



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

**Estructura poblacional y biología de la reproducción de
Lophophora diffusa (Croizat) Bravo (Cactaceae) en Querétaro,
México.**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

BIÓLOGA

PRESENTA:

MARÍA ISABEL BRISEÑO SÁNCHEZ

Directora de Tesis:

Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez



Los Reyes Iztacala, Tlalnepantla, Estado de México 2016



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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.

Agradecimientos

A la Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez por aceptar dirigir esta tesis.

Esta tesis fue realizada gracias al financiamiento del proyecto PAPIIT-UNAM IN207411-3, SEP-CONACYT 221362 y del presupuesto operativo del Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, otorgado a la Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez.

Al Laboratorio de Genética y Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, por prestar sus instalaciones para realizar este proyecto.

A los sinodales de mi tesis por sus revisiones y aportaciones: Dr. Héctor Octavio Godínez Álvarez, Dr. Hibraim Adán Pérez Mendoza, Dr. Oswaldo Téllez Valdés y Mtra. Liliana Elizabeth Rubio Licona.

A la Dra. Concepción Martínez Peralta por la cuidadosa revisión de esta tesis, que a pesar de no ser mi sinodal oficial, cada una de sus observaciones ayudaron a mejorar este trabajo.

A la Dra. Mariana Rojas Aréchiga por el apoyo en la logística de las salidas a campo.

A todas las personas que me ayudaron en la identificación de los visitantes florales: Al Dr. Ismael Alejandro Hinojosa Díaz por la identificación de las abejas; a Salomón Sanabria por la identificación de los chapulines y a la Dra. Sandra Acevedo por el apoyo en la identificación de las hormigas.

A Sandino Guerrero y Jorge Jiménez por las fotos que tomaron en campo, y a Alejandro Calzada Arciniega por las fotos de los visitantes florales.

A Genaro Chávez y Florencio por facilitarnos y permitirnos trabajar en sus ejidos de la localidad El Agua de Ángel, municipio Peñamiller, Querétaro.

Agradecimientos

A la Universidad Nacional Autónoma de México y a la Facultad de estudios Superiores Iztacala por ser mi segunda casa.

A la Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez (Meli) por su apoyo y por todas sus enseñanzas en campo.

A mis amigos de la carrera, Angel, Dario, Itzel, Brasil y Martín por brindarme su compañía y amistad.

Gracias a mis compañeros de campo y amigos por ayudarme en la colecta de datos y por hacer mis estancias en Cadereyta divertidas: Sandino, Esteban, Eder, Alex, Donají, Tania, Ilse, Vania, Graciela, Bere y Linda Mariana.

A Alejandro, por su apoyo constante y por ser parte importante de mi vida.

Contenido

RESUMEN.....	1
1. INTRODUCCIÓN	2
1.1 ESTRUCTURA POBLACIONAL Y CAPACIDAD REPRODUCTIVA	2
1.2 LA REPRODUCCIÓN EN LAS PLANTAS: SEXUAL, ASEXUAL Y CLONAL.....	3
1.3 SISTEMAS DE CRUZA: ENTRECROZA, AUTOCROZA Y MIXTO.....	5
1.3.1 SISTEMAS DE AUTOINCOMPATIBILIDAD	6
1.4 SISTEMAS DE APAREAMIENTO	6
1.5 FENOLOGÍA Y SINCRONÍA FLORAL.....	8
1.6 VISITANTES FLORALES: POLINIZADORES Y FLORÍVOROS	9
1.7 DEPRESIÓN POR ENDOGAMIA	11
1.8 BIOLOGÍA DE LA REPRODUCCIÓN EN LA FAMILIA CACTACEAE	12
1.8.1 ANTECEDENTES PARA EL GÉNERO <i>LOPHOPHORA</i>	14
2. JUSTIFICACIÓN.....	17
3. OBJETIVOS.....	18
4. METODOLOGÍA.....	19
4.1 ESPECIE DE ESTUDIO	19
4.2 DESCRIPCIÓN DEL SITIO DE ESTUDIO	22
4.3 MAPA Y CENSO DE LA POBLACIÓN	23
4.4 ESTRUCTURA POBLACIONAL Y CAPACIDAD REPRODUCTIVA	23
4.5 FENOLOGÍA Y SINCRONÍA FLORAL.....	25
4.5.1 COMPORTAMIENTO Y MARCHA FLORAL.....	26
4.6 SISTEMA DE CRUZA	27
4.7 SISTEMA DE APAREAMIENTO.....	28
4.8 VISITANTES FLORALES Y SÍNDROME DE POLINIZACIÓN.....	30
4.9 DEPRESIÓN POR ENDOGAMIA	31
5. RESULTADOS	32
5.1 MAPA Y CENSO DE LA POBLACIÓN	32
5.2 ESTRUCTURA POBLACIONAL Y CAPACIDAD REPRODUCTIVA	33
5.3 FENOLOGÍA Y SINCRONÍA FLORAL.....	36
5.3.1 COMPORTAMIENTO Y MARCHA FLORAL.....	39

5.4 SISTEMA DE CRUZA	43
5.5 SISTEMA DE APAREAMIENTO.....	45
5.6 VISITANTES FLORALES Y SÍNDROME DE POLINIZACIÓN.....	48
5.7 DEPRESIÓN POR ENDOGAMIA	56
6. DISCUSIÓN	57
6.1 ESTRUCTURA POBLACIONAL Y CAPACIDAD REPRODUCTIVA	57
6.2 FENOLOGÍA Y SINCRONÍA FLORAL.....	59
6.2.1 COMPORTAMIENTO Y MARCHA FLORAL.....	60
6.3 SISTEMA DE CRUZA Y SISTEMA DE APAREAMIENTO.....	63
6.4 LIMITACIÓN POR POLEN.....	65
6.5 VISITANTES FLORALES Y SÍNDROME DE POLINIZACIÓN.....	66
6.6 DEPRESIÓN POR ENDOGAMIA	69
7. CONCLUSIONES	70
8. APÉNDICE	71
9. LITERATURA CITADA	74

Resumen

El estudio de aspectos reproductivos en especies amenazadas, aporta información sobre factores que pueden afectar el éxito en la permanencia y el estado de conservación de sus poblaciones. En este trabajo, se reconoció la estructura poblacional y las características de la biología reproductiva para *Lophophora diffusa*, una especie endémica del semidesierto queretano. Se marcaron y midieron los individuos en una población de Peñamiller, Querétaro, México y a partir de censos mensuales se describió el periodo de floración. Se estableció el sistema de cruce y de apareamiento, se describió el comportamiento de los visitantes florales para conocer el síndrome de polinización y se evaluó la presencia de depresión por endogamia a partir del éxito reproductivo (formación de frutos y semillas).

La estructura poblacional indica la presencia de plántulas, juveniles y adultos, el 76% de los individuos son solitarios y sólo 24% presentan crecimiento clonal. El 42% de las plantas desarrollaron flores y hay una relación entre la cobertura y el número de estructuras reproductivas. Al igual que otras cactáceas globosas, *L. diffusa* presentó un periodo de floración largo de marzo a julio, con más flores abiertas para los meses de marzo y mayo. Las flores son diurnas y de color blanco en su mayoría, con una longevidad de dos días, presentan separación espacial entre las anteras y el estigma (hercogamia); la máxima apertura floral y receptividad de los órganos sexuales ocurre entre las 11:00 y las 14:00, lo que coincide con la máxima actividad de los visitantes florales, siendo principalmente abejas solitarias (*Macrotera* sp., *Lasioglossum* (*Dialictus*) sp. y *Augochlorella* sp.) y una especie de escarabajo (*Acmaeodera* sp.), quienes son los principales polinizadores, se registró florivoría por parte de chapulines (*Lactista* sp., *Orphulella* sp. y *Philocleon* sp.). A partir del índice de entrecruza (OIC) y de la relación polen/óvulo se establece que *Lophophora diffusa* tiene un sistema de cruce mixto, es una especie xenógama, con demanda de polinizadores para la formación de frutos, a pesar de que se había reportado como autoincompatible, el 8% del tratamiento de autocruza forzada fue exitoso, por lo que se sugiere que hay un sistema de autoincompatibilidad parcial.

Por último, se encontró depresión por endogamia en la población, con un valor más alto para las semillas que para los frutos. La depresión endogámica en conjunto con el sistema de cruce y el sistema de apareamiento tendrá repercusiones en la estructura y variabilidad genética de las poblaciones; la conservación de *Lophophora diffusa* depende de la presencia de plantas reproductivas y de las relaciones que se generen con los polinizadores, dispersores y florívoros.

1. Introducción

1.1 Estructura poblacional y capacidad reproductiva

Los estudios de estructura poblacional a partir de establecer distintas categorías de tamaño, nos permiten entender la dinámica que se ha generado dentro de las poblaciones así como la adecuación de los individuos en el medio donde se desarrollan, reflejada en los atributos de historia de vida como la reproducción, el crecimiento y la supervivencia (Stearns 1992; Godínez-Álvarez *et al.* 2003).

