolineella* y *M. subumbrella* respectivamente), ambos de la familia Pyralidae. Del primer caso, larvas de *M. subumbrella* atacan las flores de *O. macrocentra* afectando el desarrollo de frutos, reduciendo su producción desde un 20% hasta incluso el 100% de los frutos (sólo una planta tenía todas las flores consumidas). De las 155 flores usadas en esa investigación, 30 fueron consumidas (19.3%), y la mitad de los individuos de *O. macrocentra* (54.84%) no mostraron evidencias de florivoría (Mandujano *et al.*, 2013).

La florivoría de *O. microdasys* se manifiesta con el aborto de botones florales y flores en antesis con un porcentaje de 21% y 7% respectivamente. Se cree que la ovoposición y eclosión de las larvas del gusano cebra (*M. junctolineella*) ocurre dentro del estilo en etapa de botón floral o flor en antesis, debido a que el primer estadio de 3 mm solamente se encontró en ese sitio. Después de consumir todo el estilo, la larva se alimenta de las recompensas florales (néctar y polen) y otras estructuras como los estambres y el perianto. Cuando esos recursos se agotan, la larva se mueve a través de la superficie de la planta ayudada por hilos de seda que ella misma produce en busca de un nuevo botón floral. La pupa estaría dentro de los botones o flores caídos al suelo (Piña *et al.*, 2010).

Matías-Palafox *et al.* (2011) encontraron que la cactácea microendémica de la Barranca de Meztlán en Hidalgo, *Turbinicarpus horripilus*, presenta 19% de daño

en las flores hechas por insectos de los órdenes Coleóptera y Ortóptera. Del total de flores de *T. horripilus*, las estructuras reproductivas sufrieron la mayor incidencia de daño, con un 32% más que las estructuras vegetativas.

El género de Cactaceae mejor estudiado en México en cuanto a su florivoría es *Ariocarpus*. En *A. scaphirostris* del estado de Nuevo León, tres escarabajos florívoros de la familia Merylidae causan daño directo sobre las estructuras reproductivas femeninas, disminuyendo su fertilidad (producción de semillas) en 20% en comparación con las flores que no sufren daño (Álvarez-Lagunas *et al.*, 2011). En *A. kostchoubeyanus* del estado de Tamaulipas se presenta el 46% de flores dañadas por mamíferos pequeños, probablemente lagomorfos nocturnos, y de éstas el 38% corresponde a flores maduras consumidas completamente. A pesar del ataque de los florívoros, no se encontraron diferencias significativas en la producción de frutos y semillas entre las flores intactas y dañadas de *A. kostchoubeyanus* (López, 2013).

En la especie *A. retusus*, residente también de Tamaulipas se registró 10% de flores con daño, siendo el perianto la estructura más afectada. Los florívoros identificados de *A. retusus* son heterópteros de la familia Lygacidae (depredadores de segmentos de la corola), gorgojos de la subfamilia Cryptorhynchinae (depredadores de botones y pistilos), morfoespecies del orden Lepidoptera (consumen el total de la flor), así como escarabajos del género *Epicauta* (Meloidae) y hormigas (Formicinae) que se alimentan de anteras y pétalos. El daño ejercido en el atractivo visual de la flor (corola) no constituyó un



factor que afecte la conducta de los polinizadores, ya que se observó que los visitantes florales mantienen una frecuencia equiparable en flores con y sin daño (Martínez-Peralta y Mandujano, 2012; Cárdenas, 2015). Del resto de las especies de *Ariocarpus* (*A. agavoides*, *A. fissuratus*, *A. bravoanus* y *A. trigonus*) no se conoce el porcentaje del impacto de florivoría, solamente se reporta que coleópteros y ortópteros consumen una o varias partes florales, y hormigas que probablemente consumen polen y néctar (Martínez-Peralta y Mandujano, 2012).

### ***Nectarios extraflorales***

Los nectarios son órganos de la planta especializados en secretar néctar, normalmente se presentan en plantas que son polinizadas por aves o insectos. Pueden encontrarse asociados con diferentes estructuras de la planta como los órganos florales (perianto, estambres, estilo y pared del ovario) denominados *nectarios florales* o sobre órganos vegetativos (peciolos, estípulas, hojas o aréolas) llamados *nectarios extraflorales* (Ruffener y Clark, 1986).

Para el género *Neobuxbaumia*, se conocen dos especies con probables nectarios extraflorales: la primera es *N. scoparia*, donde Backerberg (1941) declaró que externamente las flores de esta especie excretan grandes gotas de néctar. La otra es *N. polylopha*, examinada por Buxbaum (1953) quien no observó tejido secretor alguno en los podarios florales ya que estaba compuesto por tejido normal, pero al revisarla en un microscopio descubrió que la epidermis se encuentra perforada densamente por estomas grandes que parecen funcionar como hidátodos

(estructuras que secretan líquido por gutación a través de estomas). La combinación de un sistema vascular muy denso y numerosos estomas ubicados en el epipodario, indican la función de los podarios florales de *N. polylopha* como nectarios extraflorales. *N. mezcalaensis* presenta nectarios en forma de estomas modificados, ubicados en la cámara nectarial de la flor, la secreción que escurre de los estomas llega a formar algunos cristales poligonales (Gómez, 2010). Se desconoce si esta especie presenta nectarios extraflorales que podrían funcionar como atracción para herbívoros o florívoros, así como disminuir los ataques a las estructuras reproductivas.

## JUSTIFICACIÓN

El número de estudios sobre las interacciones negativas en las cactáceas han sido poco frecuentes, a pesar de ser indispensables para la conservación de las cactáceas en México, ya que nuestro país alberga la mayor cantidad de especies endémicas en el mundo. En el Valle de Tehuacán existen poblaciones *Neobuxbaumia mezcalaensis*, una especie endémica de México. Es de suma importancia contribuir con investigaciones de interacciones negativas como su florivoría, que no ha sido estudiada. Por lo tanto, es necesario conocer cuáles son los organismos florívoros que afectan negativamente la formación de flores, frutos y semillas, y estimar el porcentaje de florivoría que repercute en la población de *N. mezcalaensis*.

## OBJETIVO GENERAL

- ✓ Conocer la interacción entre los organismos florívoros, las flores y los frutos de *Neobuxbaumia mezcalaensis*, incluyendo la etapa del desarrollo en la cual son consumidas las estructuras reproductivas.

## OBJETIVOS PARTICULARES

- Identificar los visitantes florales de *N. mezcalaensis*.
- Diferenciar entre los organismos que afectan negativa o positivamente el desarrollo de las flores, frutos y semillas de *N. mezcalaensis*.
- Determinar la etapa de la oviposición sobre las flores y/o frutos inmaduros de *N. mezcalaensis*.
- Conocer las estructuras y tejidos que se ven dañados durante el desarrollo de las flores y los frutos.
- Estimar el porcentaje de florivoría sobre algunos sitios de distribución de *N. mezcalaensis*.
- Identificar la presencia de nectarios extraflorales (en los podarios).

## MATERIALES Y MÉTODOS

### ➤ **Área de estudio**

La Reserva de la Biósfera Tehuacán–Cuicatlán (Fig. 3), ocupa una superficie de 485 km<sup>2</sup>, con coordenadas geográficas generales de 18°14' N y 97°33' W. Limita al norte con Tehuacán; al este con San Gabriel Chilac, San José Mihuatlán y Atlix; al sur con Caltepec; y al oeste con Atlix y el estado de Oaxaca. La región debe su aridez a la sombra de lluvia provocada por la Sierra Madre Oriental

(Smith, 1965), la temperatura media anual es alrededor de 21 °C con una precipitación media anual de 400 a 450 mm (Paredes *et al.*, 2007). El área de estudio es heterogénea, con colinas y montañas que dominan el paisaje, las áreas planas ocurren solamente en depósitos aluviales a lo largo del Río Salado. Las diferentes litologías que están presentes en el área incluyen la lutita, caliza y otros materiales ígneos (Brunet, 1967).



Figura 3. Vista de una zona dentro de la Reserva de la Biósfera Tehuacán-Cuicatlán.

Miranda y Hernández (1963) clasifican al valle de Tehuacán-Cuicatlán como parte de las tetecheras, que son agrupaciones de plantas crasas altas (5 a 10 m) de las llamadas a veces candelabros y órganos. Por ejemplo; en el valle podremos encontrar cactus ramificados como cardones (*Lemaireocereus weberi*, *L. dunwrtieri*), el garambullo (*Myrtillocactus geometrizans*), la quiotilla (*Escontria chiotilla*), o con escasas ramas, como los tetechos (*Neobuxbaumia tetetzo*) y los gigantes (*Neobuxbaumia mezcalaensis*).

➤ **Trabajo de campo**

En 2014 y 2015 se realizaron salidas a dos sitios con presencia de *N. mezcalaensis* en la Reserva de la Biósfera Tehuacán-Cuicatlán, la primera a Zapotitlán Salinas (18°19'55"N, 97°28'28"O) y la segunda a San Juan Raya (18°18'51"N, 97°36'53"O), ambas del estado de Puebla. Este trabajo de campo se realizó en las respectivas etapas de floración entre abril a mayo (botón floral y flores post-antesis) y fructificación (fruto inmaduro y maduro) entre mayo a junio.

➤ **Observación e identificación de visitantes florales**

En cada salida, se marcaron tres individuos diferentes de *Neobuxbaumia mezcalaensis*, con un número constante de flores (+/- 10) en su respectiva etapa de floración y/o fructificación. Valiente-Banuet *et al.* (1997) relata que la apertura de las flores inicia al anochecer (alrededor de las 20:00 h) y permanece abierta toda la noche y parte de la mañana siguiente (hasta las 10:30 h). Se realizaron tres periodos de observación, el primero de las 12:00 a las 14:00 h, el segundo de 19:00 a las 22:00 h y el último de 6:00 a 9:00 h. Se registró la conducta de los visitantes florales y se les tomaron fotografías. Se colectaron los insectos que visitaban las flores y se conservaron en etanol al 70% para su posterior identificación mediante claves taxonómicas (Palacio y Fernández, 2009) y bajo asesoría de especialistas (Dr. Alejandro Zaldívar y Dr. Omar Avalos).

➤ ***Colecta del material biológico***

En ambas localidades, se seleccionaron al azar 40 individuos de *N. mezcalaensis*. En esos individuos se colectaron al azar 93 botones florales, 57 flores post-antesis, 103 frutos inmaduros y 86 frutos maduros (en sus respectivos tiempos de floración y fructificación), se fijaron en una solución de etanol al 70% para ser analizadas bajo el microscopio estereoscópico para buscar evidencias de florivoría. El criterio para clasificar las etapas fue la apariencia externa de la flor o fruto; el botón floral es considerado cualquier brote floral de *N. mezcalaensis* a cualquier tamaño sin que haya abierto la flor; la flor en post-antesis es la flor con los tépalos cerrados y arrugados, anteras con poco polen y sin evidencias de fructificación; el fruto inmaduro se le reconoce por presentar el pericarpelo seco, el perianto algo ensanchado y la emergencia de pequeñas espinas en los podarios; la última etapa, correspondiente al fruto maduro se identifica por presentar pericarpelo totalmente seco y colapsado, perianto más ensanchado y espinas del podario más largas.

➤ ***Observación al microscopio estereoscópico***

Las flores y frutos en diferentes etapas de desarrollo fijados se disectaron longitudinalmente para ser observados con el microscopio estereoscópico y así dar seguimiento a la presencia de las larvas florívoras y determinar la etapa floral en la cual son ovopositadas sobre las flores de *N. mezcalaensis*. Asimismo, para determinar que órganos florales son afectados durante el desarrollo de los mismos, se realizó conteo sobre el número de muestras que presentaban

estructuras dañadas por florívoros, el tamaño del estilo, el porcentaje de muestras con larvas presentes. Se obtuvo el promedio de longitud del estilo sano y el estilo consumido, se compararon ambas medias mediante la prueba estadística de Mann Whitney (Triola, 2009) usando el programa GraphPad Prism® 5.

➤ ***Disección de podarios florales***

Se colectaron cinco flores sanas en antesis para disectar un podario por cada una, ubicado en la base de la flor, el corte fue de aproximadamente 0.5 cm de largo, ancho y profundidad y se les removieron las espinas, tres podarios fueron usados para la técnica de LR-White y los dos restantes para ser observados en Microscopía Electrónica de Barrido (MEB).

➤ ***Inclusión en LR-White***

Los tres podarios disectados de diferentes flores, se deshidrataron en una serie gradual de etanoles (85%, 96% y 100%) durante una hora en cada uno y se incluyeron en una serie de diferentes concentraciones de LR-White; 24 horas al 50%, 24 horas al 75% y 48 horas al 100%. Posteriormente las muestras se encapsularon en plástico al 100% de LR-White para ser polimerizadas en la estufa durante 48 horas. Con el ultramicrotomo MT 990 se realizaron cortes longitudinales y transversales a las muestras, los cortes histológicos se tiñeron con azul de toluidina, se observaron y se fotografiaron en un Microscopio Leika adicionado con cámara digital.

➤ ***Colecta y conteo de frutos maduros. Cuantificación de florivoría directa***

Durante la etapa de fructificación de *N. mezcalaensis*, se colectaron 61 frutos al azar en ambas localidades para determinar la presencia de larvas y estimar el porcentaje de frutos depredados. Se establecieron dos grupos, el primero con frutos sanos (sin presencia de larvas o signo de infestación) y el segundo con frutos infectados (con presencia de larvas, galerías y hoyos hechos por éstas), en estos grupos se obtuvo el promedio de semillas por fruto y posteriormente se comparó mediante la prueba estadística de Mann Whitney (Triola, 2009) para encontrar diferencias significativas en el número de semillas producidas, usando el programa GraphPad Prism® 5.

➤ ***Microscopía electrónica de barrido (MEB)***

En el MEB se observaron las larvas colectadas de flores, frutos y podarios florales dañados. Para ello el material se deshidrató en una serie gradual de etanoles (70%, 85%, 96%, 100%), durante una hora en cada uno. Las muestras se llevaron a punto crítico con CO<sub>2</sub> y se montaron en portamuestras para ser cubiertas con una fina capa de oro en una ionizadora.

La metodología utilizada se resume en el diagrama de flujo de la Figura 4.



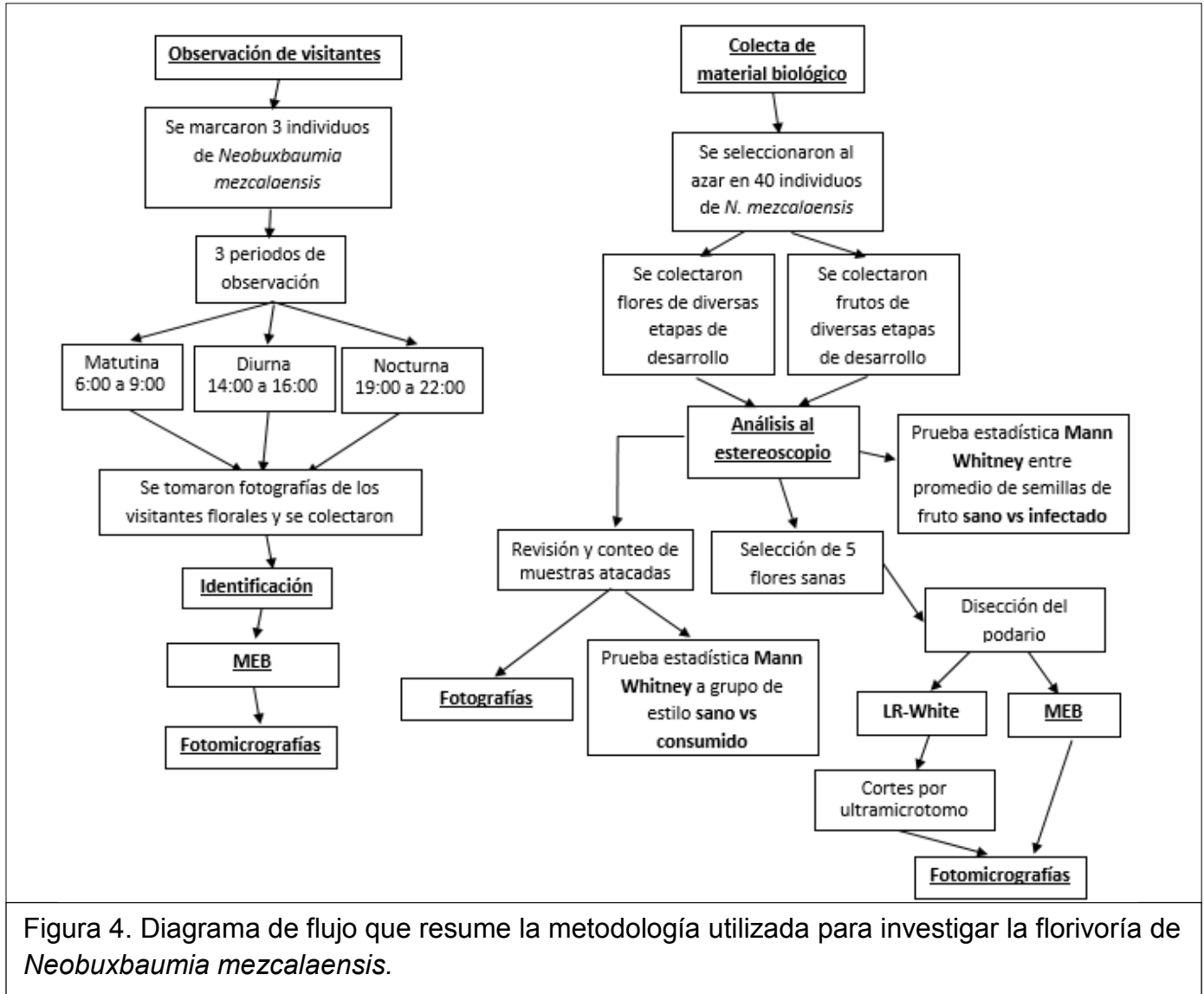


Figura 4. Diagrama de flujo que resume la metodología utilizada para investigar la florivoría de *Neobuxbaumia mezcalaensis*.

## RESULTADOS

### ➤ *Observación e identificación de visitantes florales*

#### Visitantes diurnos (12:00-14:00 h)

-Se observaron avispas, abejas, hemípteros, arañas, opiliones, moscas y hormigas. Las avispas y hemípteros solamente llegan al pericarpelo, se quedan en reposo y se marchan. Los opiliones y arañas solamente se quedaban en reposo

en la flor en espera de una presa. Las moscas llegan igualmente a la flor y se mueven activamente alrededor del pericarpelo.

También se observaron cuatro especies de hormigas que mordieron las flores; dos son hormigas carpinteras de la subfamilia Formicinae de diferente color, una roja (*Camponotus* sp.) y una negra (*Camponotus rubrithorax*) (Fig. 5A y B), las otras dos son la hormiga micófaga *Atta mexicana* y la hormiga acróbata *Crematogaster opaca*, ambas de la subfamilia Myrmicinae (Fig. 5C y D).

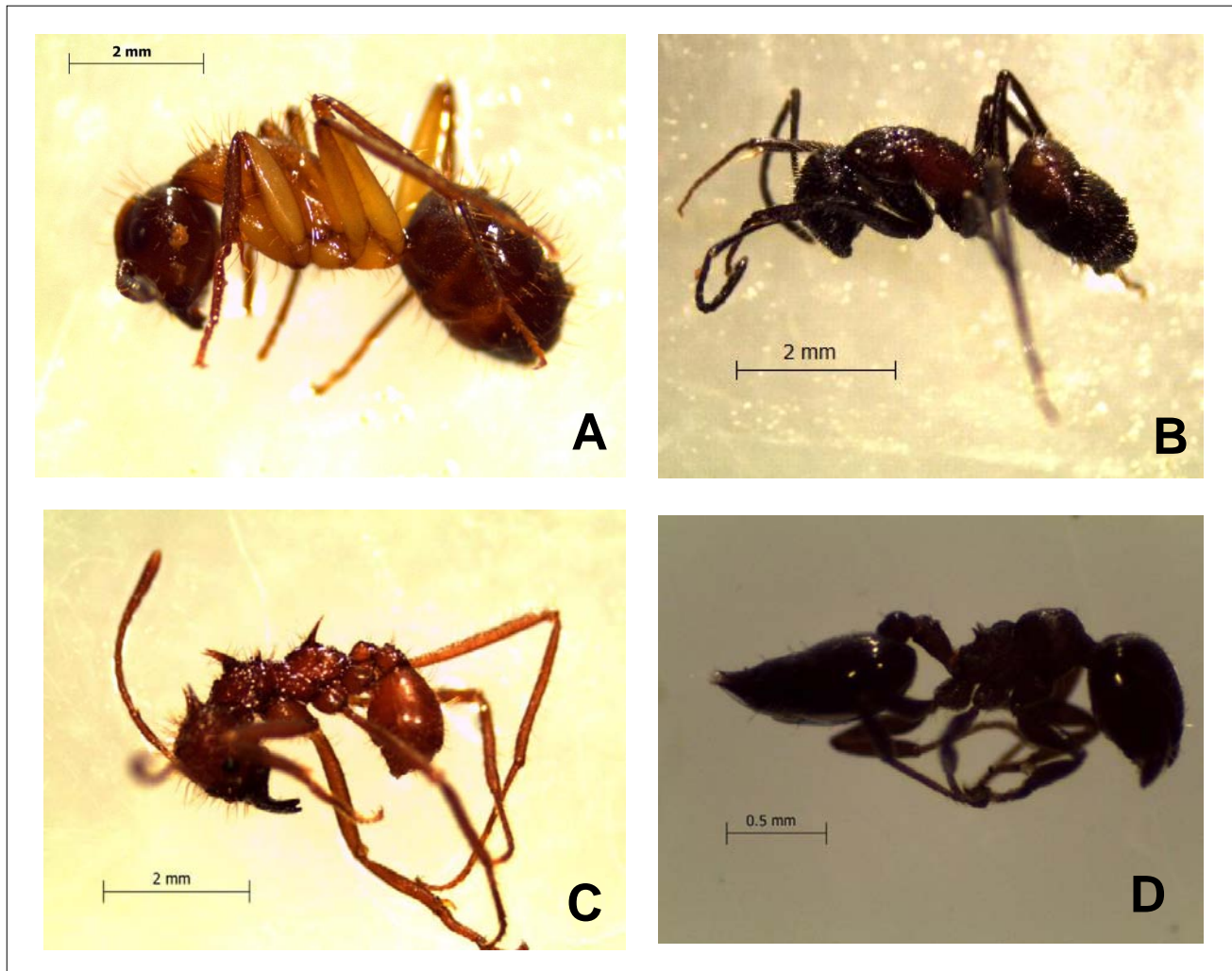


Figura 5. Hormigas florívoras de *N. mezcalaensis*. **A.** Hormiga carpintera roja *Camponotus* sp (Formicinae). **B.** Hormiga carpintera negra *Camponotus rubrithorax* (Formicinae). **C.** *Atta mexicana* (Myrmicinae). **D.** *Crematogaster opaca* (Myrmicinae).

Las hormigas recorren el tallo (Fig. 6A y B) formadas en línea, al encontrar en su camino flores o frutos de cualquier etapa, rodean la flor y comienzan a mordisquear el pericarpelo a nivel del ovario (Fig. 6C y D), lo cual se considera florivoría directa (en algunas ocasiones las hormigas ignoraron las flores o frutos, continuando su camino en busca de alimento). Se ha observado específicamente que las hormigas carpinteras negras (*C. rubrithorax*) al detenerse en las flores, comienzan a morder en grupo el pericarpelo (Fig. 6E) hasta consumir la flor casi completamente, incluyendo tépalos, estambres, polen, estilo, estigma y pericarpelo (Fig. 6F). Varias de las flores post-antesis (11.76%) y frutos inmaduros (11.65%) recolectados presentan signos de mordeduras (Fig. 6G) o fueron consumidos parcialmente los tépalos y los estambres (Fig. 6H), así como el estilo y el estigma, dejando un hoyo en el pericarpelo (Figs. 6I).

#### Visitantes nocturnos (19:00-22:00 h)

Se observaron sus principales polinizadores, los murciélagos que permanecen en la flor durante un corto tiempo (menor a 1 segundo), tiempo suficiente para consumir el néctar (no se identificó a las especies visitantes debido a su efímera estadía en la flor y la dificultad de buena observación durante la noche).

Sin embargo, se sabe que los murciélagos son sus principales polinizadores (Valiente-Banuet *et al.*, 1997; Valiente-Banuet, 2002).

Además se observaron polillas de la familia Pyralidae y las cuatro especies de hormigas florívoras descritas anteriormente (*Camponotus* sp., *C. rubrithorax*, *A. mexicana* y *C. opaca*). Las polillas reposan en el pericarpelo durante la antesis de



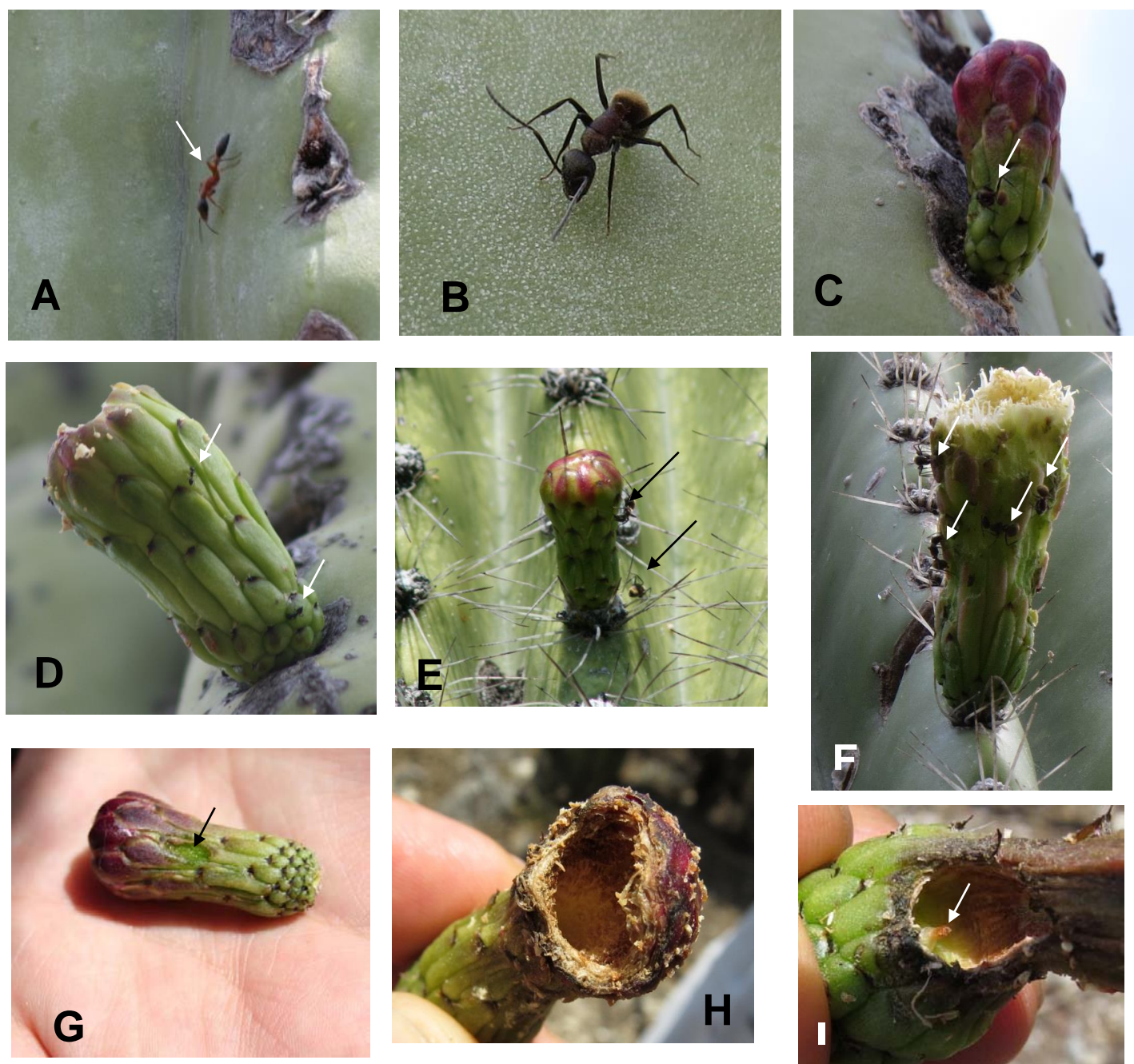


Figura 6. Actividades de hormigas florívoras y evidencia de florivoría. **A.** *Camponotus* sp recorriendo el tallo (flecha). **B.** *Camponotus rubrithorax* (flecha). **C.** *C. rubrithorax* mordisqueando el botón (flecha). **D.** *Crematogaster opaca* mordisqueando el botón (flechas). **E.** *C. rubrithorax* rodeando el botón (flechas). **F.** Flor parcialmente consumida por *C. rubrithorax*. **G.** Botón mordisqueado en el pericarpelo. **H.** Flor post-antesis con perianto parcialmente consumido. **I.** Hormigas *C. rubrithorax* (flechas) consumiendo una flor de *N. mezcalaensis*.

*N. mezcalaensis* (Fig. 7A) por 5 minutos o más. Las hormigas recorren todo el tallo de la planta (Fig. 7B y C), se detienen en las flores en anthesis y entran al interior de la flor para alimentarse del néctar y polen (Figs. 7D), se observó que la hormiga *A. mexicana* depreda botones florales en etapas muy tempranas del desarrollo (Fig. 7E) e inclusive se ha visto que depredan las flores y/o frutos caídos (Fig. 8).

#### Visitantes matinales (6:00-9:00 h)

Entre las 6:00 h y 9:00 h, los visitantes observados fueron abejas *Apis mellifera* y colibríes (*Cynanthus sordidus*). Las abejas (Figs. 9A-B) recolectaron el néctar entrando a la cámara nectarial de las flores aún abiertas y se impregnan de polen en su curbícula. Los colibríes (Figs. 9C-D) se acercan volando a la flor para succionar con su pico cónico al néctar y es muy probable que se le adhiera polen de *N. mezcalaensis*, aunque esto último no fue corroborado.