La estructura poblacional en las plantas se ve moldeada por condiciones intrínsecas de las especies, como la producción de semillas, la tasa de germinación, la capacidad de generar banco de semillas, el proceso de serotinia y si presentan o no crecimiento clonal (Silvertown 1987; Godínez-Álvarez *et al.* 2003). También se relaciona con las características ambientales, en zonas áridas se puede vincular con la oscilación de la temperatura y las lluvias eventuales, además de la disponibilidad de recursos (Nobel 1988; Valiente-Banuet & Ezcurra 1991) y las interacciones planta-animal como la herbivoría (McAuliffe 1984; Cody 1993). El establecimiento de nuevos individuos puede ser muy restringido por largos periodos de tiempo, aun cuando exista la producción de semillas de manera periódica (Jordan & Nobel 1981; Pierson & Turner 1998; Mandujano *et al.* 1998).

La tasa de crecimiento en las plantas, el momento en que los individuos comienzan a ser reproductivos así como el número de plántulas que puedan llegar a establecerse, dependerán de la asignación de recursos que se le dé a cada proceso con el fin de que la población se regenere (Cody 1996), lo anterior se encuentra relacionado con los requerimientos fisiológicos de las especies en las distintas etapas del ciclo de vida (plántula, juvenil, adulto). En las cactáceas, la asociación con nodrizas bióticas o abióticas puede favorecer las primeras etapas de desarrollo, ya que las nodrizas regulan la temperatura y modifican las características del suelo aportando una cantidad de nutrientes y humedad mayores que en espacios abiertos, generando así sitios seguros para la germinación y el establecimiento (Franco & Nobel 1989; Valiente-Banuet & Ezcurra 1991; Valiente-Banuet *et al.* 1991).

Las cactáceas se caracterizan por presentar tasas de crecimiento lentas, densidades poblacionales reducidas y patrones de distribución restringidos (Valverde *et al.* 2004; Esparza-

Olgúin 2005), tanto la disponibilidad de nutrientes como la cantidad de agua pueden determinar que los individuos permanezcan en una categoría de tamaño o pasen a la siguiente. Los estudios de estructura poblacional ayudan a entender cómo se distribuyen los individuos en la población de acuerdo a su edad, tamaño o estadio de desarrollo, y si la capacidad reproductiva aumenta o disminuye a lo largo de las categorías de tamaño. En el caso de cactáceas con crecimiento globoso se han reportado poblaciones con una distribución multimodal, conformada de pocos individuos en las últimas categorías de tamaño al igual que en las categorías de menor tamaño, lo que indica que posiblemente las poblaciones se encuentran afectadas por el saqueo de los individuos más grandes y que el reclutamiento es poco común, es decir, que se da de forma espaciada en el tiempo generando el establecimiento de nuevos individuos a manera de pulsos. Además, en la mayoría de los casos la capacidad reproductiva está relacionada con el tamaño de las plantas, aumentando el número de flores y frutos en los individuos más grandes (Godínez-Álvarez *et al.* 2003).

De esta forma se genera información que permite identificar a las categorías de tamaño con mayor producción de estructuras reproductivas (flores, frutos y semillas) y también a aquellas que son más vulnerables dentro de las poblaciones. Tal información es sumamente importante para fines de conservación y aprovechamiento de las especies.

1.2 La reproducción en las plantas: sexual, asexual y clonal

Las plantas presentan una gran complejidad en cuanto a características morfológicas y fisiológicas que determinan su reproducción, teniendo como principal objetivo la generación de nuevos individuos para asegurar su permanencia a través del tiempo. Se reconocen tres tipos de reproducción: sexual, asexual y clonal, de los cuales las plantas pueden presentar uno en particular o diferentes combinaciones, dependiendo de las características de cada especie y de las interacciones bióticas y abióticas (Barrett 2003).

i) Reproducción sexual: Los gametos pasan por un proceso de meiosis y la fecundación ocurre con la unión del gameto femenino y masculino, a partir del cual surgen individuos genéticamente diferentes a los progenitores. Se puede presentar autogamia (si los gametos provienen del mismo individuo) o alogamia (si provienen de individuos diferentes), de esta manera la alogamia ofrece mayor recombinación genética y fomenta la persistencia de las

poblaciones en ambientes heterogéneos, ya que la variación heredable genera éxito diferencial (Bell 1982). Además, la reproducción sexual permite eliminar mutaciones desfavorables, al producir combinaciones genéticas todo el tiempo, contrario a las especies con reproducción asexual y tamaños poblacionales pequeños que acumulan mutaciones desfavorables, reduciendo la adecuación de los individuos (Muller 1964).

ii) Reproducción asexual: Dentro de este tipo de reproducción se encuentra la apomixis (producción de semillas de un genotipo idéntico al de la planta madre, sin pasar por el proceso de meiosis) y la automixis (involucra una pseudofecundación del cigoto con otra célula haploide de la misma planta madre) la reproducción asexual se encuentra en aproximadamente el 10% de las plantas (Richards 1986). A pesar de que no hay recombinación genética, ofrece algunas ventajas ya que se asegura la reproducción en ausencia de polinizadores y al presentar formación de semillas, éstas pueden dispersarse (Pimienta-Barrios & del Castillo 2002).

iii) Reproducción clonal: También llamada propagación vegetativa, es importante aclarar que no todos los autores consideran a ésta como una forma de reproducción, sino como una forma particular de crecimiento (Mandujano *et al.* 1998). Para el caso de angiospermas, se estima que el 70% de las plantas presenta crecimiento clonal (Tiffney y Niklas 1985). La propagación puede surgir a partir de propágulos, estolones, bulbos, esquejes, tallos o rizomas que dan lugar a un individuo idéntico a la planta madre, al que se conoce como ramet. Al igual que en la reproducción asexual, el crecimiento clonal tiene un costo relativamente bajo debido a que no asigna recursos a la producción de recompensas para los polinizadores, pero tiene una capacidad de dispersión muy limitada y no ofrece variabilidad genotípica a los individuos, se ha encontrado que puede ser muy común en ecosistemas extremos pero predecibles, en donde resulta ventajoso conservar a los genotipos que han sido eficientes en ese medio (Eguiarte *et al.* 1992).

1.3 Sistemas de cruce: entrecruza, autocruza y mixto

En angiospermas, los sistemas de cruce hacen referencia a la forma en que un individuo transmite su información genética a la siguiente generación, es decir, de qué manera se da la transferencia de polen en las flores, dando como resultado la formación de una semilla (Richards 1986). Dentro de la reproducción sexual se presentan tres tipos de sistemas de cruce: entrecruza, autocruza y mixto.

i) Entrecruza: Se genera transferencia de polen de las anteras de una flor al estigma de una flor diferente y de un individuo diferente, ocurriendo entonces entre individuos genéticamente distintos (Richards 1986; Crawley 1997), este sistema de cruce resulta en una mayor variabilidad genética, lo que propicia mayor supervivencia a largo plazo si se presentan cambios en el ambiente, pero se requieren vectores que muevan el polen entre los individuos.

ii) Autocruza: Se presenta en plantas autocompatibles, si la transferencia de polen se da de las anteras al estigma de una misma flor se conoce como autogamia, ya sea facilitada por un vector o de manera autónoma, si la polinización se da dentro de una flor cuando esta permanece cerrada se conoce como cleistogamia y si sucede dentro de un mismo individuo pero en flores diferentes o entre individuos fisiológicamente independientes pero provenientes de la misma planta madre (en ramets de las especies clonales) se conoce como geitonogamia (Lloyd & Schoen 1992). Este sistema de cruce disminuye la diversidad genética y si surgen cambios en el ambiente, la supervivencia de los individuos puede disminuir (Lloyd & Barrett 1996).

iii) Mixto: Es referido así si se presentan tanto la autocruza como la entrecruza y se reconoce como una forma de asegurar la reproducción por cualquiera de las dos estrategias (Wyatt 1983).

1.3.1 Sistemas de autoincompatibilidad

Los sistemas de autoincompatibilidad (SI, por sus siglas en inglés) favorecen la variabilidad genética en las poblaciones ya que promueven la entrecruza y evitan que la autopolinización se lleve a cabo con éxito. Esto sucede por el rechazo del polen propio a partir de los alelos S compartidos (S = self-incompatibility) que contienen componentes tanto masculinos como femeninos, determinando la autoincompatibilidad entre un grano de polen y el estigma de una flor al reconocer genotipos con el mismo alelo (de Nettancourt 1997; Barrett 1988). La autoincompatibilidad puede ser gametofítica, si el grano de polen germina, pero el crecimiento del tubo polínico es inhibido en el estilo; o esporofítica, si la germinación del grano de polen es inhibida en la superficie del estigma y el polen no logra entrar al estilo (Eguiarte *et al.* 1992). Dichos sistemas pueden afectar la capacidad de regeneración de las poblaciones al restringir la producción de semillas que puedan generarse por autocruza, y favorecerán la variabilidad genética siempre y cuando no exista limitación por polen ni por recursos (bióticos y abióticos). En una población con autoincompatibilidad, pueden encontrarse algunos individuos con la capacidad de autocruzarse lo cual se conoce como pseudo-autoincompatibilidad o autoincompatibilidad parcial (de Nettancourt 1997), resulta interesante conocer la presencia de estos sistemas en las poblaciones ya que repercute en la contribución genética que se establezca de una generación a la siguiente. Un sistema de autoincompatibilidad estricto no permite la auto-fecundación, generando siempre individuos genéticamente distintos mediante la vía sexual, mientras la autoincompatibilidad parcial permite que ocurra autocruza o intercambio genético entre parientes muy cercanos, lo que podría resultar en una baja adecuación de los individuos (Charlesworth y Charlesworth 1987).