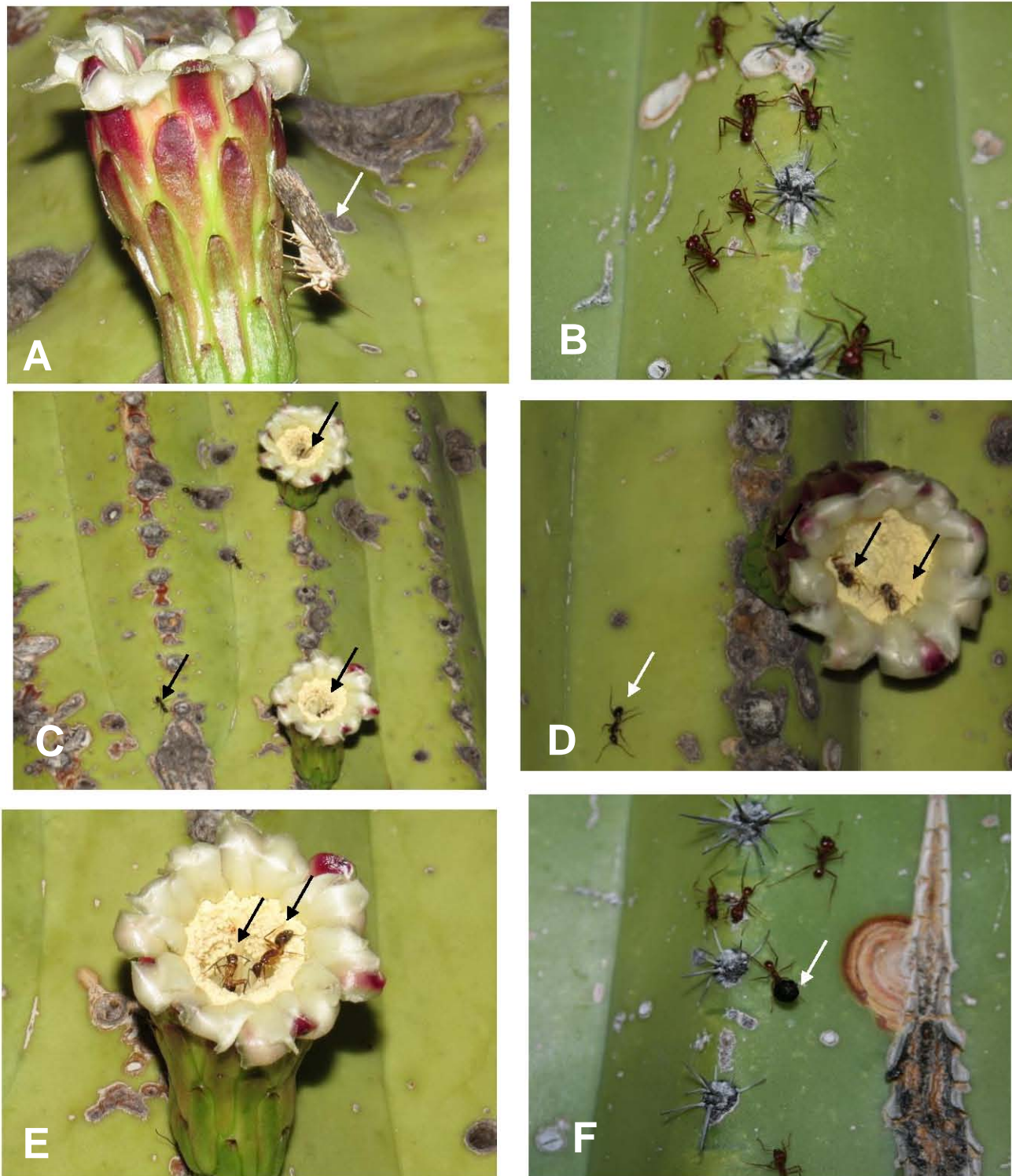


Figura 7. Visitantes florales nocturnos. **A.** Polilla de la familia Pylalidae reposando en el pericarpelo (flecha). **B.** *Atta mexicana* recorriendo el tallo de *N. mezcalaensis*. **C.** *Camponotus* sp. (flechas) recorriendo el tallo y alimentándose del polen de la flor de *N. mezcalaensis*. **D y E.** Hormigas *Camponotus* sp. (flechas) alimentándose del polen. **F.** *Atta mexicana* depredando botones.



Figura 8. Depredación de *Atta mexicana* a los flores y frutos caídos de *N. mezcalaensis*.

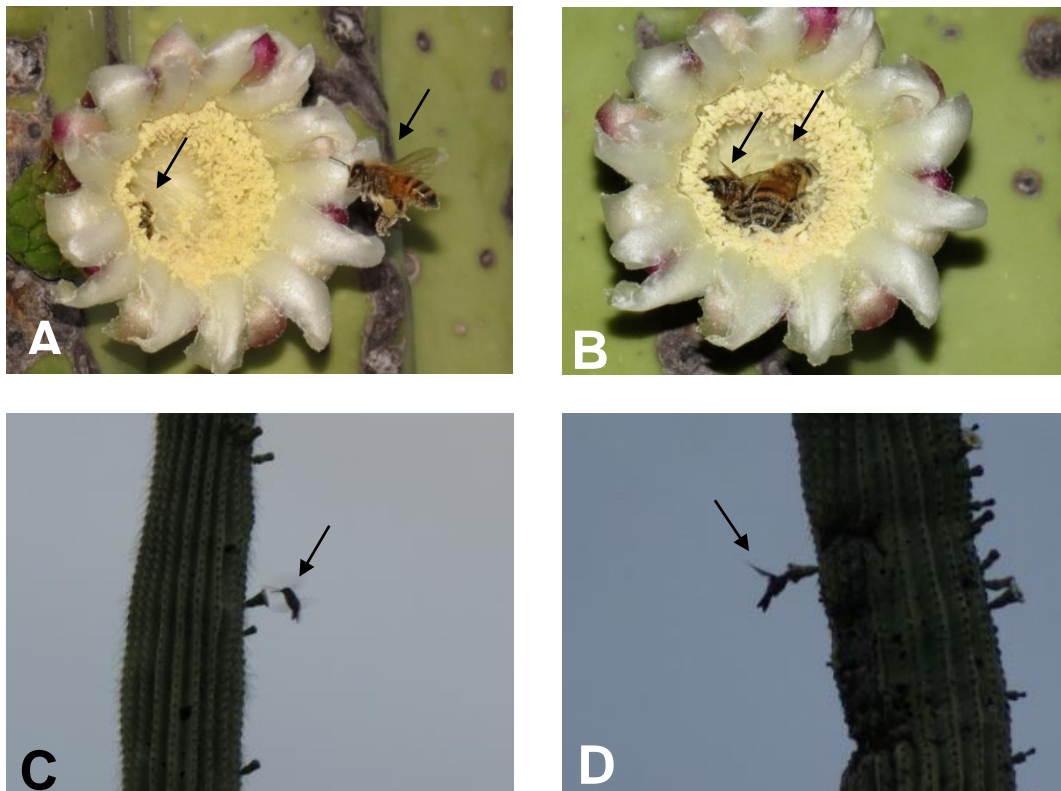


Figura 9. Visitantes matinales como polinizadores secundarios. **A.** Abejas (*Apis mellifera*) llegando a la flor (flechas). **B.** Abejas polinizando a la flor (flechas). **C.** Colibrí (*Cyanthus sordidus*) acercándose a la flor de *N. mezcalaensis* (flecha) **D.** Colibrí visitando (flecha).

➤ **Identificación de larvas florívoras**

Tanto en flores como en frutos inmaduros disectados se encontraron larvas del orden Diptera, suborden Brachycera, familia Muscidae (Figs.10). La larva es vermiforme, ápoda y con 12 segmentos (Fig. 11A); una cabeza (segmento I), seguido por los segmentos protorácico (segmento II), mesotorácico (segmento III) y metatorácico (segmento IV), seguido por ocho segmentos abdominales (segmentos V-XII). Los tegumentos de la larva son blanquecinos y de consistencia blanda, la cabeza (Figs. 10C-D) carece de cápsula encefálica y está invaginada al interior del tórax, presenta mandíbulas modificadas, papilas fotosensibles u ocelos, y estructuras quimiorreceptoras que en el futuro se desarrollarán en las antenas del adulto.

La larva presenta espiráculos anteriores y posteriores (Figs. 10B y 10F), que son pequeñas aberturas exteriores de las tráqueas usadas para el intercambio gaseoso. Las larvas de mosca respiran sólo por atrás en el primer estadio (o sea, a través de espiráculos posteriores), por atrás y adelante en los siguientes estadios larvales (Snodgrass, 1935).

Las proyecciones cuticulares que se muestran en forma anular en cada segmento (Fig. 10E) sirven para que la larva pueda desplazarse y engancharse a superficies planas, las ventosas (Fig. 10F) son estructuras adhesivas que se pegan o adhieren a las superficies haciendo el vacío, y sirve como fijación para la larva y que sea más complicado de remover.



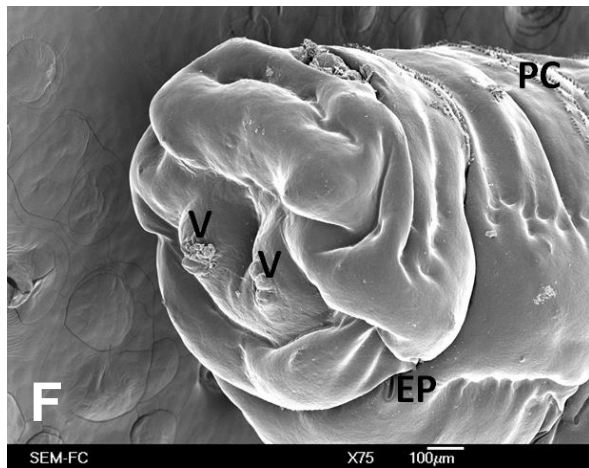
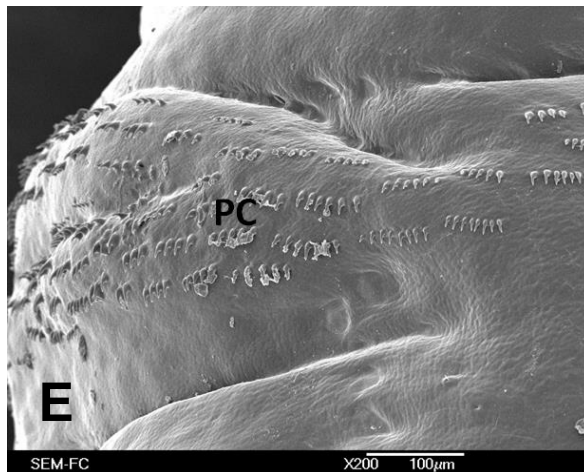
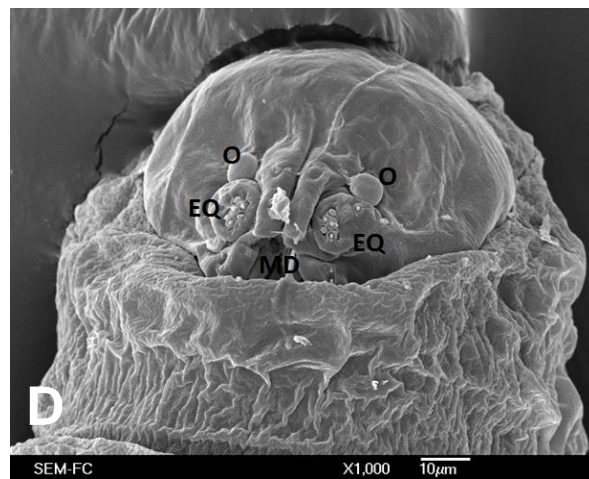
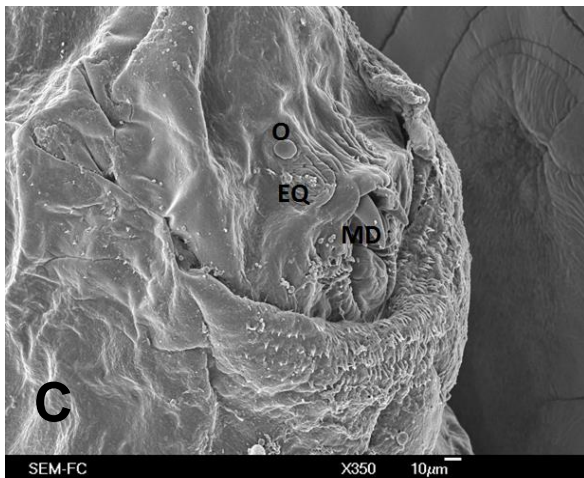
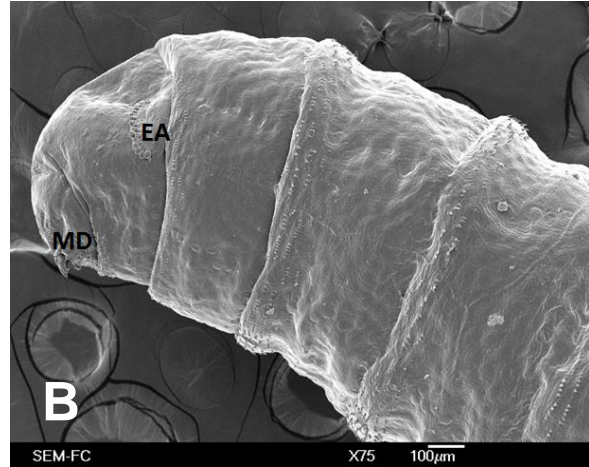
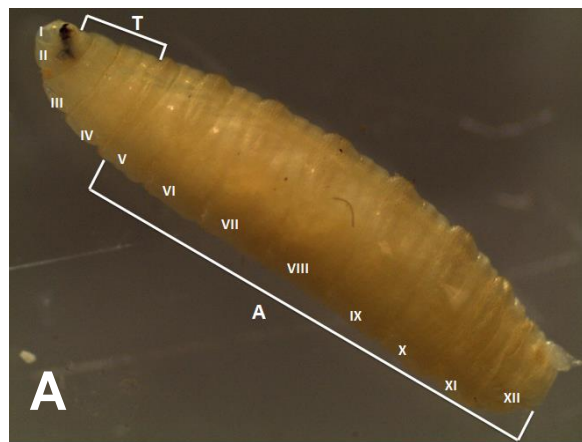


Figura 10. Larva del díptero que es ovipositada en flores de *N. mezcalaensis*. **A.** Exhibición de los segmentos corporales de la larva. Microfotografías: **B.** Vista del lado lateral de tórax. **C.** Acercamiento en fotomicrografía del lado lateral de la cabeza. **D.** Vista frontal de la cabeza. **E.** Acercamiento a la cutícula. **F.** Vista posterior de la larva. *Abdomen (A), Espiráculos Anteriores (EA), Espiráculos posteriores (EP), Estructuras quimiorreceptoras (EQ), Mandíbulas modificadas (MD), Ocelos (O), Proyecciones cuticulares (PC), Tórax (T), Ventosas (V).*

La larva múscida se puede alimentar del perianto, polen, anteras, filamentos, paredes del ovario, funículos y óvulos de las flores de *N. mezcalaensis* (Fig. 11).