1.4 Sistemas de apareamiento

Los rasgos florales como el color, forma, tamaño, las recompensas ofrecidas a los polinizadores, la presencia de guías de néctar y el aroma, así como las particularidades en cuanto a la disposición de las funciones sexuales, determinan el sistema de apareamiento en las plantas, lo cual está vinculado de manera estrecha a los sistemas de cruza y a la capacidad de dispersión del polen, es decir, si éste puede llegar a flores de individuos genéticamente diferentes o limitarse a los estigmas de la misma flor o de flores cercanas como ocurre en

la geitonogamia (Ornduff 1969). Se reconocen diferentes sistemas de apareamiento, los cuales pueden determinarse a partir del índice de entrecruza de Cruden (OIC) (1977). El índice toma en cuenta tres atributos florales: apertura floral, separación temporal de las funciones sexuales (dicogamia) y separación espacial de los órganos sexuales (hercogamia). El índice asigna valores para cada atributo, el valor final (la suma de los valores para cada atributo) se reconoce dentro de alguna categoría de las cinco posibles: Cleistogamia = 0, autogamia obligada = 1, autogamia facultativa = 2, xenógama facultativa = 3 y xenógama obligada = 4 (Cuadro 1) (Cruden 1977; Dafni 1992). A continuación se describen las particularidades de cada tipo de sistema de apareamiento:

i) Cleistógamo: La polinización ocurre en flores cerradas de individuos autocompatibles, que están estructuralmente especializadas para la autopolinización.

ii) Autógamo obligado: La polinización de una flor se lleva a cabo forzosamente con su propio polen con o sin la presencia de vectores que lo promuevan.

iii) Autógamo facultativo: Las especies tienden principalmente a la autopolinización, pero también tienen capacidad de dispersar el polen mediante la presencia de vectores, para depositarlo en estigmas de flores distintas.

iv) Xenógamo obligado: Las flores necesitan ser polinizadas por granos de polen que provengan de individuos distintos, en este sistema de apareamiento los individuos son estrictamente autoincompatibles.

v) Xenógamo facultativo: Se favorece el entrecruzamiento, sin embargo algunos individuos tienen la capacidad de autopolinizarse si no se encuentran las condiciones necesarias para la entrecruza.

Cuadro 1. Atributos florales tomados en cuenta para determinar el índice de entrecruza (OCI) (1977), el resultado se genera a partir de la suma de todas las características.

Apertura de la flor	Puntuación	Dicogamia	Puntuación	Hercogamia	Puntuación
<1 mm	0	Homogamia	0	Ausencia	0
1 – 2 mm	1	Protoginia	0	Presencia	1
2 – 6 mm	2	Protandria	1		
>6 mm	3				

Los sistemas de apareamiento, también pueden ser evaluados a partir de la relación polen/óvulos (P/O), este índice fue propuesto por Cruden (1977) estableciendo que las especies xenógamas requieren de una gran cantidad de polen para estimular el entrecruzamiento ya que mucho de este se perderá en el transcurso. Por otra parte, las especies autógamas, presentan un mecanismo más eficiente para transferir el polen por lo que no necesitan producir una gran cantidad para que ocurra la polinización (Cuadro 2) (Dafni 1992).

Cuadro 2. Sistema de apareamiento estimado a partir del índice de entrecruza y la relación polen/ovulo (P/O) (Cruden 1977).

Sistema de apareamiento	OIC	Relación P/O (Promedios)
Cleistógamo	0	4.7:1
Autógamo	1	27.7:1
Autógamo facultativo	2	168.5:1
Xenógamo facultativo	3	796.6:1
Xenógamo obligado	4	5859.2:1

1.5 Fenología y sincronía floral

La fenología reproductiva es un carácter de historia de vida que describe las manifestaciones periódicas que ocurren en las plantas, como el inicio y patrón de floración, fructificación y liberación de semillas, así como la duración de cada etapa, lo cual se vincula con las variables meteorológicas y los cambios estacionales (Schwartz 2003).

Los estudios fenológicos pueden abordarse a nivel de individuos, poblaciones o comunidades, el inicio de la floración determina la estacionalidad de la reproducción y ésta generalmente coincide con el pico de disponibilidad de recursos tanto bióticos como abióticos, la tasa de floración determina el tamaño del despliegue floral, mientras que la longevidad floral se refiere a la duración de apertura de las flores (Janzen 1971). Todos estos aspectos intervienen en el éxito reproductivo de los individuos, a nivel de poblaciones se vincula con factores como la detección por parte de los florívoros, la disponibilidad de parejas, la disponibilidad de polinizadores y el patrón de floración (Fenner 1985).

Se pueden presentar distintos patrones de floración: **i)** Estable: se produce sobre un periodo de tiempo prolongado y las plantas exhiben pocas flores por día, **ii)** Cornucopia: ocurre por un periodo de tiempo más o menos largo, extendiéndose por varias semanas, en las cuales las plantas exhiben un gran número de flores, **iii)** Masiva: las plantas producen una gran cantidad de flores durante un periodo de tiempo muy corto y **iv)** Múltiple: se dan varios periodos de floración a lo largo del año (Gentry 1974).

A partir de los patrones de floración, se reconocen dos grupos de plantas, aquellas que exhiben sincronía y las que tienen una floración asincrónica. La sincronía floral ha sido explicada como una forma de promover una mayor atracción por parte de los polinizadores así como de los dispersores, éste tipo de floración también se puede presentar como una forma para saciar a los florívoros y a los depredadores de semillas, además de que se promueve el entrecruzamiento al tener una mayor cantidad de parejas disponibles (Janzen 1971; Gentry 1974).

Por su parte, en la floración asincrónica se favorece el movimiento de los polinizadores y dispersores de semillas, el tiempo de exposición de las flores es mayor y se puede dar en varios momentos, con lo que se reduce el riesgo de presentarse durante condiciones adversas para la polinización y dispersión. En poblaciones con una baja densidad y dispersión amplia, o en especies donde no todas las flores ofrecen recompensas para los polinizadores, la floración asincrónica podría resultar ventajosa, aumentando las distancias de movimiento del polen y reduciendo los encuentros entre polinizadores y flores sin recompensa, disminuyendo la frecuencia con la que los polinizadores reconocen el engaño durante su tiempo de forrajeo (Gentry 1974).

Sin embargo, una floración asincrónica puede reducir el éxito reproductivo, si el despliegue floral es muy bajo podría resultar en un número de parejas disponibles insuficientes para el flujo de polen en la población (Dieringer 1991; Domínguez & Dirzo 1995; Elzinga *et al.* 2007).

1.6 Visitantes florales: polinizadores y florívoros

El movimiento del polen viable entre las flores dará como resultado la polinización efectiva en las plantas, la cual depende en muchos de los casos de la acción de los polinizadores (Búrquez & Sarukhán 1980). Las flores ofrecen distintas recompensas para atraer a los vectores bióticos siendo los principales el polen y el néctar, pero también pueden ofrecer

exudados estigmáticos, lugares de refugio o anidamiento, fragancias, entre otros (Simpson & Neff 1983; Dafni 1984; Schiestl 2005). Las relaciones planta-polinizador se han reconocido como un complejo, en el que se encuentran especialistas obligados cuando una sola especie de polinizador ofrece servicios de polinización a una sola especie de planta. En este complejo también se encuentran las especies de plantas generalistas, con una variedad de polinizadores que ofrecen servicios de polinización a varias especies de plantas (Waser *et al.* 1996; Johnson & Steiner 2000; Fenster *et al.* 2004; Waser & Ollerton 2006).

Los síndromes de polinización se denominan a partir de características florales como el tamaño, la forma, el aroma y el color, como resultado de adaptaciones hacia algún tipo o grupo de polinizadores (Vogel 1954; Faegri & van der Pijl 1979; Waser 1983; Fenster *et al.* 2004). Entre los síndromes de polinización biótica se encuentran la quiropterofilia, ornitofilia, cantarofilia, esfingofilia, melitofilia y falanofilia. Particularmente, la melitofilia se refiere a la polinización por abejas, las características que presentan las flores melitófilas son anthesis diurna, coloraciones variables pero no totalmente rojas, la mayoría actinomorfas aunque también se presenta en flores cigomorfas, con producción de recompensas como néctar, polen y esencias florales por las que son atraídas las abejas (Lloyd & Barrett 1996; Grimaldi 1999).

Dentro de éste grupo de polinizadores, se encuentran tanto especies generalistas como oligolécticas. Las abejas pequeñas se consideran como polinizadores que visitan un gran número de especies de plantas (subfamilias Halictinae, Megachilinae, Meliponinae), mientras que las abejas de talla mediana y grande (subfamilias Anthophoridae, Euglossinae) han sido reportadas como polinizadores oligolécticos (Janzen 1971). Por ejemplo, la abeja *Macrocrotera pipiyolin* se considera especialista para *Opuntia excelsa* (Cactaceae) de donde obtiene sus recursos (Rodríguez-Vélez y Ayala 2010) y se propone que los géneros *Diadasia* y *Lithurge* pueden haber evolucionado con el género *Opuntia* (Michener *et al.* 1994; Mandujano *et al.* 1996).