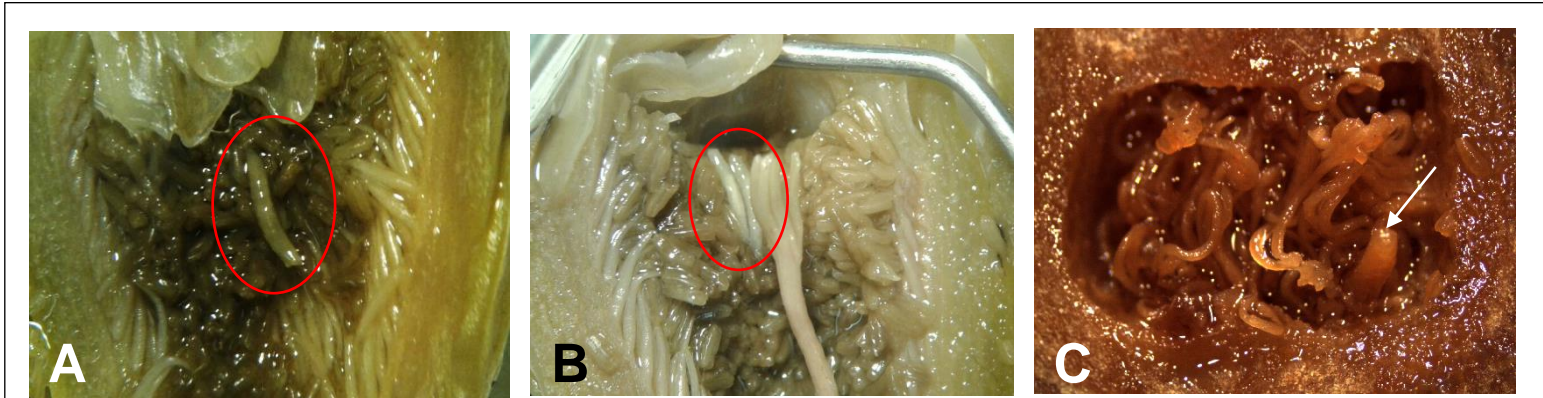


Figura 11. Localización de las larvas de dípteros en la flor en etapa post antesis. **A.** La larva se encuentra entre los estambres (círculo). **B.** Larvas entre los estambres y perianto (círculo). **C.** Larvas en el ovario (flecha).

También se encontraron larvas del orden Lepidoptera, familia Pyralidae (Fig.12) dentro de las flores post-antesis y frutos. Presentan cabeza bien definida con mandíbula, tórax con tres pares de patas y abdomen con cuatro pares de pseudotapas, la coloración del cuerpo es blanca, azul o roja.

Las etapas larvarias se desarrollan completamente dentro de las flores o frutos haciendo galerías para satisfacer sus requerimientos alimenticios, destruyendo completamente al fruto por dentro (tejidos blandos de las semillas y del endocarpio), además de favorecer la pudrición del fruto, al igual que las larvas múscidas. Son pocas las semillas que se salvan de ser depredadas por estas larvas.



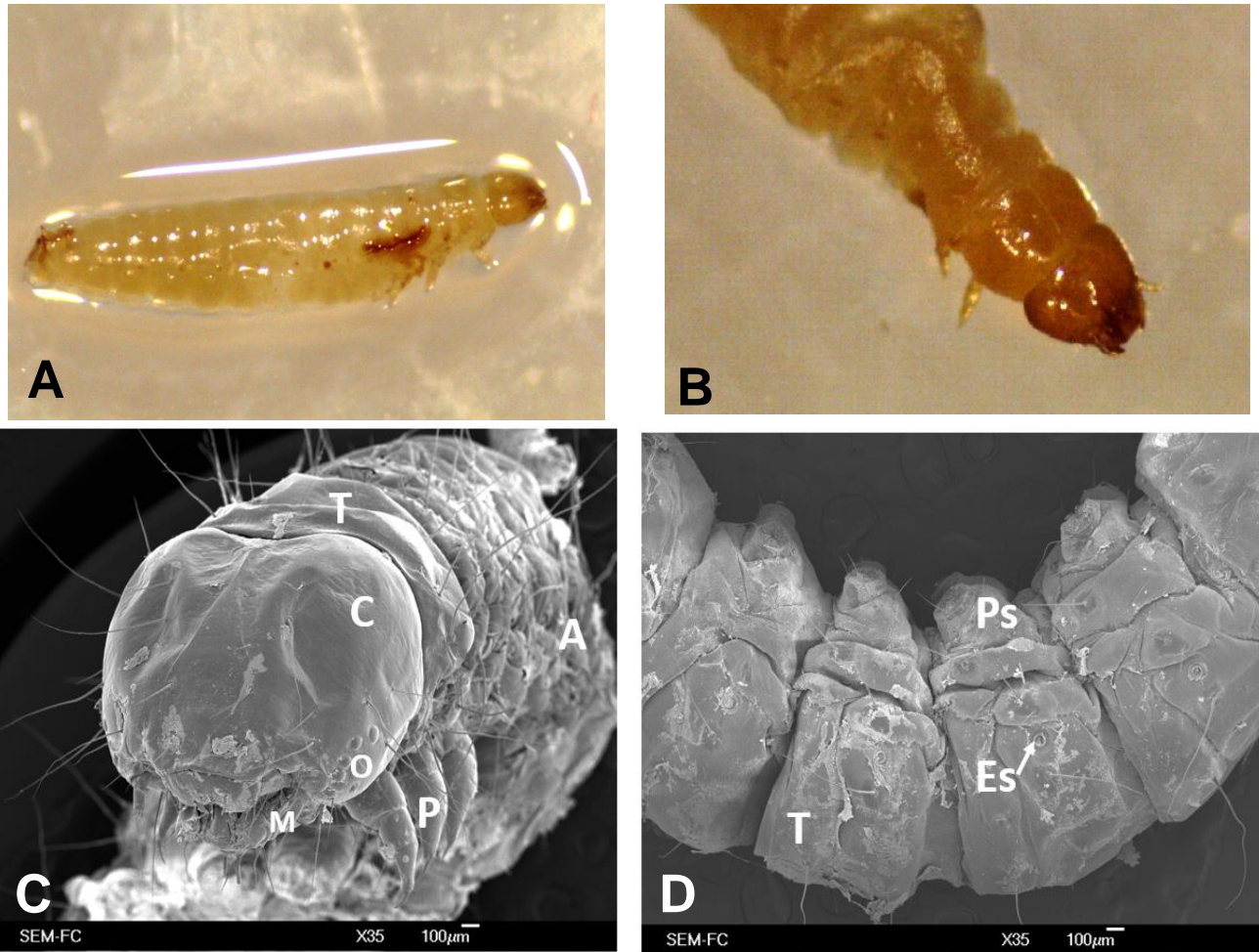


Figura 12. Larvas pertenecientes a la familia Pyralidae (Lepidoptera). **A.** Vista lateral de la larva. **B.** Acercamiento de la cabeza de la larva. **C.** Microfotografía de la cabeza. **D.** Microfotografía del abdomen. *Abdomen (A), Cabeza (C), Espiráculo (Es), Mandíbula (M), Ojos (O), Patas torácicas (P), Pseudopatas (Ps), Torax (T).*

➤ **Cuantificación de daño causado por florívoros**

-De 93 botones examinados sólo 6.45% presentan daños evidentes y externos causados por florívoros como mordeduras en el pericarpelo o el perianto. El 16.13% fue atacado por larvas dípteras presentes en el ovario o entre los tépalos. Casi todos los botones examinados presentan estilo y estigmas sanos (98.92%) indicando que en esta etapa no son atacadas estas estructuras reproductivas.

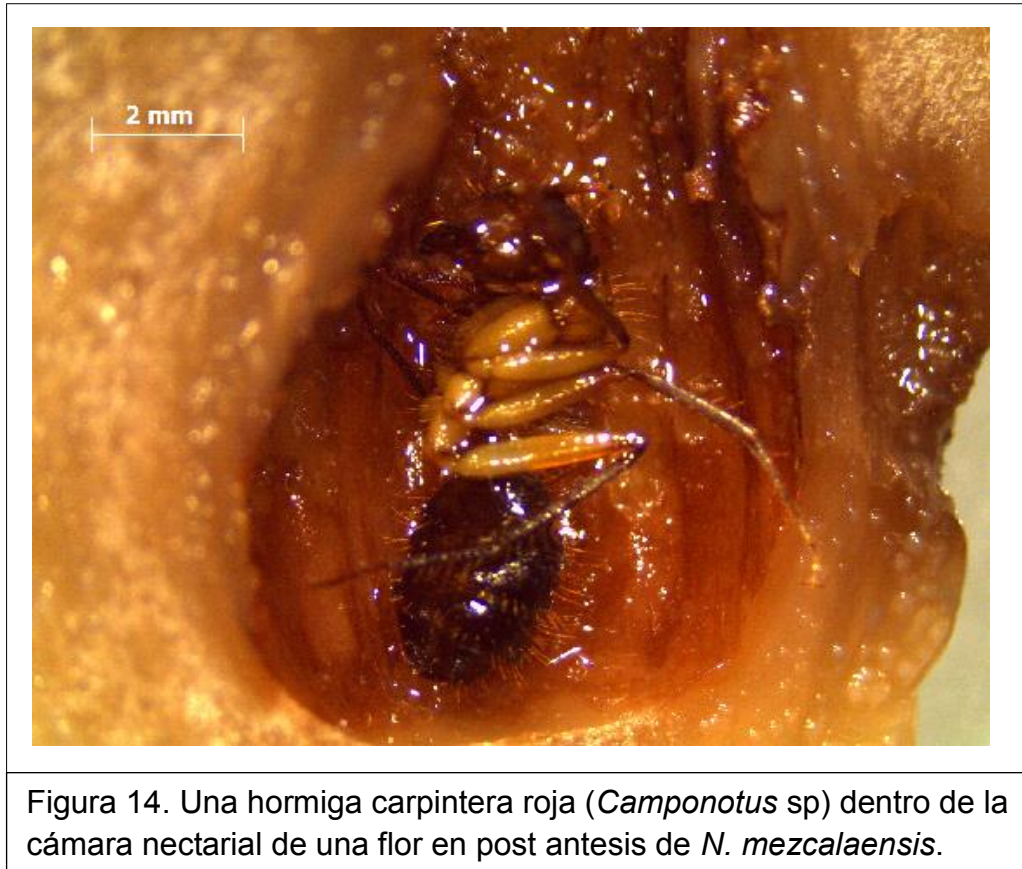
-De 57 flores en post-antesis, 11.76% presentan daños externos y evidentes causadas por florívoros (por ejemplo, parte de los tépalos han sido consumidos o el pericarpelo presenta agujeros), 42.86% presentan estilos y estigmas consumidos a diferentes alturas (Fig. 13). El promedio del estilo sano mide en longitud  $2.74 \pm 0.55$  cm ( $X \pm SD$ ), mientras que el estilo consumido mide  $1.16 \pm 0.82$  cm ( $X \pm SD$ ), las comparaciones entre ambos estilos indicaron diferencia significativa entre los promedios ( $U = 42, P < 0.0001$ ).



Figura 13. **A.** Apariencia de una flor con el estilo sano (flecha). **B.** Apariencia del estilo consumido (flecha), la pared de la cámara nectarial ha sido mordida por florívoros.

43.85% de las flores en post-antesis examinadas contó con presencia de larvas múscidas en diferentes lugares como entre los estambres, entre los tépalos, en la cámara nectarial y/o dentro del ovario. Otras muestras contenían florívoros como

la hormiga *Camponotus* sp. (5.26%) en la cámara nectarial (Fig. 14) y larvas de lepidóptero (familia Pyralidae) (5.26%), también en la cámara nectarial.



-Se examinaron 103 frutos inmaduros, 34.95% de las muestras fueron atacadas y solo 11.65% presentaban evidencias externas de florivoría. Se detectó la presencia de larvas múscidas (31.07%) en el ovario y larvas de lepidópteros (5.82%), estas últimas se encontraron entre los estambres y en la cámara nectarial. Ambos tipos de larvas realizan galerías dentro del fruto consumiendo la pared del ovario, funículos y óvulos (Fig.15A), o inclusive dejaron el ovario colapsado (Fig.15B). No se consideró el conteo de muestras con perianto atacado,



ni la medición del gineceo, puesto que no todas las muestras tenían el perianto disponible ni estructuras reproductoras disponibles en los frutos.

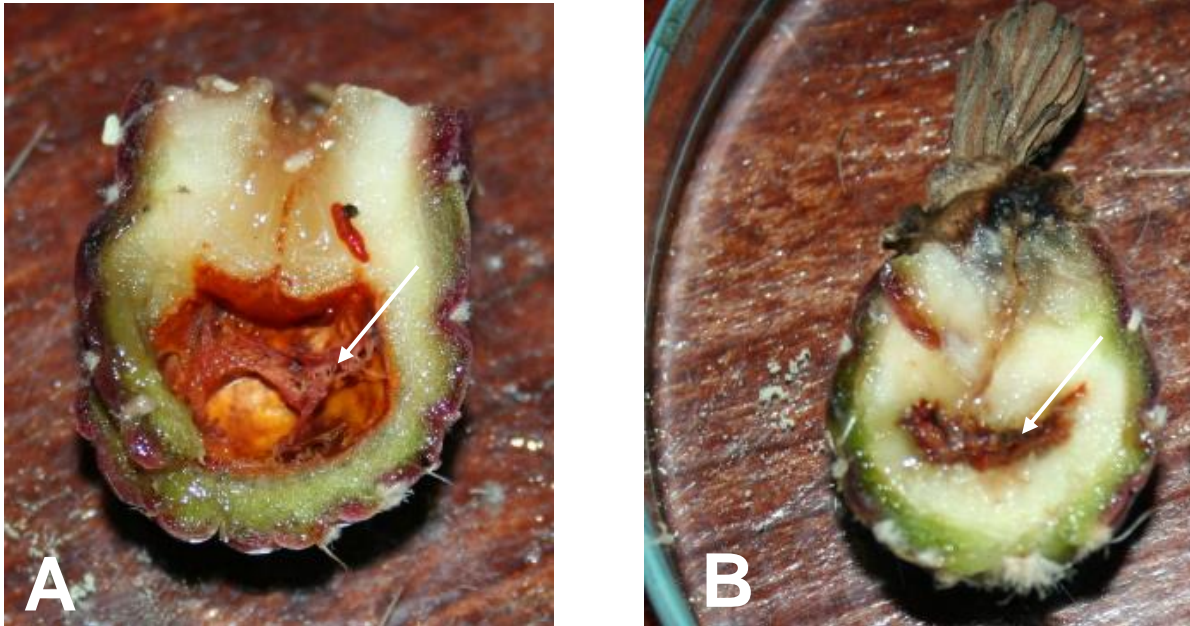


Figura 15. Apariencia del fruto inmaduro infestado **A**. Ovario con galerías hechas por larvas florívoras (flecha). **B**. Ovario colapsado (flecha).

-En la última etapa examinada perteneciente a los frutos maduros, se examinaron 86 muestras, de las cuales 32.56% fueron atacadas por florívoros. El porcentaje de larvas múscidas presentes en los frutos maduros examinados bajó a 1.94% y el de larvas pirálidas aumentó a 26.21% con respecto a la etapa anterior. No se encontraron hormigas ni en frutos inmaduros ni maduros.

Todas las mediciones anteriormente mencionadas se resumen en la Tabla 1.

Tabla 1. Conteo de Botones, Flores post antesis y frutos de *N. mezcalaensis*.