Es importante tomar en cuenta que las relaciones planta-polinizador son mucho más complejas y no son explicadas solamente a partir de los rasgos florales, se ha encontrado especies de plantas que son visitadas por una gama de polinizadores taxonómicamente diversos (Lamborn & Ollerton 2000) sin embargo, los síndromes de polinización son muy útiles pues dan una idea general de las relaciones planta-polinizador y se puede recurrir a ellos cuando no se cuentan con información directa de las especies.

Además de la polinización, existen interacciones antagonistas durante la etapa reproductiva de las angiospermas; entre ellas, las relaciones planta-florívoro disminuyen el desempeño y la eficiencia del éxito reproductivo al causar daños durante la floración, los que pueden disminuir la adecuación de forma directa si dañan los órganos sexuales o indirecta si dañan los segmentos exteriores de las flores reduciendo la atracción de los polinizadores (Burgess 1991; McCall 2008), el daño ocasionado dependerá de la edad o tamaño de la planta y de la cantidad del tejido específico que sea alterado (Valverde *et al.* 2005).

La ingesta de las estructuras florales representa una fuente de nutrientes, agua y nitrógeno para los florívoros (Bandeili & Müller 2010). El consumo de estructuras florales por parte de coleópteros y lepidópteros puede disminuir la producción de semillas, porque las flores dañadas disminuyen la atracción de polinizadores y no reciben tantas visitas en comparación con las flores que no son afectadas (McCall 2008; Rohde y Ashman 2010). En la especie *Opuntia microdasys* (Cactaceae), las larvas del lepidóptero *Olycella aff junctolineella* consumen las flores, los frutos y las semillas ocasionando un daño en el 30% de estas estructuras, mientras que el daño por ortópteros también ha sido reportado en esta familia (e.g., *Opuntia bradtiana*, Plasencia-López 2003; *Turbinicarpus horripilus*, Matías-Palafox 2011 y *Ariocarpus kotschoubeyanus*, Arroyo 2014), afectando los segmentos exteriores y también las estructuras reproductivas al consumir el polen e incluso las anteras y el estigma por completo.

1.7 Depresión por endogamia

La depresión por endogamia ocurre cuando las cruces se dan entre individuos relacionados genéticamente y genera un incremento en el número de homócigos, dando como resultado una disminución en la producción de semillas viables y en ocasiones una reducción de biomasa, también puede afectar la etapa de germinación y la resistencia al estrés; dicho de otra forma, reduce la fecundidad y supervivencia de los individuos (Keller & Waller 2002).

En poblaciones donde los individuos solamente se reproducen por autocruza, se ha propuesto que después de varias generaciones la carga genética que origina la depresión endogámica puede ser eliminada, a partir de la expresión y eliminación de los alelos deletéreos presentes en el estado homócigo (Byers y Waller 1999). Si se trata de una población

con autocruza, los individuos heterocigotos tendrán ventajas al generar mayor intercambio de genes y por lo tanto mayor diversidad genética.

Contrario a lo que se espera en poblaciones con entrecruza donde ocurren autocruzas eventuales, ya que las mutaciones homocigas deletéreas no se eliminan, permanecen enmascaradas en los heterocigos resultando en niveles de depresión endogámica alta (Charlesworth & Charlesworth 1987; Barrett & Harder 1996; Muirhead & Lande 1997). A partir de simulaciones por computadora se ha establecido que la depresión endogámica puede afectar más a las poblaciones donde ocurren autocruzas ocasionales, siendo un factor que aumenta el riesgo de extinción (Mills & Smouse 1994), esta fuerza evolutiva disminuye la adecuación de los individuos en una población, haciéndolos susceptibles a la mortalidad debida al ambiente (Reed *et al.* 2002).

1.8 Biología de la reproducción en la familia Cactaceae

La familia Cactaceae pertenece a la división Magnoliophyta y al orden Caryophyllales, (APG III) (Stevens 2001). México es considerado como el centro más importante de concentración de cactáceas y el país con la mayor diversidad en América, de donde ésta familia es autóctona (Ortega-Baes & Godínez-Álvarez 2006; Arias 1993; Hernández *et al.* 2004). De acuerdo a los datos proporcionados por Hunt (1999) se reconocen un total de 48 géneros y 563 especies de las cuales alrededor del 80% se encuentran restringidas a límites territoriales (Hernández & Godínez 1994; Guzmán *et al.* 2003; Hernández-Oria *et al.* 2007).

En la familia Cactaceae, las flores surgen de las areolas y por lo general son actinomorfas, hermafroditas y presentan ovario ínfero, se encuentran cubiertas por el pericarpelo que puede estar alargado longitudinalmente y puede presentar areolas, tricomas o brácteas. Los estambres son numerosos, generalmente insertados en el tubo floral, el néctar es secretado en la cámara nectarial ubicada en la porción basal del hipantio, el gineceo se compone de una cavidad ovárica con numerosos óvulos y presenta un estilo que puede ser húmedo o seco (Bravo-Hollis 1978; Anderson 2001).

A pesar de que los atributos reproductivos son fundamentales para entender la dinámica de las poblaciones en especies raras hay pocos estudios que abordan este tema (Kearns

e Inouye 1993) (e.g., *Echinomastus erectocentrus* var. *acunensis*, Johnson 1992; *Ariocarpus fissuratus*, Martínez-Peralta 2007; *T. horripilus*, Matías-Palafox 2007 y *Mamillaria huitzilopochtli*, Flores-Martínez *et al.* 2013). Se estima que solamente el 2% de las especies de cactáceas han sido objeto de estudio de la biología reproductiva (Mandujano *et al.* 2010).

Además de la reproducción sexual, la propagación clonal ha sido reportada comúnmente dentro de la familia Cactaceae, en especies con diversas formas de crecimiento (e.g., *Lophophora* sp., Bravo-Hollis 1967; *Ferocactus histrix*, del Castillo 1994; *Opuntia spinosissima*, Negrón-Ortíz 1998 y *Stenocereus eruca*, Clark-Tapia & Molina-Freaner 2004). En cuanto a los sistemas de cruce, la subfamilia Pereskioideae presenta predominantemente entrecruza, mientras que en las subfamilias Opuntioideae y Cactoideae se encuentran la entrecruza, autocruza y sistemas mixtos (Mandujano *et al.* 2010). Por ejemplo, para especies globosas de la subfamilia Cactoideae, se ha reportado la entrecruza, con un sistema de apareamiento xenógamo (e.g., *T. horripilus*, Matías-Palafox 2007 y *Mamillaria grahamii*, Bowers 2002), mientras que en otras especies se presenta un sistema de cruce mixto y un sistema de apareamiento xenógamo facultativo (e.g., *Ferocactus robustus*, Piña 2000; *O. bradtiana*, Plasencia-López 2003 y *Melocactus curvinispinus*, Nassar & Ramírez 2004).

Los sistemas de autoincompatibilidad han sido determinados a partir de experimentos de polinización encontrándose en algunas especies (e.g., *S. eruca*, Clark-Tapia & Molina-Freaner 2004; *Neobuxbaumia macrocephala*, Valiente-Banuet *et al.* 1997; *E. erectocentrus* var. *acunensis*, Johnson 1992 y *Escontria chiotilla*, Oaxaca-Villa *et al.* 2006), sin embargo pocos estudios han desarrollado experimentos de crecimiento del tubo polínico para determinar qué tipo de autoincompatibilidad se presenta (*O. bradtiana*, Plasencia-López 2003).

Además del hermafroditismo y la simetría radiada, la presencia de polen y néctar es común en la familia, la polinización se da por vectores bióticos, entre los que se encuentran lepidópteros, coleópteros, dípteros e himenópteros. En cactáceas columnares, los polinizadores reportados son murciélagos, colibríes y esfíngidos (Valiente-Banuet *et al.* 1997; Fleming *et al.* 1998; Nassar & Ramírez 2004), mientras que las abejas son importantes polinizadores para las especies globosas (Nassar & Ramírez 2004; del Castillo & González-Espinosa 1988) y las especies de antesis diurna como las pertenecientes al género *Opuntia* (Mandujano *et al.* 1996). Algunos géneros de abejas reportados como polinizadores son *Diadasia*,

Melissodes, *Perdita*, *Ceratina*, *Lithurge* y *Agapostemon* (Grant *et al.* 1979; del Castillo & González-Espinosa 1988; Plasencia-López 2003).

Los estudios de biología reproductiva son importantes, ya que a partir de estos se describen eventos biológicos como el sistema de cruza, el sistema de apareamiento, la fenología floral y el éxito reproductivo de las plantas (Dafni 1992), en el caso de las cactáceas se ha estimado que sólo una semilla en cada 13 millones puede llegar a establecerse y reproducirse, presentando así muy bajo o incluso nulo reclutamiento en algunos años por la vía sexual (Mandujano *et al.* 2001), por lo que es necesario generar información acerca de las circunstancias que puedan afectar el reclutamiento de nuevos individuos dentro de una población (Barrett 2003).

1.8.1 Antecedentes para el género *Lophophora*

Género *Lophophora* J.M. Coult.