Estructura reproductiva	<i>n</i>	% Muestras sanas	% Signos externos de florivoría	% Muestras atacadas	% Larvas múscidas	% Larvas pirálidas	% Hormigas	% Estilo consumido
Botones	93	83.87	6.45	16.13	15.05	0	1.07	1.08
Flores Post antesis	57	50.88	11.76	49.12	43.85	5.26	5.26	48.86
Frutos inmaduros	103	65.05	11.65	34.95	31.07	5.82	0	X
Frutos maduros	86	67.44	18.6	32.56	1.94	26.21	0	X

En cuanto a la presencia de florívoros, en las primeras tres etapas (botón, post-antesis y fruto inmaduro) predomina la presencia de las larvas múscidas y en la última (fruto maduro) predominan las larvas pirálidas (Fig. 16). La presencia de hormigas es escasa debido a su actividad de continuo forrajeo, cambiando de flor a flor y recorriendo el tallo en busca de recursos con que alimentarse o llevar a su hormiguero, por esa razón casi no se encontraron hormigas en las muestras, mientras que las larvas múscidas y pirálidas se quedan dentro de la flor durante en la mayor parte de su desarrollo.

Al comparar los resultados de cuantificación en las diferentes etapas de desarrollo de la flor en *N. mezcalaensis* (Tabla 1) se encontraron diferencias en el porcentaje de ataques y presencia de florívoros según la etapa en que se encuentre la flor.

Hay que aclarar que se estimó el porcentaje en dos tipos de ataques; el ataque externo se constata con signos visibles de florivoría a simple vista, como el consumo total o parcial de los tépalos o mordeduras al pericarpelo. El ataque interno consiste en su mayoría de la presencia de larvas múscidas o pirálidas

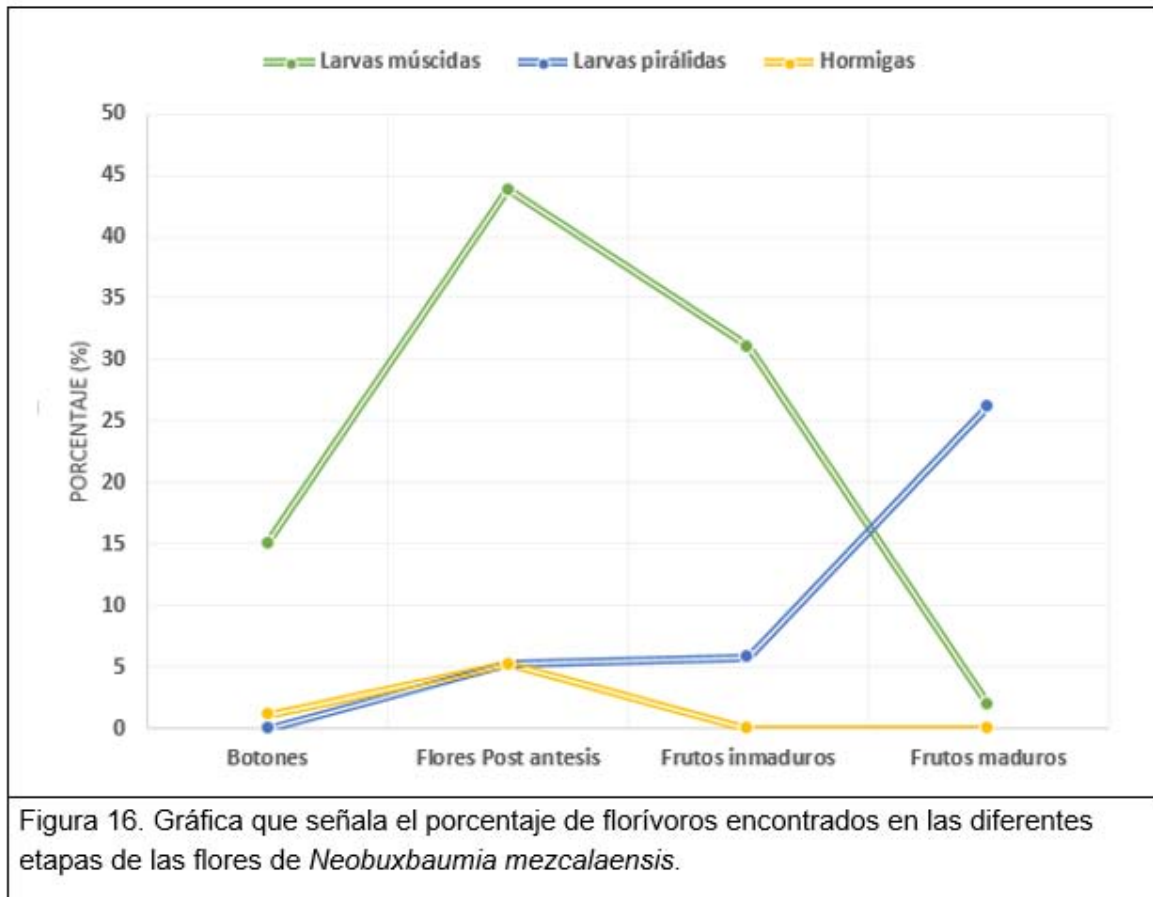
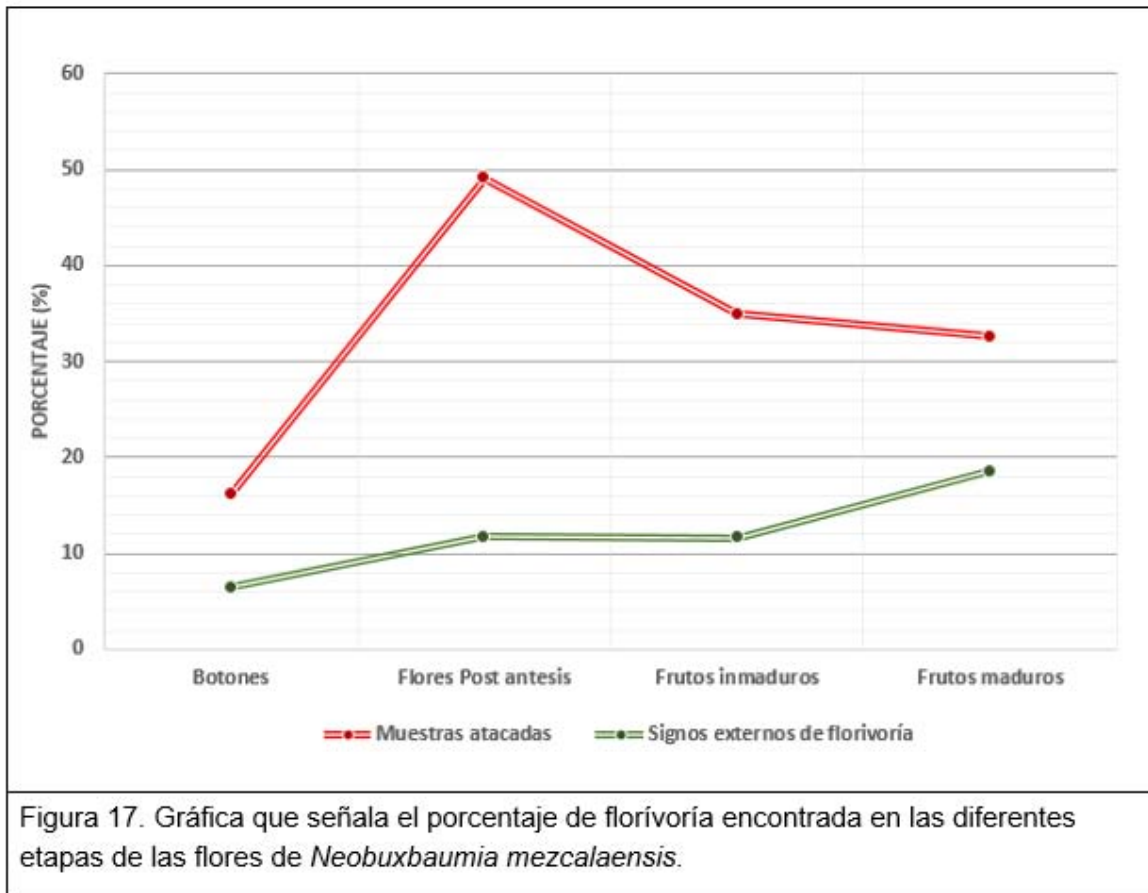


Figura 16. Gráfica que señala el porcentaje de florívoros encontrados en las diferentes etapas de las flores de *Neobuxbaumia mezcalaensis*.

dentro de la flor, consumo de los estambres o gineceo e inclusive mordeduras en la cámara nectarial. Estos últimos ataques no son visibles externamente y solamente se detecta al examinar minuciosamente con corte longitudinal y bajo microscopio esteroscópico.

El porcentaje de signos externos de florivoría siempre es menor al daño real ocasionado a la flor por los florívoros (ataques internos y externos) (Fig. 17), siendo la etapa más atacada la de flor en postantesis, pudiendo inferir que la mayoría de los ataques se dan a partir de la antesis floral. No obstante, en todas las etapas florales sufren consistentemente de daño alguno por florívoros.





En las muestras donde se observan parte del pericarpelo o perianto mordisqueados se deben en su mayoría a ataques por parte de las hormigas florívoras, se ha observado en campo a *C. rubrithorax* y *C. opaca* mordisqueando a los botones. Se desconoce el porcentaje de botones depredados por *A. mexicana*.

Con respecto a las larvas múscidas, la mayoría se concentra entre los tépalos y en el ovario midiendo entre 0.1-0.2 cm, considerándose como el estadio más pequeño. ¿Cómo entran las larvas a la flor? ¿Cómo salen de la flor o el fruto? Las respuestas dependen de las etapas florales en que fueron ovopositadas.

-Si las larvas son ovopositadas en la etapa de botón floral: se sugiere que la hembra de la mosca ovoposita en la superficie del perianto para que las larvas puedan entrar al botón haciendo agujeros a través de los tépalos para poder llegar a los estambres, o también la hembra podría ovopositar en la parte externa del pericarpelo en botones muy pequeños (de aproximadamente 0.5 cm), caracterizados por ser muy blandos y entonces las pequeñas larvas aprovecharían lo blando del botón para perforar el tejido y así entrar al ovario. Estas pequeñas larvas pueden llegar a los estambres o incluso a la cámara nectarial. Al ocurrir la antesis, las larvas ya más grandes y en estadios más avanzados de su desarrollo, pueden ser dispersadas por el movimiento de los tépalos al abrir la flor (si se encontraban entre los tépalos al ocurrir la antesis) o pueden salir por su cuenta al ser exhibidas a un ambiente diferente debido a la apertura floral.

-En la etapa post-antesis: Supuestamente la hembra de la mosca entra a la cámara nectarial atraída por el néctar secretado, donde ovoposita en la base del gineceo. Entonces al eclosionar las larvas llegan mediante túneles elaborados en el ovario, posteriormente las larvas consumen los óvulos, funículos y paredes del ovario, desarrollándose durante la transición de la etapa post-antesis hasta fruto maduro. En esta última etapa, las larvas emergen gracias a la dehiscencia o bien, pueden salir mediante túneles elaborados, para caer al suelo en busca de lugar para pupar.

La etapa de desarrollo preferida para ser ovopositada por larvas pirálidas es el fruto (tanto inmaduro como maduro). El daño inicial en el fruto es casi

imperceptible y hasta tiempo después adquiere una coloración morada oscura, producto de la infestación por larvas pirálidas que realizan galerías dentro del fruto para su alimentación y a su vez dejan excretas de forma viscosa. Al último, el fruto se desprende de la planta, (Fig. 18) y entonces las larvas lo abandonan para buscar un ambiente favorable donde pupar, por ejemplo; enterrándose en el suelo o debajo de alguna planta. También se notó que los frutos infestados despiden un olor desagradable.



Figura 18. Fruto caído de *Neobuxbaumia mezcalaensis* con galerías, producto de las larvas pirálidas.

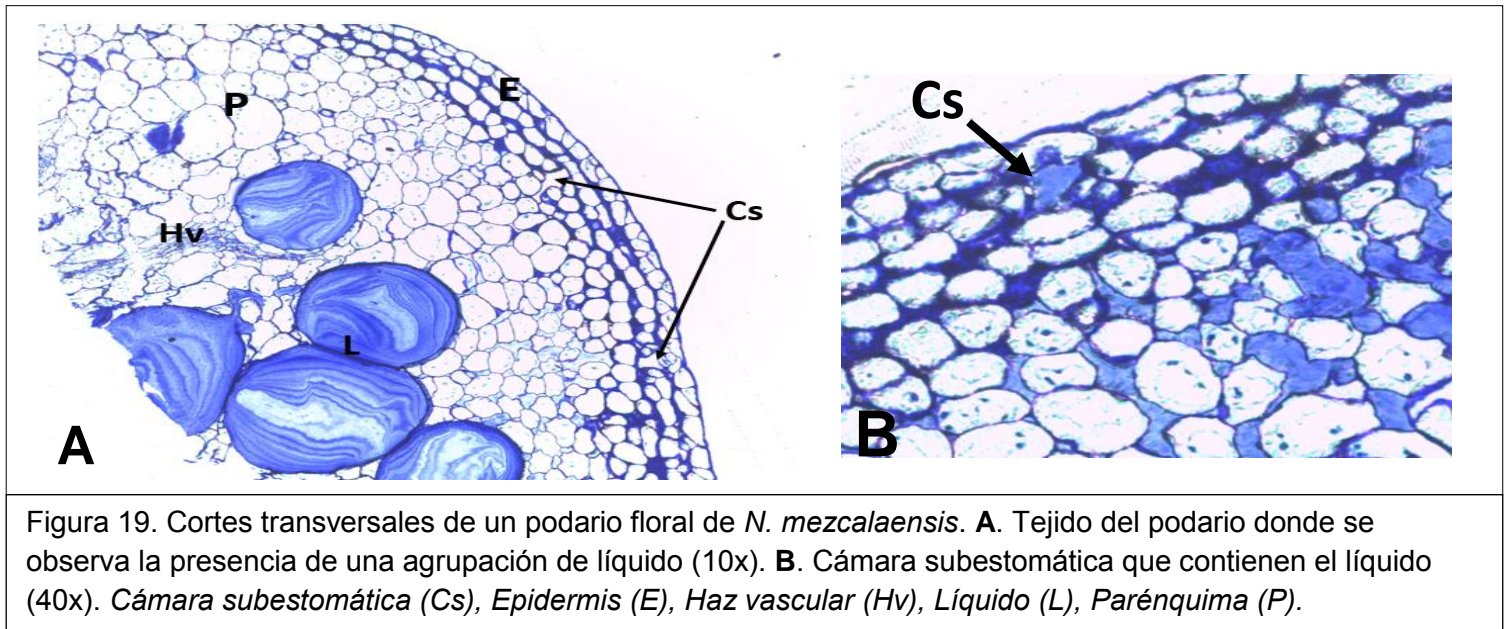
#### ➤ **Cuantificación de florivoría directa**

En los dos grupos separados de frutos sanos vs infectados, se obtuvo el promedio del número de semillas, el cual fue de  $183.67 \pm 95.88$  semillas ( $X \pm SD$ ) por fruto sano y  $10.33 \pm 38.93$  semillas por fruto infectado. Las comparaciones entre ambos

grupos indicaron diferencias significativas entre los promedios ( $U= 2.50$ ,  $P<0.0001$ ). Muchos frutos infectados estaban totalmente colapsados o presentan galerías hechas por larvas múscidas o pirálidas sin dejar que una semilla logre desarrollarse. Uno de cada cuatro frutos (1:3) de *N. mezcalaensis* es atacados por las larvas florívoras, causando una reducción de hasta 23.59% en el número de semillas en la población. Cabe aclarar que mientras más se tarde en ovopositar e infectar las hembras de la familia Pyralidae al fruto, mayor número de semillas logran sobrevivir y desarrollarse. Por ejemplo, en un fruto maduro fue infectado por larvas pirálidas sobrevivieron 151 semillas, en otro caso solamente lograron sobrevivir cuatro semillas.

➤ ***Podarios extraflorales***

En los cortes se encontró la presencia de células de la epidermis, colénquima, células con espacios intercelulares grandes, la presencia de mucílago (Mauseth, 1988) y estomas con sus respectivas cámaras subestomáticas (Fig. 19). Los estomas observados no presentan características anatómicas de un estoma nectarífero, como estar conectados al sistema vascular de la planta. Se han encontrado algunas cámaras subestomáticas llenas de mucílago (Fig. 19B), su origen probablemente se debe al rompimiento de las células mucilaginosas en tejidos internos de la flor, y entonces atraviesa los espacios intercelulares para finalmente salir a través del estoma.



Las microfotografías señalan la presencia de estomas en la superficie del podario, específicamente debajo de la escama (Fig. 20A). Algunos se encuentran abiertos y otros cerrados, por lo que se descarta que sean estomas modificados. Un acercamiento a los estomas se alcanza a percibir que secretan algún líquido que cubre el área alrededor de estos, probablemente este líquido es mucílago, ya que es común encontrarla en cactus (Mauseth, 1988) (Fig. 20B). De acuerdo con las evidencias anteriores, no se detectó la presencia de nectarios extraflorales que atraigan a los visitantes florales de *N. mezcalaensis*.



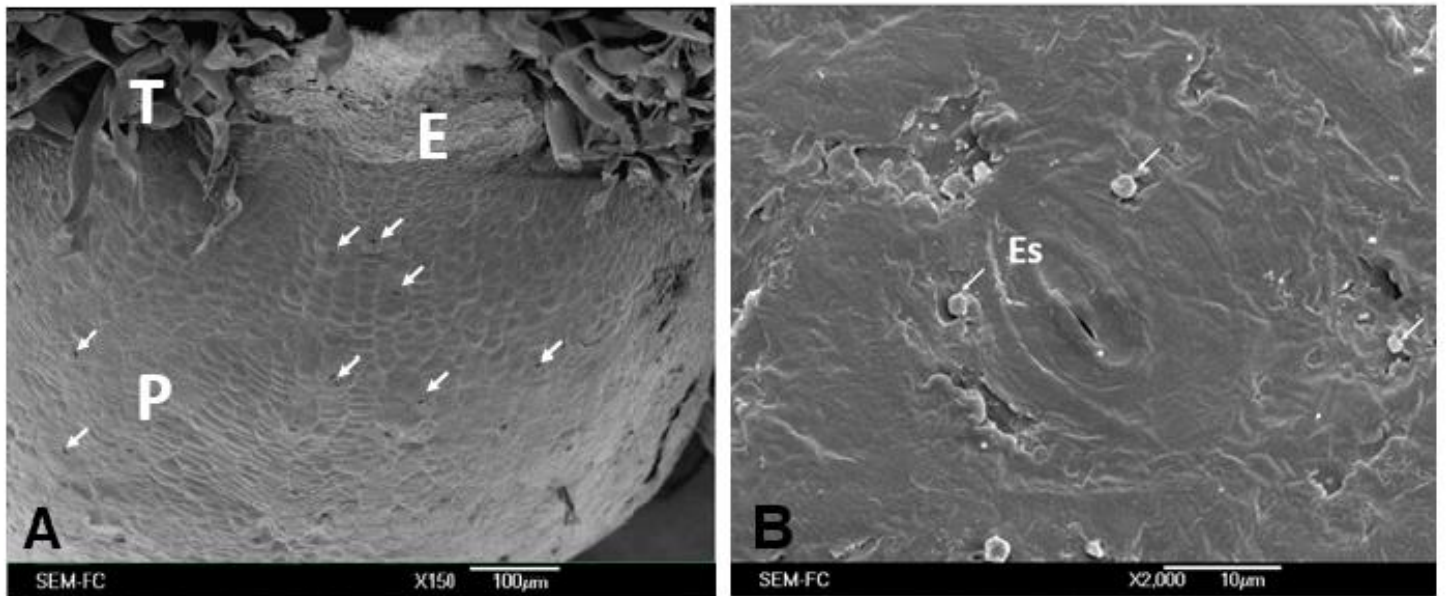


Figura 20. Microfotografías de un podario floral de *N. mezcalaensis*. **A.** Superficie del podario donde se observan estomas (flechas). **B.** Acercamiento a un estoma cerrado cuya superficie alrededor se observa una capa de líquido y cristales (flechas). Escama (E), Estoma (Es), Podario (P), Tricomas (T).

## DISCUSIÓN

### *Visitantes florales*

De todos los visitantes florales, las hormigas *Atta mexicana* (Myrmicinae), *Camponotus* sp. (Formicinae), *Camponotus rubrithorax* (Formicinae) y *Crematogaster opaca* (Myrmicinae) se registran en esta investigación como florívoras de *N. mezcalaensis*, ya que las flores no son el único alimento que consumen en los sitios estudiados de la Reserva de la Biósfera Tehuacán-Cuicatlán. Se sabe que las especies de *Camponotus* presentes en el Valle de Tehuacán son forrajeras generalistas (incluyendo a *Camponotus* sp. y *C. rubrithorax*), conocidas por aprovechar un espectro amplio de alimentos (heces,

cadáveres de artrópodos, semillas, exudados de plantas y animales) que están disponibles en cualquier época del año (Whitford, 1978; Kaspary, 2006; Rios-Casanova *et al.*, 2004) y las flores de *N. mezcalaensis* florecen y están disponibles de abril a junio (Arias-Montes *et al.*, 1997; Esparza y Valverde, 2002). Rios-Casanova *et al.* (2004) relatan que *A. mexicana* tiene hábito alimenticio micófago, colectando también un espectro amplio de alimentos elegidos de manera específica para ser transportados al nido y ser usados en el mantenimiento y cultivo de un hongo, del cual se alimentan. Inclusive esta hormiga tiene antecedentes de florivoría en *Neobuxbaumia macrochepala*, residente también del Valle de Tehuacán al igual que *N. mezcalaensis*, consumiendo total o parcialmente sus flores (Rios, 2009).

Específicamente, se ha observado que la hormiga carpintera roja (*Camponotus* sp.) se adentra a las flores durante la antesis para consumir el polen. Algunas hormigas quedan atrapadas dentro de la flor al acabar su periodo de antesis. Se ha encontrado a *Camponotus* sp. dentro de la cámara nectarial en flores post-antesis durante la revisión del material disectado, dejando las paredes de la cámara mordidas y el estilo consumido. Por lo tanto, en esta investigación se comprobó que *Camponotus* sp. es el único organismo que consume el estilo de *N. mezcalaensis*, provocando que algunas flores adquieran una apariencia masculina, mientras que las que no sufren daño sean reconocidas como bisexuales. Posiblemente estos morfos florales sirvieron para proponer erróneamente a *N. mezcalaensis* como androdioica en la publicación de Valiente-

Banuet *et al.* (1997). Posteriormente el estudio embriológico de Gómez (2010) demostró que *N. mezcalaensis* de la Reserva de la Biósfera Tehuacán-Cuicatlán no es androdioica, sino hermafrodita y en el presente estudio se muestran las causas de la afectación en las funciones sexuales.

No se sabe el impacto de la depredación de las partes femeninas de *N. mezcalaensis* que son polinizadas, es decir, si realmente el consumo de estas estructuras impiden la fecundación. En el estudio de Gómez (2010) se ejemplifica que las flores (consideradas en este estudio como flor en etapa post-antesis) con el estilo y estigma consumido que gracias a la prueba de azul de anilina, se observa que los tubos polínicos si alcanzaron a llegar al ovario.

No se observó la presencia de otros visitantes florales como la polilla *Eumorpha anchemolus* o la abeja *Trigona* sp, descritos anteriormente por Valiente-Banuet *et al.* (1997).

Valiente-Banuet (2002) y Valiente-Banuet *et al.* (1997) describen que murciélagos nectarívoros como *Leptonycteris curasoae*, *L. nivalis* y *Choeronycteris mexicana* visitan a las flores de *N. mezcalaensis* y son sus polinizadores primarios, esto implica que la polinización tiene beneficios mutuos; el murciélago se alimenta del polen y néctar que producen las flores de la especie con una aproximada producción nocturna de 0.51 mL de néctar (Valiente-Banuet *et al.*, 1997), al dirigirse a otra flor a repetir su actividad de restregar su cabeza (ahora repleta de



polen) y haciendo contacto con el estigma, provocando así la polinización cruzada de forma natural. Hay casos de *L. curasoae* y *Glossophaga longoristris* se alimentan y asimilan hasta 70% de polen cuando visitan las flores de cactáceas columnares (Muñoz-Romo *et al.*, 2003). De acuerdo con lo anterior se infiere que esos murciélagos son polinívoros de *N. mezcalaensis*. También se ha descrito que estos animales son los principales dispersores de semillas en *N. macrocephala* y *N. tetetzo* (Godínez-Álvarez y Valiente-Banuet, 1998; Godínez-Alvarez *et al.*, 1999; Godínez-Alvarez y Valiente-Banuet, 2000; Godínez-Alvarez *et al.*, 2002; Rojas y Salinas, 2002; Rios, 2009). Estas tres cactáceas comparten algunos polinizadores y dispersores de semillas ya que tienen una biología reproductiva similar como especies hermanas y coexisten en el Valle de Tehuacán (Valiente-Banuet *et al.* 1997; Valiente-Banuet, 2002) aunando la evidencia de híbridos entre *N. macrocephala* y *N. mezcalaensis* (Alejos, 2006; Rios, 2009).

En cuanto a las larvas de moscas de la familia Muscidae, son insectos que atraviesan por los estadios de huevo, larva, pupa y adulto (holometábolos), y en esta investigación se demuestra que durante la floración de *N. mezcalaensis*, la mosca múscida ovoposita sincrónicamente en flores y frutos inmaduros para que su etapa larvaria se desarrolle dentro de los mismos, y según lo observado el sitio de ovoposición puede variar dependiendo de la etapa de desarrollo en que se encuentre la flor o el fruto. Por lo tanto, estas moscas son florívoras durante la etapa larvaria al ser ovopositadas en flores y frutos inmaduros de *N. mezcalaensis*. Cabe aclarar que el daño realizado por las larvas múscidas en las

flores y frutos de *N. mezcalaensis* son imperceptibles, no se nota cambio de coloración ni el fruto cae al suelo tras llevar tiempo infectado.

La familia Pyralidae (Lepidoptera) es una de las principales plagas en los cultivos de algunas solanáceas en Centroamérica y Sudamérica, provoca pérdidas enormes a los agricultores (hasta 60%) ya que la presencia de larvas en los cultivos resulta un impedimento para la exportación y comercialización de los frutos de algunas especies de *Solanum* (*S. quitoense* y *S. melongena*) (Solanaceae) por restricciones sanitarias (Paredes *et al.*, 2010). También es una de las principales plagas que se alimentan de cactáceas junto a la familia Cerambycidae (Coleoptera), siendo Pyralidae la más numerosa con 58 especies y se distribuyen tanto en Norteamérica como en Sudamérica (Zimmerman y Granata, 2002). Una especie bien representada de Pyralidae, es *Cactoblastis cactorum*, nativa de Sudamérica y es caracterizada como plaga en expansión por ser invasora de zonas agrícolas, fue introducida en otros países para ser usada como control biológico del género *Opuntia* (Zimmerman *et al.*, 2000). Las larvas de *C. cactorum* han afectado de forma severa a las poblaciones de *O. triacantha* y *O. stricta* al consumir de forma interna los tejidos, flores y frutos del nopal (Zimmerman *et al.*, 2010). El peligro de la introducción de *C. cactorum* radica en la ausencia de depredadores o parasitoides que lo controlen, como *Apanteles alexanderi* (Braconidae) y otros parasitoides nativos de Sudamérica (Zimmerman *et al.*, 1979).

Se sabe por estudios agronómicos que la hembra pirálida ovoposita en flores cerradas o abiertas y en frutos pequeños de solanáceas, donde se desarrolla hasta que el fruto alcanza su mayor tamaño, y entonces el fruto se desprende cayendo al suelo, donde días después las larvas en su último estadio salen del fruto para pupar en la hojarasca del suelo (Asaquibay *et al.*, 2009). Cabe resaltar que los túneles hechos por estas larvas en los frutos son casi imperceptibles al inicio de la infestación, lo cual dificulta su detección, monitoreo y control (Espinoza, 2008). Cabe mencionar que las observaciones sobre las actividades larvarias coinciden con las actividades de larvas pirálidas en las flores post-antesis y frutos de *N. mezcalaensis*.

Nájera (2010) reporta que hace tiempo los pobladores de Zapotitlán Salinas, Puebla colectan botones florales de *N. tetetzo* para consumo humano como guiso local y permanecen en buen estado hasta cinco días, pero algunos frutos se pudren más rápidamente y adquieren una coloración morada, lo cual atribuyen a la presencia de un gusano barrenador, cuya identidad muy probablemente sea la larva de la familia Pyralidae reportada en esta investigación. También se reportan ataques por larvas pirálidas en la especie hermana *N. macrocephala*, que causan una reducción del 45% de las semillas disponibles para la dispersión (Rios, 2009).

#### ➤ **Cuantificación de florivoría**

La florivoría directa que repercute en la población de *N. mezcalaensis* es de 23.59%, ocasionado por larvas pirálidas y dípteras. Comparándolos con otros

trabajos de florivoría de cactáceas en México descritos en la introducción, el porcentaje oscila entre 7%-45% provocados por otros florívoros (Ríos, 2009; Piña *et al.*, 2010; Álvarez-Lagunas *et al.*, 2011; Matías-Palafox *et al.*, 2011; Martínez-Peralta y Mandujano, 2012; López, 2013; Mandujano *et al.*, 2013; Cárdenas, 2015), pero en otras familias de plantas el porcentaje llega a ser más alto (Paulino y Chaves, 2006; Botto-Mahan *et al.*, 2011; Ruane *et al.*, 2014).

El caso más parecido de florivoría directa al de esta investigación, es el de *N. macrocephala* con una reducción de 45% de semillas listas para dispersión, ocasionadas por larvas pirálidas (Ríos, 2009). Esta diferencia de porcentaje probablemente se deba a que *N. mezcalaensis* produce mucho más flores que su especie hermana (se ha contado que un individuo de *N. mezcalaensis* tiene 130 flores) y la diferente ubicación de las flores; *N. mezcalaensis* las produce a lo largo de todo el tallo y *N. macrocephala* en la parte terminal de las ramas y distribuidas en forma de corona.