Las especies de este género son conocidas como “peyote”, palabra proveniente del náhuatl *Peyotl* que hace referencia a “sedoso” o “capullo”. El nombre genérico significa cacto que lleva crestas, en alusión a las areolas que generalmente están provistas de tricomas, son plantas pequeñas, globoso-aplanadas y solo presentan espinas en las plántulas, pero estas son deciduas, su crecimiento puede ser simple o formando colonias. Presenta costillas muy anchas y redondeadas, con pocos tubérculos bajos. Las flores se exhiben en el ápice, son pequeñas y rotadocampanuladas, de coloración blanco hasta con tintes rosas. El fruto es claviforme, de color rosado hasta rojo y las semillas son de color negro, tuberculado-rugosas (Bravo-Hollis 1967).

El género *Lophophora* pertenece a la subfamilia Cactoideae y está relacionado con los géneros *Echinocactus*, *Pelecyphora*, *Ariocarpus*, *Thelocactus* y *Obregonia*. Se distribuye en las zonas áridas de la altiplanicie, en los estados de Chihuahua, Coahuila, Nuevo León, Tamaulipas, Zacatecas, San Luis Potosí y Querétaro, extendiéndose hasta el sur de Texas y Nuevo México. Su ocurrencia está asociada a planicies y lomeríos, formando parte de la vegetación del matorral xerófilo junto con *Larrea tridentata*, *Prosopis juliflora*, *Fouquieria splendens*, *Agave lechuguilla*, entre otros (Anderson 2001).

La situación taxonómica de este género no es clara debido a que presenta plantas con distintas formas en las distintas etapas de desarrollo, por lo que han sido consideradas como variedades e incluso como especies distintas, se han descrito 7 variedades de *Lophophora williamsii* (Bravo-Hollis 1967) y actualmente se cree que el género forma un complejo de cinco especies: *L. alberto-vojtechii*, *L. diffusa*, *L. fricii*, *L. koehresii*, y *L. williamsii* (Terry 2008) (Fig. 1). Sin embargo, sólo se reconocen dos especies que son *L. diffusa* (Croizat) Bravo 1967 y *L. williamsii* (Lemaire ex Salm-Dyck) J.M. Voulter 1994. (Anderson 2001).

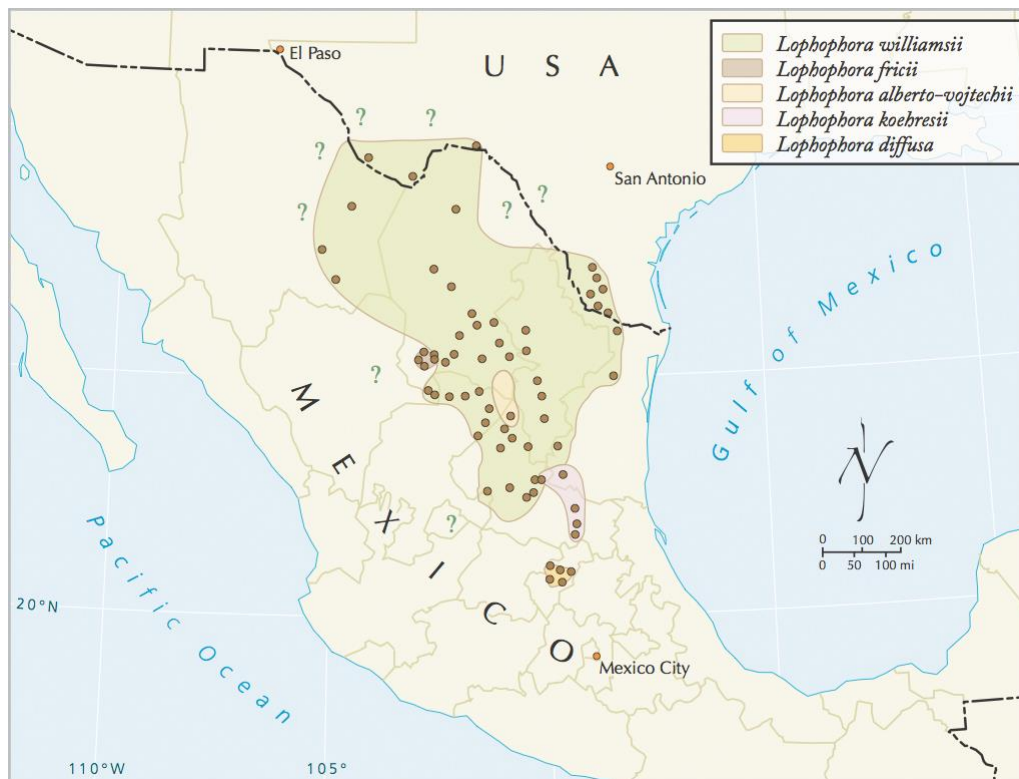


Figura 1. Distribución del género *Lophophora*. Fuente: Terry (2008).

El género tiene gran importancia ecológica y cultural, siendo *Lophophora williamsii* la especie más reconocida, debido a su utilización desde la época prehispánica en los cultos médico-religiosos a causa de sus efectos alucinógenos, esta especie cuenta con alrededor de 60 alcaloides siendo el más importante la mescalina. Entre los grupos étnicos que utilizan este cactus en sus rituales se encuentran los Huicholes, originarios de Jalisco, Nayarit, Durango y Zacatecas, y los Tarahumaras, originarios de Chihuahua (Batis & Rojas-Aréchiga

2002; Anderson 2001). Actualmente tanto *L. diffusa* como *L. williamsi* se encuentran incluidas en la NOM-059-SEMARNAT-2010 y en la lista roja de la IUCN debido a la extracción y comercialización ilegal (Guzmán *et al.* 2003; NOM-059-SEMARNAT 2010).

Los estudios de *Lophophora diffusa* han estado enfocados a describir las características morfológicas y de distribución (Anderson 2001). En lo referente a aspectos de germinación, se reporta un porcentaje del 60% en semillas con un pre-tratamiento de escarificación, un 56% con pre-tratamiento de giberelina y del 51% en semillas sin un tratamiento previo (Trujillo-Hernández 2002).

A partir de un estudio relacionado con la dinámica poblacional, se describe un patrón de distribución agregado para dos poblaciones, cuyas densidades son de 2.22 individuos/m² para el municipio de Peña blanca, Qro., y de 9.84 individuos/m² para el caso de Higuierillas, Qro., ambas poblaciones tienen escasez de individuos en la categoría de juveniles (Álvarez-Hidalgo *et al.* 1999). Además, se ha encontrado una asociación entre *Lophophora diffusa* y dos especies de arbustos que funcionan como nodrizas (*Larrea tridentata* y *Acacia* sp.) (Zuñiga *et al.* 2005).

El trabajo más directo de biología reproductiva y estructura poblacional es el reportado por Díaz (2013) en el que se encontró una escasez de plántulas y adultos, con una lambda (λ , tasa finita de crecimiento poblacional) promedio que indica una disminución del 11% anual de la población. La especie fue reportada como autoincompatible al no encontrar frutos provenientes de los tratamientos de autopolinización, la floración se dio a finales de la primavera y durante el verano, las flores fueron polinizadas principalmente por himenópteros y depredadas por ortópteros.

2. Justificación

En especies amenazadas, que presentan poblaciones pequeñas o aisladas, los rasgos reproductivos son importantes ya que pueden limitar las etapas posteriores a las de germinación y establecimiento (Camargo-Smidt *et al.* 2006). El estudio de la biología reproductiva y la estructura poblacional en *Lophophora diffusa* permite entender el estado de conservación de sus poblaciones y los factores que afectan el éxito reproductivo de los individuos.

3. Objetivos

General

- ❖ Determinar la estructura poblacional y describir los aspectos relacionados con la biología reproductiva en una población de *Lophophora diffusa*.

Particulares

- ❖ Generar un mapa de la población.
- ❖ Categorizar a la población a partir de la cobertura y conocer el porcentaje de individuos reproductivos en cada categoría.
- ❖ Describir el periodo de floración (inicio, duración y nivel de sincronía).
- ❖ Establecer el sistema de cruce y de apareamiento.
- ❖ Determinar el éxito reproductivo a nivel individual, así como determinar si existe limitación por polen.
- ❖ Conocer la frecuencia y actividad de los visitantes florales (polinizadores y florívoros) para *Lophophora diffusa*, así como su identificación taxonómica.
- ❖ Comparar a los visitantes florales de *Lophophora diffusa* con los de dos especies de cactáceas (*Thelocactus leucacanthus* var. *schmollii* y *Coryphantha radians*).
- ❖ Determinar si hay depresión por endogamia en la población.