Los florívoros y frugívoros descritos en esta investigación podrían afectar también a *N. tetetzo* y *N. macrocephala* cuya impacto no ha sido investigado detalladamente. Por ejemplo, la hormiga acróbata *Crematogaster opaca* depreda las semillas de *N. macrocephala* que están en el suelo, impidiendo que se establezcan y germinen para continuar su desarrollo (Godínez-Alvarez y Valiente-Banuet, 2004). Otro caso es el descrito por Nájera (2010), donde larvas pirálidas infestan los botones de *N. tetetzo* provocando una coloración morada, sin saber el

porcentaje de flores infestadas. También se considera que estos florívoros pueden consumir flores de otras familias de plantas residentes del Valle de Tehuacán.

Se han reportado a otros organismos que también consumen las flores, frutos o semillas de *N. tetetzo*, como hormigas (*Pogonomyrmex* sp), escarabajos o aves como *Carpodacus mexicanus*, *Melanerpes hypopolius*, *Zenaida asiática*, *Ara militaris* o *Haemorhous mexicanus*. Estas últimas también son consideradas como florívoras y frugívoras de *N. tetetzo* (Contreras, 2015) mientras tanto *Pogonomyrmex* sp. y otras aves depredan las semillas caídas (Godínez-Álvarez *et al.*, 2002). Estos hechos no fueron observados en las temporadas reproductivas de *N. mezcalaensis* en este estudio.

Se sabe que las flores y botones de *N. mezcalaensis*, al igual que las de *N. tetetzo* son colectadas por personas residentes de Zapotitlán Salinas y San Juan Raya para ser usadas como alimento en casas o restaurantes como comida típica, se desconoce el porcentaje de depredación de las flores y botones por los residentes y de qué manera afecta a la reproducción de las especies de *Neobuxbaumia* del Valle de Tehuacán.

#### ➤ **Nectarios extraflorales**

Una de las funciones de los nectarios extraflorales es atraer a los visitantes para disminuir los ataques por florívoros o herbívoros, consecuentemente reduce la depredación de las flores o tejidos reproductivos y aumentan la producción de

frutos (Oliveira *et al.*, 1999). También puede establecer relaciones mutualistas con insectos que las protejan de depredadores, como sucede en *Neoraimondia arequipensis* ssp. *roseiflora* (Cactaceae) donde los botones y flores son forrajeadas por hormigas del género *Camponotus*, éstas adquieren un comportamiento agresivo frente a la visita de otros insectos, incluyendo a sus polinizadores como lo son las abejas, moscas y colibríes (dicho comportamiento consistió en la persecución de éstos hasta alejarse de la flor). En cambio, las flores de *N. arequipensis* tienen cámara nectarífera estéril (no produce ningún líquido que pueda atraer a la hormiga), pero externamente los botones exudan numerosas gotas dulces que ante la ausencia de la hormiga, se cristalizaban en pequeños cubos de azúcar (Novoa, 2005). Además en esta especie también se encontraron larvas de dípteros (*Diasops* sp) y pirálidas (*Nanaia substituta*) en el interior de los botones y flores (Novoa *et al.*, 2004).

En *Neobuxbaumia mezcalaensis* no se encontró evidencia de que los podarios florales sean nectarios extraflorales, ni que las hormigas *C. rubrithorax*, *C. opaca*, *Camponotus* sp. y *A. mexicana* adoptan un comportamiento agresivo frente a otros visitantes florales. Se sabe que *N. mezcalaensis* tiene cámara nectarial con estomas modificados que permiten la liberación de néctar e incluso algunos cristales poligonales (Gómez, 2010). La producción del néctar durante la noche (desde la apertura floral hasta las 6:00) es de 0.51 mL, pero después de las 6:00 hasta el término de la antesis ya no se registra producción de néctar (Valiente-Banuet *et al.*, 1997), no obstante Valiente-Banuet y colaboradores (2002) resaltan

que las flores presentan olores fuertes que pueden atraer a los visitantes, estos olores podrían ser producto de la volatilidad del líquido (mucílago) tras su salida por el estoma.

### **Conclusiones**

*Neobuxbaumia mezcalaensis* no produce flores masculinas, sino que las flores son bisexuales pero pierden las estructuras femeninas (consumida por *Camponotus* sp.) y ecológicamente se tiene un presunto sistema androdioico.

Las hormigas carpinteras rojas (*Camponotus* sp.), negras (*C. rubrithorax*), las acróbatas (*C. opaca*) y la cortadora de hojas (*A. mexicana*) son florívoras de *N. mezcalaensis*. Las cuatro especies de hormigas recorren el tallo de *N. mezcalaensis* y ocasionalmente se detienen a mordisquear las flores. *A. mexicana* es capaz de depredar botones, mientras que *C. rubrithorax* puede consumir parcial o totalmente las flores de *N. mezcalaensis*.

Las hembras de las moscas de la familia Muscidae ovopositan en diferentes sitios dependiendo de la etapa en que se desarrollan las flores de *N. mezcalaensis*, así que la etapa larvaria es considerada como florívora de *N. mezcalaensis* por alimentarse de tépalos, estambres, estilos, óvulos, funículos y paredes del ovario.

Las larvas de la familia Pyralidae son consideradas florívoras y frugívoras de *N. mezcalaensis*, y son ovipositadas en el ovario o cerca de éste durante el desarrollo del fruto, ya que su preferencia alimenticia son las semillas, funículos y endocarpo.

Al igual que las larvas múscidas, son capaces de dejar el ovario colapsado sin que alguna semilla sobreviva para su dispersión.

La etapa más atacada por los florívoros es la post-antesis 49%, en su mayoría por larvas múscidas con 43%, seguidas por las larvas pirálidas y hormigas con 5% cada uno.

Uno de cada cuatro frutos (1:3) de *N. mezcalaensis* son atacados por las larvas florívoras, estas causan una reducción de hasta 24% en el número de semillas.

No hay otras investigaciones sobre el impacto de florivoría que repercute en la población de otras cactáceas columnares en México. Por lo tanto, ésta es la primera investigación en su tipo.

No se descarta la presencia de otros organismos florívoros para *N. mezcalaensis*. Se desconoce el impacto de la depredación de flores de *N. mezcalaensis* por personas residentes en Tehuacán, que son usados para su alimentación.

Las flores de *N. mezcalaensis* no presentan nectarios extraflorales con la presunta función de atracción a los visitantes como florívoros ni éstos (como las hormigas) adoptan un comportamiento agresivo frente a la llegada de otros visitantes florales.



## Bibliografía

- Alejos L. P. 2006. Caracterización a nivel genético de un posible híbrido entre dos especies de cactáceas columnares del género *Neobuxbaumia*. Tesis de Maestría de Ciencias Biológicas, Posgrado en Ciencias Biológicas, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad nacional Autónoma de México. México, 95 pp.
- Álvarez-Lagunas M. N., S. M. Mandujano y C. Martínez-Peralta. 2011. Florivoría en el cactus *Ariocarpus scaphirostris* y sus consecuencias en la fertilidad. III Congreso Mexicano de Ecología, Boca del Río, Veracruz. Poster.
- Anderson E. 2001. The cactus family. Timber press. USA. 776 pp.
- Anstett M. C., M. Hossaert-McKey y F. Kjellberg. 1997. Figs and fig pollinators: evolutionary conflicts in a coevolved mutualism. *Trends in Ecology & Evolution* 12(3): 94-99.
- Arias S. 1993. Cactáceas: conservación y diversidad en México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* XLIV: 109 - 115.
- Arias S., S. Gama y L. Guzmán. 1997. Fascículo 14. *Cactaceae*. En: A. L. Juss (Ed.). *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. pp: 94-95.
- Arias S., T. Terrazas y K. Cameron. 2003. Phylogenetic analysis of *Pachycereus* (Cactaceae, Pachycereeae) based on chloroplast and nuclear DNA sequences. *Systematic Botany* 28:547-557.
- Arias-Montes S. y J. Flores-Rivas. 2013. *La familia Cactaceae*. En: Márquez-Guzman, J., M. Collazo-Ortega, M. Martínez-Gordillo, A. Orozco-Segovia y S. Vázquez-Santana (Eds.). *Biología de angiospermas*. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. pp: 492-504.
- Arizmendi M. C. y A. Espinosa. 1996. Avifauna de los bosques de cactáceas columnares del Valle de Tehuacán, Puebla. *Acta Zoológica Mexicana* 67: 25-46.
- Arroyo-Cosutchi G., T. Terrazas, S. Arias y L. López-Mata. 2007. Morfología de la semilla en *Neobuxbaumia* (Cactaceae). *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 81:17-25.
- Arroyo-Cosultchi G., T. Terrazas, S. Arias y L. López-Mata. 2010. Delimitación de *Neobuxbaumia mezcalaensis* y *N. multiareolata*

(Cactaceae) con base en análisis multivariados. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 86: 53-64.

- Arroyo-Cosultchi G., D. Cárdenas, M. Martínez-Ramos y S. Hernández. Desaparición de una población de *Ariocarpus retusus* Scheidw. Por la destrucción de su hábitat en Miquihuana, Tamaulipas, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 59(2): 52-63.
- Asaquibay C., P. Gallegos, M. Arroyo, R. Williams y J. Alwang. 2009. Comportamiento y alternativas de control del gusano del fruto de la naranjilla *Neoleucinodes elegantalis* (Guenee) (Lepidópter: *Pyralidae*). *Instituto Nacional de Investigaciones Agropecuarias Boletín Divulgativo* 347:16.
- Aximoff I. y L. Freitas. 2009. Composición y comportamiento de aves nectarívoras en *Erythrina falcata* (Leguminosae) durante días florales consecutivos con intensidades diferentes. *Revista Brasileira de Ornitologia* 17: 194-203.
- Backeberg K. 1941. *Cactaceae, Systematischen Übersicht*, Jahrbücher der Deutschen Kakteen-Gesellschaft. pp: 20-23.
- Bandeili B. y C. Müller. 2010. Folivory versus florivory-adaptiveness of flower feeding. *Naturwissenschaften* 97: 79-88.
- Bravo-Hollis H. 1978. Las cactáceas de México. Vol. I. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Bravo-Hollis E. y L. Scheinvar. 1995. El interesante mundo de las cactáceas. Ed. Fondo de Cultura Económica. México, D.F. 233 pp.
- Brunet, J. 1967. *Geologic studies*. En: D. S. Byers (Ed.). *The prehistory of the Tehuacan Valley*. Volumen 1. Environment and subsistence. University of Texas Press, Austin, Texas, USA. pp 66–90.
- Botto-Mahan C., P. A. Ramírez, C. G. Ossa, R. Medel, M. Ojeda-Camacho y A. V. González. 2011. Floral herbivory affects male reproductive success and pollinator visitation in perennial herb *Alstroemeria ligtu* (Alstroemeriaceae). *International Journal of Plant Sciences* 172(2): 1130-1136.
- Burgess K.H. 1991. Florivory: the ecology of flower feeding insects and their host plants. Tesis de doctorado, Universidad de Harvard, Cambridge. Massachusetts, United States.

- Buxbaum F. 1953. Morphology of cacti. Section II. Morphology of the flower. Abbey Garden Press. pp: 93-170.
- Cavalcante A. 2013. *Instituto Nacional Do Semiárido*. Página en red: <http://www.insa.gov.br/es/investigacion-y-proyectos/biodiversidad-y-uso-sustentable/conservacion-y-uso-sustentable-de-cactaceas-del-semiarido-brasileno/> Consultada Enero 20 2016.
- Cárdenas D. 2015. Efecto de la florivoría en la reproducción de *Ariocarpus retusus* Scheidweiler en Miquihuana, Tamaulipas, México. Tesis de licenciatura (Biología), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 52 pp.
- Casas A. 2002. Uso y manejo de cactáceas columnares mesoamericanas. *Biodiversitas* 40: 18-23.
- Casas A., J. Caballero y A. Valiente-Banuet. 1999. Use, management and domestication of columnar cacti in south-central Mexico: A historical perspective. *Journal of Ethnobiology* 19: 71-95.
- Cascante-Marín A., J. H., Wolf, D. J., Gerard y B. Oostermeijer. 2009. Wasp florivory decreases reproductive success in an epiphytic bromeliad. *Plant Ecology* 203:149–153.
- Contreras C. y T. Valverde. 2002. Evaluation of the conservation status of a rare cactus (*Mammillaria crucigera*) through the analysis of its population dynamics. *Journal of Arid Environments* 51: 89-102.
- Contreras A. M. 2015. Efecto de las interacciones bióticas en algunos aspectos de la biología reproductiva del cactus *Neobuxbaumia tetetzo* en un bosque tropical caducifolio. Tesis de doctorado en ciencias, Posgrado en Ciencias Biológicas, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. México, 124 pp.
- Deyrup M. A. 1988. Pollen-Feeding in *Poecilognathus punctipennis* (Diptera: Bombyliidae). *The Florida Entomologist* 71(4): 597-605.
- Esparza L. y T. Valverde. 2002. Estudio comparativo de la fenología de tres especies de *Neobuxbaumia* que difieren en su nivel de rareza. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 48 (3): 68-84.
- Esparza L., T. Valverde y M. C. Mandujano. Comparative demographic analysis of three *Neobuxbaumia* species (Cactaceae) with differing degree of rarity. *Population Ecology* 47 (3): 229-245.

- Espinoza H. 2008. Barrenador del fruto de la berenjena *Neoleucinodes elegantalis* (Guenee) (Lepidóptera: *Pyralidae*). *Fundación Hondureña de Investigación Agrícola. Hoja Técnica* 2: 1-2.
- Fernández, M., J. Lobo, E. Chacón y M. Quesada. 2008. Curculionid beetles in aborted flower buds and immature fruits of *Ceiba petandra* (Bombacaceae). *Plant Ecology* 194 (1): 1-4.
- Godínez-Alvarez H. y A. Valiente-Banuet. 1998. Germination and early seedling growth of Tehuacan Valley cacti species: the role of soils and seed ingestion by dispersers on seedling growth. *Journal of Arid Environments* 39: 21-31.
- Godínez-Alvarez H. y A. Valiente-Banuet. 2000. Fruit-Feeding Behavior of the Bats *Leptonycteris curasoae* and *Choeronycteris mexicana* in Flight Cage Experiments: Consequences for Dispersal of Columnar Cactus Seeds. *Biotropica* 32(3): 552-556.
- Godínez-Alvarez H. y A. Valiente-Banuet. 2004. Demography of the columnar cactus *Neobuxbaumia macrocephala*: a comparative approach using population projection matrices. *Plant Ecology* 174: 109-118.
- Godínez-Álvarez H., A. Valiente-Banuet y A. Rojas-Martínez. 2002. The role of seed dispersers in the population dynamics of the columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo*. *Ecology* 83(9): 2617-2629.
- Godínez-Alvarez H., A. Valiente-Banuet y L. Valiente-Banuet. 1999. Biotic interactions and the population dynamics of the long-lived columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo* in the Tehuacán Valley, Mexico. *Canadian Journal of Botany* 77: 203-208.
- Gómez S. 2010. Embriología de la especie androdioica *Neobuxbaumia mezcalaensis* (Bravo) Backeberg (Cactaceae). Tesis de licenciatura (Biólogo), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 55 pp.
- Guerrero P. C., O. G. Carvalho, J. M. Nassar, J. Rojas-Sandoval, V. Sanz y R. Medel. 2012. Ecology and evolution of negative and positive interactions in Cactaceae: lessons and pending tasks. *Plant Ecology & Diversity* 5(2): 205-215.
- Guzmán U., S. Arias y P.D. Dávila. 2007. Catálogo de Cactáceas Mexicanas. Universidad Nacional Autónoma de México y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D.F.