4. Metodología

4.1 Especie de estudio

Lophophora diffusa (Croizat) Bravo

Esta especie pertenece al género *Lophophora*, subfamilia Cactoideae, Tribu Cacteeae (Anderson 2001). Fue reconocida como una entidad taxonómica independiente en el año 1944 cuando León Croizat incluyó su descripción en la revista *Desert Plant Life* (Sánchez 2006). Son cactáceas que presentan espinas deciduas sólo mientras son plántulas. Los individuos son solitarios en su mayoría, aunque pueden llegar a formar grupos clonales, la epidermis tiene una coloración verde grisácea tintes amarillentos en ocasiones. Su tallo es globoso y algo aplanado (de 2 a 7 cm de altura y de 5 a 12 cm de diámetro), en época de secas los individuos se contraen por la pérdida de agua y no sobresalen mucho del suelo. En estado juvenil, presentan podarios escasos, grandes e irregularmente redondeados; en las plantas más longevas es común encontrar la forma tuberculada, con tubérculos pentagonales o hexagonales exhibiéndose un poco más pronunciados y dispuestos en costillas, las areolas son pequeñas y presentan tricomas de color blanco que no alcanzan gran tamaño. Se ha reportado que la floración ocurre entre marzo y septiembre (Anderson 2001; Díaz 2013) y que es una especie autoincompatible (Smith 2003). Las flores presentan coloraciones que van desde el blanco siendo el más común, hasta con tintes rosados o con menos frecuencia blanco amarillentos, con un tamaño promedio de 2.5 cm de largo y entre 1.3 y 2.2 cm de diámetro; el pericarpelo es verde sin espinas y el tubo receptacular blanco verdoso, con escamas exteriores verdes de 2 a 6 mm de largo, lanceoladas con el ápice provisto de una espina; segmentos exteriores del perianto lanceolados y con el margen entero, blancos con una línea media verde; los segmentos interiores del perianto se presentan en dos series lineares, con el margen entero y el ápice algo redondeado; estambres blancos con anteras amarillas; estilo y lóbulos del estigmas blancos (Fig. 2). El fruto es claviforme de coloración rosa claro hasta rosa purpúreo al madurar, con semillas piriniformes y testa tuberculada (Bravo 1967; Sánchez-Mejorada 1982; Zepeda 2010).

A diferencia de *L. williamsii*, las plantas de *L. diffusa* no forman costillas rectas y los podarios son grandes, anchos y muy planos (sólo en ocasiones se elevan formando plantas tuberculadas), el carácter más distintivo es que el cuerpo alcanza mayores dimensiones y es más succulento; la epidermis es muy delgada y de consistencia muy suave (Bravo 1967). *Lophophora diffusa* cuenta con el basónimo de *Lophophora echinata* var. *diffusa* Croizat 1944 y con los sinónimos: *Lophophora williamsii* var. *diffusa* (Croizat) G.D.Rowley 1979, *Lophophora diffusa* var. *koehresii* Ríha 1996, *Lophophora viridescens* (Halda) Halda 1997, *Lophophora williamsii* var. *koehresii* (Ríha) Grym 1997, *Peyotl diffusus* (Croizat) Sotomayor Arredondo & Martínez-Méndez 2001, *Peyotl koehresii* (Ríha) Sotomayor, Arredondo & Martínez-Méndez, 2001, *Lophophora diffusa* var. *viridescens* Halda 1997, *Lophophora viridescens* (Halda) Halda 1997, *Peyotl viridescens* (Halda) Sotomayor, Arredondo & Martínez-Méndez 2001 (Sánchez 2006).



Figura 2. Individuo de *L. diffusa* en floración. Foto: Oscar Sandino Guerrero Eloisa.

Lophophora diffusa es conocida con los nombres de: peyote queretano, falso peyote y peyote liso. Es una especie endémica del semidesierto Queretano. Tiene una distribución geográfica limitada a Querétaro e Hidalgo ocupando un área aproximada de 775 km², en la depresión formada por el río Estórax entre los 1000 y los 2000 m s.n.m. (Anderson 1996; Sánchez 2006). Sánchez (2006) reporta que la ocurrencia de *L. diffusa* en Hidalgo se presenta de manera marginal, en los límites del estado de Querétaro, en la localidad conocida

como los Baños de Xajhá en el municipio de Zimapán. Las localidades registradas en Querétaro son: La Florida, Cadereyta de Montes; Solidaridad, Peñamiller; Mazatiapan, Pinal de Amoles (Fig. 3) (INE-SEMARNAP 1999; Scheinvar 2004; Gómez-Hinostrosa *et al.* 2013). La especie se desarrolla entre los matorrales arbustivos, constituidos en su mayoría por individuos de *Larrea tridentata*, *Fouquieria splendens*, *Mimosa* sp., *Acacia* sp., *Karwinskia* sp. y *Bursera* sp. (Zuñiga *et al.* 2005; Díaz 2013); en los lomeríos pedregosos con poca inclinación o depósitos aluviales derivados de rocas calizas y lutitas, estos suelos se caracterizan por presentar un pH alto (7.6 a 7.8) y ser pobres en materia orgánica (Zamudio 1992).

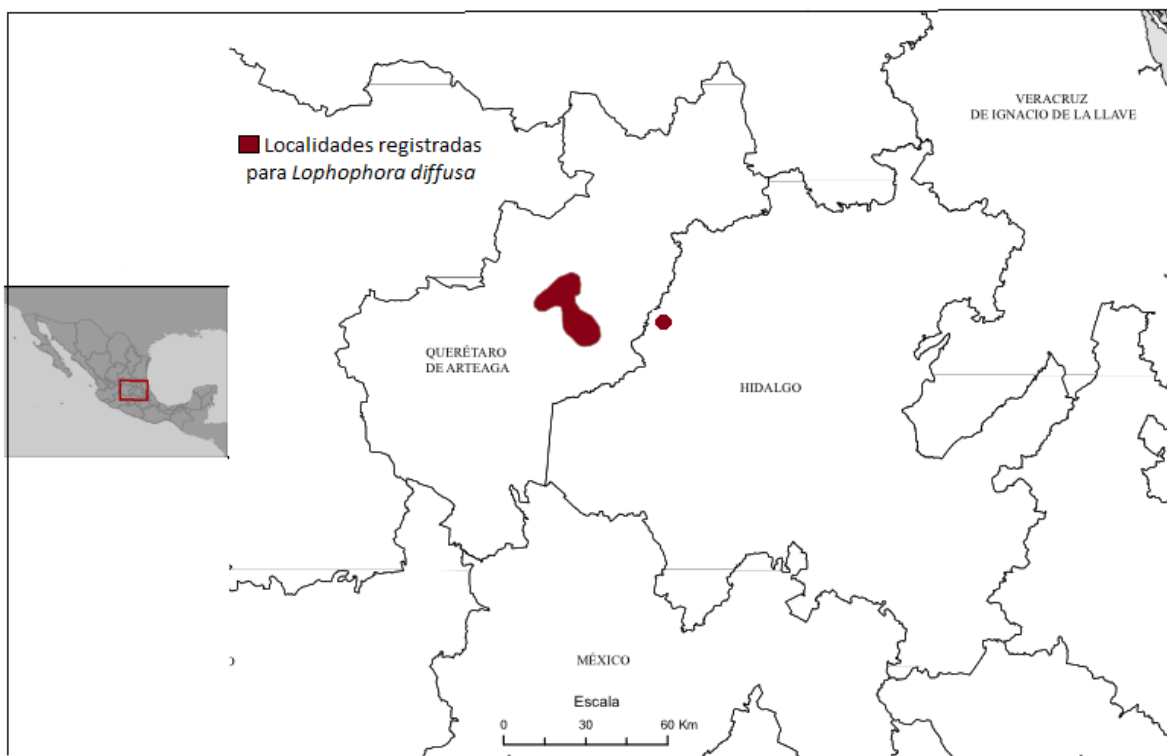


Figura 3. Distribución de *Lophophora diffusa* (modificado de Gómez-Hinostrosa *et al.* 2013).

A pesar de que existen instrumentos que dan protección indirecta a esta especie mediante el programa de Manejo de la Reserva de la Biosfera Sierra Gorda (INE-SEMARNAP 1999), no existen proyectos de manejo ni acciones específicas para su conservación (Sánchez 2006). *L. diffusa* es considerada como una especie rara debido a su nicho ecológico específico y su distribución limitada, aun cuando localmente es abundante, se encuentra en riesgo debido a la extracción de sus individuos ya sea por los coleccionistas, para la obtención de alcaloides con fines medicinales o para consumo por la atribución errónea de propiedades psicodélicas (Sánchez-Mejorada 1982; Anderson 1996; Hernández & Godínez

1994; Arreguín *et al.* 1997; Sánchez 2006). De acuerdo con Anderson (1996) las poblaciones de esta especie presentan menor diversificación en su acervo genético y un reducido porcentaje de mescalina con tan sólo el 1.2 % del total de alcaloides, entre los que la peyotina representa el 82%, éste alcaloide ha tenido uso terapéutico por sus propiedades analgésicas (Smith 2003). Debido a estas condiciones y a la modificación de su hábitat, actualmente se encuentra en el apéndice II del CITES (Anderson 2001), aparece como Amenazada (A) en la NOM-059-SEMARNAT-2010, reconociéndose como una especie prioritaria para la conservación (SEMARNAT 2014) y como Vulnerable para la IUCN (IUCN 2007).

4.2 Descripción del sitio de estudio

El proyecto se desarrolló en la localidad El Agua de Ángel, que se encuentra en el municipio de Peñamiller, Querétaro. En las coordenadas 20° 57' y 21° 14' latitud Norte y 99° 42' y 100° 02' longitud Oeste. El clima predominante es semicálido-semiseco resumiéndose como BS_{hw} (e) de acuerdo a la clasificación de Köppen modificada por García (1988). La estación Peñamiller reporta una temperatura promedio anual de 21.7 °C. Las lluvias son de abril a octubre, con picos en junio (81.9 mm) y septiembre (82.3 mm) y una precipitación anual promedio de 456 mm. El tipo de vegetación que predomina es el matorral xerófilo micrófilo (Fig. 4).



Figura 4. Sitio de estudio, El Agua de Ángel, Peñamiller, Querétaro. Foto: María Isabel Briseño Sánchez.

4.3 Mapa y censo de la población

Con el fin de ubicar a los individuos que formarían parte del estudio fenológico, se tomó una muestra de plantas (sin un área en específico), las cuales fueron etiquetadas mediante alambre y chaquiras de colores, generando un código de números consecutivos, las marcas fueron colocadas en el sustrato junto a cada planta mediante un clavo. Se obtuvo el mapa de distribución de los individuos, para lo cual se utilizó un sistema de coordenadas polares, tomando un punto de referencia a partir del cual se midió el ángulo por medio de una brújula y la distancia con una cinta métrica hacia los demás individuos, los datos se convirtieron posteriormente en coordenadas cartesianas x , y (Cuadro 3) (Zepeda 2010).

Cuadro 3. Fórmulas para convertir coordenadas polares (ángulo y distancia) a coordenadas x , y .

Coordenadas	x	y
Individuo 1 (tomado como punto de referencia)	$x_1 = 0$	$y_1 = 0$
Individuo 2	$x_2 = x_1 + \text{sen}(\text{ángulo} \times \text{distancia})$	$y_2 = y_1 + \text{cos}(\text{ángulo} \times \text{distancia})$
Individuo n	$x_{n+1} = x_n + \text{sen}(\text{ángulo} \times \text{distancia})$	$y_{n+1} = y_1 + \text{cos}(\text{ángulo} \times \text{distancia})$

4.4 Estructura poblacional y capacidad reproductiva

Se midió el diámetro de cada uno de los individuos con un calibrador vernier, para determinar la estructura poblacional a partir de la cobertura en cm^2 , con la fórmula del área del círculo $\pi (r^2)$. Se realizó la distinción entre individuos solitarios y cespitosos (Fig. 5), considerándose cespitosos si se encontraban dos o más tallos con una distancia menor a 0.5 cm entre ellos. En ese caso, se sumaron las coberturas de cada tallo para obtener la cobertura total; se establecieron seis categorías de tamaño a partir de lo propuesto por Díaz (2013), tomando en cuenta la cobertura a partir de la cual las plantas ya desarrollan estructuras reproductivas y considerando el tamaño de las plantas con crecimiento vegetativo (Cuadro 4). El registro de la cobertura se obtuvo para el 2014 y 2015. Además, para cada uno de

los individuos se registró la altura en cm y el número de tubérculos para obtener los valores promedio en la población.

Cuadro 4. Categorías de tamaño en la población de *Lophophora diffusa* a partir de la cobertura en cm².

Categoría de tamaño	Rango de cobertura cm²
Plántula	0.1-3.0
Juvenil	3.1-10
Adulto 1	10.1-23
Adulto 2	23.1-38
Adulto 3	38.1-55
Adulto 4	>55

Para cada categoría de tamaño se obtuvieron los porcentajes de plantas reproductivas, así como el porcentaje de frutos y el promedio de semillas producidas por fruto y por planta, obteniendo así los valores de fertilidad de los individuos (Matías-Palafox 2007; Martínez-Ramos *et al.* 2015).



Figura 5. Individuo solitario (arriba) y cespitoso (abajo) de *L. diffusa*. Fotos: Oscar Sandino Guerrero Eloisa.

4.5 Fenología y sincronía floral

Se realizaron censos mensuales de septiembre del 2014 a noviembre del 2015 para conocer la fenología reproductiva y el pico de floración de *Lophophora diffusa* ($n = 420$ individuos), en cada censo se registraba la presencia de botones, flores y frutos. Para conocer el grado de sincronía presente en la población, se calculó el índice de Marquis (1988) el cual estima la sincronía tomando en cuenta tanto la intensidad como la duración de la floración dada como:

$$S = \sum_{t=0}^n \frac{X_t}{\sum_{t=0}^n X_t} (P_t)$$

Donde X_t es el número de flores registradas en antesis durante el tiempo t , $\frac{X_t}{\sum_{t=0}^n X_t}$ es la proporción de flores registradas en antesis en el tiempo t del número total de flores que florecieron en el año, n es el número de censos por año y P_t es la proporción de individuos con flor censados durante el tiempo t .

Se realizó un análisis de correlación no paramétrica de rangos de Spearman Rho, para determinar si existe una relación entre el tamaño de las plantas (cobertura cm^2) y el esfuerzo reproductivo (número de flores producidas) (Plasencia-López 2003; Martínez-Peralta 2007).

4.5.1 Comportamiento y marcha floral

Se seleccionaron 27 flores de plantas diferentes tomadas al azar, de las cuales se estimó la longevidad floral a partir del seguimiento desde la apertura hasta su cierre definitivo. Se registró la antesis para cada flor, midiendo el diámetro del perianto (cm) con un calibrador vernier en intervalos de una hora (a partir de las nueve de la mañana y hasta las seis de la tarde cuando todas las flores estaban cerradas). También se emplearon microcapilares de 5 μl para coleccionar el néctar pero no se encontró presencia de ésta recompensa floral. Durante estos mismos intervalos y con la ayuda de una lupa se registró el estado de los órganos sexuales para establecer la existencia de dicogamia: i) la dehiscencia de las anteras se consideró presente cuando éstas presentaban aspecto granuloso debido a la liberación de

polen o bien cuando existía presencia de polen en el perianto, y ii) la receptividad del estigma fue considerado presente cuando los lóbulos estaban totalmente abiertos. Se construyeron diagramas con los datos obtenidos para observar el comportamiento de las variables a través del tiempo (Martínez-Peralta 2007).

4.6 Sistema de cruza

Para determinar el sistema de cruza presente en la especie, realizaron los siguientes grupos de polinización experimental más el grupo control:

A) Grupo control: Flores marcadas que se dejaron expuestas a los polinizadores sin ninguna manipulación ($n = 28$).

B) Entrecruza artificial: flores marcadas y aisladas de visitantes florales por medio de bolsas de tul. Las flores fueron polinizadas manualmente con un pincel, a partir de la mezcla de polen de 10 flores diferentes a la muestra trabajada ($n = 18$).

C) Autocruza forzada: flores marcadas y aisladas de los visitantes florales por medio de bolsas de tul antes de que abrieran, polinizadas manualmente con el polen proveniente de la misma flor ($n = 25$).

D) Autocruza natural: flores aisladas de visitantes florales por medio de bolsas de tul antes de que éstas abrieran, sin ninguna manipulación con el fin de detectar si la especie es capaz de autopolinizarse sin ayuda de un vector biótico ($n = 25$).

E) Suplemento de polen: Flores expuestas a los polinizadores y a las cuales se adicionó en el estigma una mezcla de polen de 10 flores diferentes ($n = 18$).

De todos los tratamientos se colectaron los frutos una vez que se encontraban maduros (entre uno y dos meses), contando el número de semillas para cada uno. El éxito reproductivo se analizó en relación al *fruit set* y *seed set*, tomando el promedio de frutos y semillas desarrollados por tratamiento. Los resultados obtenidos para el *fruit set* se compararon mediante un modelo log-lineal para proporciones con error tipo binomial, analizando las diferencias entre tratamientos con pruebas de contrastes tipo *t*. Los datos de *seed set* fueron analizados mediante un modelo generalizado usando error tipo Poisson para los conteos, evaluando diferencias entre tratamientos mediante pruebas de contrastes tipo *t* (Crawley 1993). El análisis de datos se realizó mediante el paquete estadístico JMP 5.0.1 (SAS

2001). A partir del *fruit set* para los tratamientos de polinización, se determinó el índice de entrecruza (Mandujano *et al.* 2010).

Además del análisis descrito anteriormente, se tomó en cuenta el % de semillas producidas a partir del grupo control (P_o) entre el % de semillas producidas en el tratamiento de polen suplementario (P_s) para determinar si existe limitación por polen $L=1-(P_o/P_s)$ (Kearns e Inouye 1993; Larson & Barrett 1999).

A partir del experimento de polinización, también se calculó el índice de entrecruza de Mandujano *et al.* (2010), a partir de la fórmula:

$$t_e = w_x / (w_x + w_s)$$

En donde w_x representa la proporción de frutos obtenidos por autocruza y w_s representa la proporción de frutos obtenidos de entrecruza.

4.7 Sistema de apareamiento

Para conocer el sistema de apareamiento en la población, se estimó el índice de entrecruza de Cruden (OCI) (Cruden 1997) y la relación polen/óvulo (P/O) (Cuadro 5). Para el OCI se consideró el diámetro de la corola a la hora máxima de apertura registrada durante la marcha floral (Mandujano *et al.* 1996), se categorizó el tamaño de la flor y se asignó un puntaje como sigue: 0 = flores de 1 mm de diámetro; 1 = flores de 1.1 a 2 mm de diámetro; 2 = flores de 2.1 a 6 mm de diámetro y 3 = flores de más de 6 mm de diámetro. Para saber si se presenta una separación espacial entre los órganos sexuales (hercogamia) se tomaron los datos obtenidos de la morfometría floral (Dafni 1992), realizada a partir de una muestra de 25 flores de distintas plantas colectadas al azar y guardadas en frascos de plástico que contenía formaldehído-alcohol (FAA) para su conservación, posteriormente en laboratorio se diseccionaron y se realizaron las medidas necesarias (Cuadro 6, Fig. 6), para determinar la existencia de diferencias significativas entre las longitudes de los pistilos y de los estambres, los datos se analizaron con una prueba de *t* pareada. A partir de esto se asignaron 0

puntos si no se presentaba hercogamia y un punto si se presentaba. La separación temporal entre los órganos sexuales (dicogamia), se determinó a partir de los datos tomados durante la marcha floral, cuando se registró el comportamiento de los órganos sexuales; a la presencia de homogamia se asignó un puntaje de 0, y a la presencia de protandria o protoginia se asignó un punto.