- Hernández H. y H. Godínez. 1994. Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. *Acta Botánica Mexicana* 26: 33-52.
- Holland J. N. y T. H. Fleming. 1999. Mutualistic interactions between *Upiga virescens* (Pyralidae), a pollinating seed-consumer, and *Lophocereus schottii* (Cactaceae). *Ecology* 80: 2074–2084.
- Hunt D. R. 1999. *CITES. Cactaceae Checklist*. Royal Botanic Gardens Kew and International Organization for Succulent Plant Study. Remous Limited, Milborne Port, Reino Unido.
- Hunt D.R. 2006. *The New Cactus Lexicon*. International Cactaceae Systematics Group, Milborne Port, Reino Unido.
- Jiménez C. L. 2011. Las cactáceas mexicanas y los riesgos que enfrentan. *Revista Digital Universitaria* 12 (1): 1067-6079.
- Jiménez-Durán C., S. Arias-Montes, A. Cortés-Palomec y J. Márquez-Guzmán. 2014. Embryology and seed development in *Pereskia lychnidiflora* (Cactaceae). *Haseltonia* 19: 3-12.
- Johnson S. A. y S. W. Nicolson. 2001. Pollen digestion by flower-feeding Scarabaeidae: protea beetles (Cetoniini) and monkey beetles (Hopliini). *Journal of Insect Physiology* 47(7):725-733.
- Jones C.G. y J.S. Coleman. 1991. *Plant stress and insect herbivory: toward an integrated perspective*. En: Mooney H. A., W.E. Winner y E.J. Pell (Eds.), *Response of Plants to Multiple Stresses*. Academic Press, Inc., Nueva York, pp. 249–280.
- Kardel Y. J. y S. Koptur. 2010. Effects of florivory on the pollination of flowers: an experimental field study with a perennial plant. *International Journal of Plant Sciences* 171(3): 283-292.
- Kaspary M. 2006. Introducción a la ecología de las hormigas. En: Fernández, F. (Ed.). *Introducción a las hormigas de la region Neotropical*. 2006. Instituto de Investigación de Recursos. Biológicos Alexander von Humboldt. Colombia, Bogotá. pp: 101.
- Kelly C.A. y R. J. Dyer. 2002. Demographic consequences of inflorescence-feeding insects for *Liatris cylindracea*, an interoparous perennial. *Oecologia* 132:350–360.

- Kirk W.D., M. Ali y K. N. Breadmore. 1995. The effects of pollen beetles on the foraging behavior of honey bees. *Journal of Apicultural Research* 34:15–22.
- Krupnick G.A. y A. E. Weis. 1999. The effect of floral herbivory on male and female reproductive success in *Isomeris arborea*. *Ecology* 80:135–1149.
- Labandeira C. C. 2005. Fossil history and evolutionary ecology of Diptera and their associations with plants. En: D. K. Yeates y B. M. Wiegmann (Eds.), *The evolutionary biology of flies*, 217 – 274. Columbia University Press, Nueva York, USA.
- León J.L., R. Domínguez-Cadena y A. Medel-Narváez. 2002. Biological characteristics and nutritive value of aborted flowers of the cardón (*Pachycereus pringeli*, Cactaceae) in Baja California Sur, México. *Haseltonia* 9: 9-13.
- López M. Y. 2013. Florivoría en *Ariocarpus kotschoubeyanus* (Cactaceae). Tesis de licenciatura (biólogo), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 43 pp.
- Mandujano M.C., J. Gulobov y J. Reyes. 2002. Lo que usted siempre quiso saber sobre las cactáceas y nunca se atrevió a preguntar. *Biodiversitas* 40: 4-7.
- Mandujano M.C., I. Carrillo-Angeles, C. Martínez-Peralta y J. Golubov. 2009. *Reproductive Biology of Cactaceae*. En: Ramawat K. G. (Ed.) *Deserts plants – Biology and Biotechnology*. Springer Science & Business Media. p: 197-230.
- Mandujano M.C., J. Gulobov y L. Huenneke. 2013. Reproductive Ecology of *Opuntia macrocentra* (Cactaceae) in the Northern Chihuahuan Desert. *The American Midland Naturlist Journal* 169: 274-285.
- Martínez-Peralta C. y M.C. Mandujano. 2009. Saque en poblaciones naturales de *Ariocarpus*: el caso de *A. agavoides*. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 54(2): 60-62.
- Martínez-Peralta C. y M.C. Mandujano. 2012. Biología de la polinización y fenología reproductiva del género *Ariocarpus* Scheidweiler (Cactaceae). *Cactáceas y suculentas mexicanas* 27(4): 114-127.
- Martorell C., D.F. Montaña, C. Ureta y M.C. Mandujano. 2015. Assessing the importance of multiple threats to an endangered globose cactus in



Mexico: Cattle grazing, looting and climate change. *Biological Conservation* 181: 73-81.

- Matias-Palafox M. L., O. Díaz- Segura, S. C. Jiménez, D. E. Vázquez, S. M. Mandujano y J. Golubov. 2011. Registro de la florivoría en una cactácea microendémica de la barranca de Meztitlán, Hidalgo. III Congreso Mexicano de Ecología, Boca del Río, Veracruz. Poster.
- Mauseth J.D. 1988. *Plant Anatomy*. Benjamin/Cummings Publishing Company, 560 pp
- McCall A. C. y R. E. Irwin. 2006. Florivory: the intersection of pollination and herbivory. *Ecology letters* 9:1351-1365.
- McCall A.C. y R. Karban. 2006. Induced defense in *Nicotiana attenuata* (Solanaceae) fruit and flowers. *Oecologia* 146: 566–571.
- McCall A.C. 2008. Florivory affects pollinator visitation and female fitness in *Nemophila menziesii*. *Oecologia* 155: 729-737.
- McNeill S. y T. R. E. Southwood. 1978. The role of nitrogen in the development of insect/plant relationships. En: J. B. Harborne (Ed.). *Biochemicals Aspects of Plant and Animal Coevolution*. Academic Press, London, pp: 77-98.
- Mellink E. y M. E. Riojas-López. 2002. *Consumption of platyopuntias by wild vertebrates*. En: Nobel P. S. (Ed.). *Cacti. Biology and uses*. University of California Press. Berkeley, California. pp: 109-123.
- Miranda F. y E. Hernández. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 28:29–179.
- Muñoz-Romo M., M. Sosa e Y. Casart. 2003. Digestibilidad del polen de cactáceas colunares en los murciélagos glossofaginos *Glossophaga longirostris* y *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Revista de Biología Tropical* 253: 277-280.
- Nájera I. G. 2010. Estudio integral en el manejo y aprovechamiento del tetecho (*Neobuxbaumia tetetzo* (Coulter) Backeberg) en Zapotitlán Salinas, Puebla. Tesis de licenciatura (biólogo), Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. México. 70 pp.
- Novoa S. 2005. Fenología del cactus *Neoraimondia arequipensis* ssp. *roseiflora* (Werdermann & Backeberg) Ostolaza (Cactaceae) y la relación



con la visita de la hormiga *Camponotus* sp. (Hymenoptera: Formicidae) en el valle del río Chillón, Lima-Perú. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Agraria La Molina, La Molina, Perú. 68 pp.

- Novoa S., I. Redolfi, V. Castro y A. Ceroni. 2004. *Neoraimondia arequipensis* ssp. *roseiflora* (Werd. & Backbg) Ostolaza (Cactaceae), eje principal de los procesos aéreos en un ecosistema de zona árida. Valle del río Chillón-Lima-Perú. En Libro de Resúmenes del IV Congreso Mexicano y III Latinoamericano y el Caribe de Cactáceas y otras Suculentas.
- Oguro M. y S. Sakai. 2009. Floral herbivory at different stages of flower development changes reproduction in *Iris gacilipes* (Iridaceae). *Plant Ecology* 202: 221–234.
- Oliveira P.S., V. Rico-Gray, C. Díaz-Castelazo y C. Castillo-Guevara. 1999. Interaction between ants, extrafloral nectaries and insect herbivores in Neotropical coastal sand dunes: herbivore deterrence by visiting ants increases fruit set in *Opuntia stricta* (Cactaceae). *Functional Ecology* 13: 623-631.
- Palacio E.E. y F. Fernández. 2003. *Claves para las subfamilias y géneros*. En: F. Fernández (Ed.) *Introducción a las hormigas de la región Neotropical*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia. p: 233-260.
- Paredes J., E. L. Peralta y P. Gómez. 2010. Gusano perforador de los Frutos de Naranjilla (*Solanum quitoense* Lam): Identificación y Biología. *Revista Tecnológica ESPOL-RTE* 23(1): 27-32.
- Paredes M., R. Lira y P. Dávila. 2007. Estudio etnobotánico de Zapotitlán Salinas, Puebla. *Acta Botánica Mexicana* 79: 13 – 61.
- Paulino H. F. y R. Chaves. 2006. Florivory and sex ratio in *Annona dioica* St. Hil. (Annonaceae) in the Pantanal at Nhecolândia, southwestern Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 20(2): 405-409.
- Piña H. H., C. Montaña y M. Mandujano. 2010. *Olycella* aff. *junctolineella* (Lepidoptera: Pyralidae) florivory on *Opuntia microdasys*, a Chihuahuan Desert endemic cactus. *Journal of Arid Environments* 74:918-923.
- Pratt G.F. y C.L. Pierce. 2001. *Incisalia henrici* (Grote and Robinson) (Lepidoptera: Lycaenidae) reared on reproductive and non-reproductive

tissues of three different plant species. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 103: 403–408.

- Rieseberg L., M. Hanson y T. Philbrick. 1992. Androdioecy is Derived from Dioecy in Datisceae: Evidence from restriction Site Mapping of PCR-Amplified Chloroplast DNA Fragments. *Systematic Botany* 17 (2): 324 – 336.
- Ríos M. M. 2009. Limitaciones en el reclutamiento de *Neobuxbaumia macrocephala*: un análisis de las interacciones a través de su ciclo reproductivo. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 116 pp.
- Rios-Casanova L., A. Valiente-Banuet y V. Rico-Gray. 2004. Las hormigas del Valle de Tehuacán (Hymenoptera: Formicinae): Una comparación con otras zonas áridas de México. *Acta Zoológica Mexicana* 20(1): 37-54.
- Rojas A. y M. Salinas. 2002. Frutas de cactáceas columnares consumidas por el murciélago *Leptonycteris curasoae* en el Valle de Tehuacán, México. *Investigación Universitaria Multidisciplinaria* 1 (1): 21-30.
- Roulston T. H. y J. H. Cane. 2000. Pollen nutritional content and digestibility for animals. *Plant Systematics and Evolution* 222:187-209.
- Ruane L. G., A. T. Rotzin y P. H. Cogleton. 2014. Floral display size, conspecific density and florivory affect fruit set in natural populations of *Phlox hirsuta*, an endangered species. *Annals of Botany* 113(5): 887-893.
- Ruedas M., T. Valverde y J.A. Zavala-Hurtado. 2006. Analysis of the factors that affect the distribution and abundance of three *Neobuxbaumia* species (Cactaceae) that differ in their degree of rarity. *Acta Oecologica* 29: 155-164.
- Ruffener G. y W. Clark. 1986. Extrafloral nectar in *Ferocactus acanthodes* (Cactaceae): composition and its importance to ants. *American Journal of Botany*. 73: 185-189.
- Rzedowsky J. 2006. Vegetación de México. 1ra Edición digital. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, 504 pp.

- Sánchez-Lafuente A. M. 2007. Corolla Herbivory. Pollination Success and fruit predation in complex flowers: an experimental study with *Linaria lacina* (Scrophulariaceae). *Annals of Botany* 99: 255-264.
- Scheinvar L. 2004. Flora cactológica del estado de Querétaro: diversidad y riqueza. 1ra Edición. Fondo de Cultura Económica, México, D. F., 390 pp.
- Schlesinger W.H., J.F. Reynolds, G.L. Cunningham, L.F. Huenneke, W.M. Jarrell, R.A. Virginia y W.G. Whitford. 1990. Biological feedbacks in global desertification. *Science* 247, 1043–1048.
- Smith C.E. 1965. Flora of Tehuacán Valley. *Fieldiana Botany* 31: 107-143.
- Snodgrass R. E. 1935. Principles of Insect Morphology. Mc-Graw-Hill Publications in the Zoological Sciences. 667 pp. Nueva York, USA.
- Thien L. B., P. Bernhardt, M. S. Devall, Z. Chen, Y. Luo, J. Fan, L. Yuan y J. H. Williams. 2006. Pollination biology of basal angiosperms (ANITA grade). *American Journal of Botany* 96(1): 166-182.
- Triola M.F. 2009. *Estadística*. 10ma Edición. Pearson Educación de México. México. 904 pp.
- Valiente-Banuet A. 2002. Vulnerabilidad de los sistemas de polinización de cactáceas columnares de México. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 99 – 104.
- Valiente-Banuet A., F. Vite y J. A. Zavala-Hurtado. 1991. Interaction between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse shrub *Mimosa luisiana*. *Journal of Vegetation Science* 2: 11-14.
- Valiente-Banuet A., A. Bolongaro-Crevenna, O. Briones, E. Ezcurra, M. Rosas, H. Nuñez, G. Barnard y E. Vazquez. 1991. Spatial relationship between Cacti and Nurse Shrubs in a Semi-Arid Environment in Central Mexico. *Journal of Vegetation Science* 2(1): 15-20.
- Valiente-Banuet A., A. Rojas-Martínez, M. C. Arizmendi y P. Dávila. 1997. Pollination biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalaensis* and *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, Central Mexico. *American Journal of Botany* 84 (4): 452-455.
- Weiblen G., R. Oyama y M. Donoghue. 2000. Phylogenetic Analysis of Dioecy in Monocotyledons. *The American Naturalist* 155 (1): 46 – 58.

- Whitford W.G. 1978. Structure and seasonal activity of Chihuahuan Desert ant communities. *Insectes Sociaux* 25:79-88.
- Winotai A., T. Wright y J. A. Goolsby. 2005. Herbivores in Thailand on *Rhodomyrtus tomentosa* (Myrtaceae), an invasive weed in Florida. *Florida Entomologist* 88:104–105.
- Yuan L., Y. Luo, L. B. Thien, J. Fan, H. Xu y Z. Chen. 2006. Pollination of *Schisandra henryi* (Schisandraceae) by Female, Pollen-eating *Megommata* Species (Cecidomyiidae, Diptera) in South-central China. *Annals of Botany* 99: 451-460.
- Zimmermann H.G., H.E. Erb y R.E. McFadyen. 1979. Annotated list of some cactus-feeding insects of South America. *Acta Zoologica Lilloana* 32(2): 101-112.
- Zimmerman H.G., M. Pérez, J. Gulovob, J. Soberón y J. Sarukhán. 2000. *Cactoblastis cactorum*, una nueva plaga de muy alto riesgo para las Opuntias de México. CONABIO. *Biodiversitas* 33:1-14.
- Zimmermann H.G. y G. Granata. 2002. Insect pest and Diseases. En: Nobel P. S. (Ed.). *Cacti. Biology and uses*. University of California Press. Berkeley, California. pp: 235-254.