Cuadro 5. Sistema de apareamiento estimado a partir del índice de entrecruza de Cruden (1977) y la relación polen/ovulo (P/O).

Sistema de apareamiento	OIC	Relación P/O (Promedios)
Cleistógamo	0	4.7:1
Autógamo	1	27.7:1
Autógamo facultativo	2	168.5:1
Xenógamo facultativo	3	796.6:1
Xenógamo obligado	4	5859.2:1

Para estimar la proporción polen/óvulos, se realizó el conteo de óvulos totales por flor en el laboratorio (utilizando las mismas flores de las que se obtuvo la morfometría), diseccionando cada muestra y visualizándola con un microscopio estereoscópico, obteniendo el número promedio de óvulos por flor. Se siguió el mismo procedimiento para obtener el número de anteras por flor, adicionalmente se tomó una muestra de 23 anteras de flores y plantas diferentes colocándolas en microtubos de 1.5 ml, a cada tubo se adicionó 1 ml de agua destilada y se homogenizó con un agitador vórtex, del mililitro se tomaron alícuotas de 100 µl para contar los granos de polen usando un microscopio estereoscópico hasta contabilizar todo el volumen. A partir de estos datos se calculó el número de granos de polen por flor (Kearns e Inouye 1993).

Cuadro 6. Medidas florales empleadas para conocer el sistema de apareamiento en *Lophophora diffusa*.

Medidas tomadas para cada flor

1. Altura de la flor
2. Diámetro del perianto
3. Altura del estilo
4. Número de lóbulos del estigma
5. Longitud de los estambres
6. Número de estambres
7. Numero de óvulos
8. Numero de granos de polen

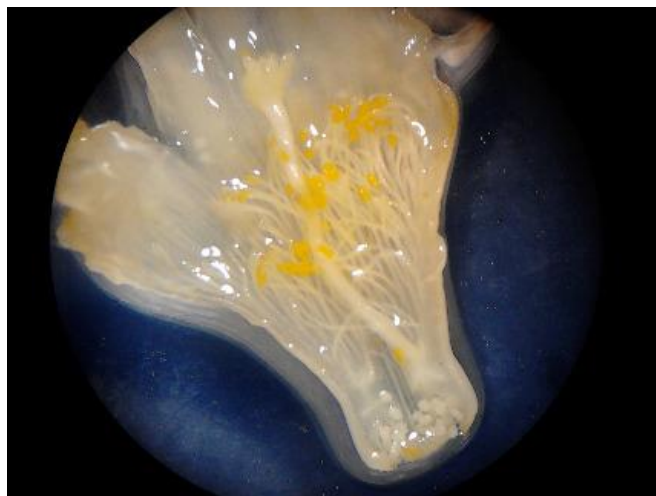


Figura 6. Vista en microscopio estereoscópico de una flor disecionada. Foto: María Isabel Briseño Sánchez

4.8 Visitantes florales y síndrome de polinización

Se utilizó un grupo de flores de plantas diferentes tomadas al azar ($n = 32$), para cada flor se realizaron observaciones durante 15 minutos en intervalos de una hora durante la anthesis floral, con un horario de observación de 8:00 – 16:00 (obteniendo 120 minutos de observación a lo largo del día), esto fue realizado 4 días diferentes repartidos a lo largo del periodo de floración obteniendo un total de 64 horas/observador durante la época reproductiva en el 2015. Se realizaron colectas mediante trampas mortales de acetato de etilo, los visitantes florales fueron montados con alfileres entomológicos para su posterior identificación. Las abejas fueron identificadas con el manual *The Bee Genera of North and Central America* de Michener *et al.* 1994. Se registró la frecuencia de visitas por morfoespecie y el comportamiento de los visitantes florales, describiendo si eran polinizadores o florívoros. (Martínez-Peralta 2007).

Debido a que durante uno de los censos de fenología, otras dos especies de cactáceas, *Thelocactus leucacanthus* spp. *schmollii* (Werderm.) Mosco & Zanovello y *Coryphantha radians* (de Candolle) Britton & Rose, se encontraban en floración, se realizaron observaciones y colecta de visitantes florales para cada una ($n = 16$). Se realizó una prueba de χ^2 y residuales ajustados para determinar si existen diferencias entre las especies de polinizadores y las frecuencias de visitas para las tres especies de cactáceas.

4.9 Depresión por endogamia

Se calculó la depresión endogámica (δ) a partir del éxito reproductivo, comparando la producción de frutos y semillas correspondientes a los tratamientos de autocruza y entrecruza de los experimentos de polinización (Charlesworth & Charlesworth 1979) mediante la fórmula:

$$\delta = 1 - \left(\frac{\text{Autocruza}}{\text{Entrecruza}} \right)$$

El resultado puede tomar valores de 0 a 1, donde un valor $\neq 0$ indica algún grado de depresión endogámica y un valor de 0 representa que no hay depresión por endogamia para la población.

5. Resultados

5.1 Mapa y censo de la población

Se muestra la ubicación de los individuos de *Lophophora diffusa* (Fig. 7) presentes en el sitio de estudio, con los cuales se realizaron los censos de fenología reproductiva ($N = 420$ individuos). Se observa que las plantas se encuentran formando grupos en un área de 25 por 15 metros aproximadamente.

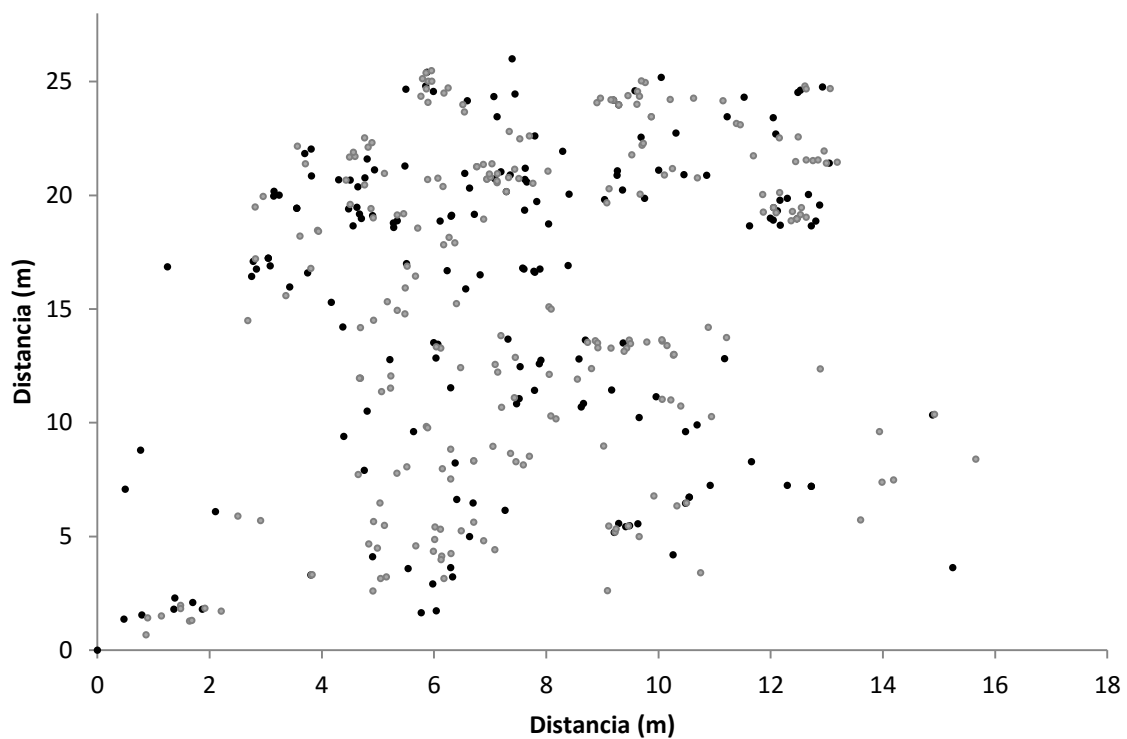


Figura 7. Ubicación de los individuos de *Lophophora diffusa* ($N = 420$) en la población de la localidad El Agua de Ángel, Querétaro, México. Los círculos negros corresponden a los individuos reproductivos y los grises a los no reproductivos.

5.2 Estructura poblacional y capacidad reproductiva

Los resultados obtenidos de la estructura poblacional, muestran que la categoría mejor representada para el 2014 es la de Adultos 1 con el 23% de los individuos, mientras que para el 2015 fue la de Adultos 2 con el 22%. Las menores representadas son las de Adultos 3 con el 9% para los dos años, seguida de Plántulas con 10% para el 2014 y 14% para el siguiente año (Figura 8a). Se determinó que el 76% son individuos solitarios y solamente el 24% son cespitosos (con más de un tallo).

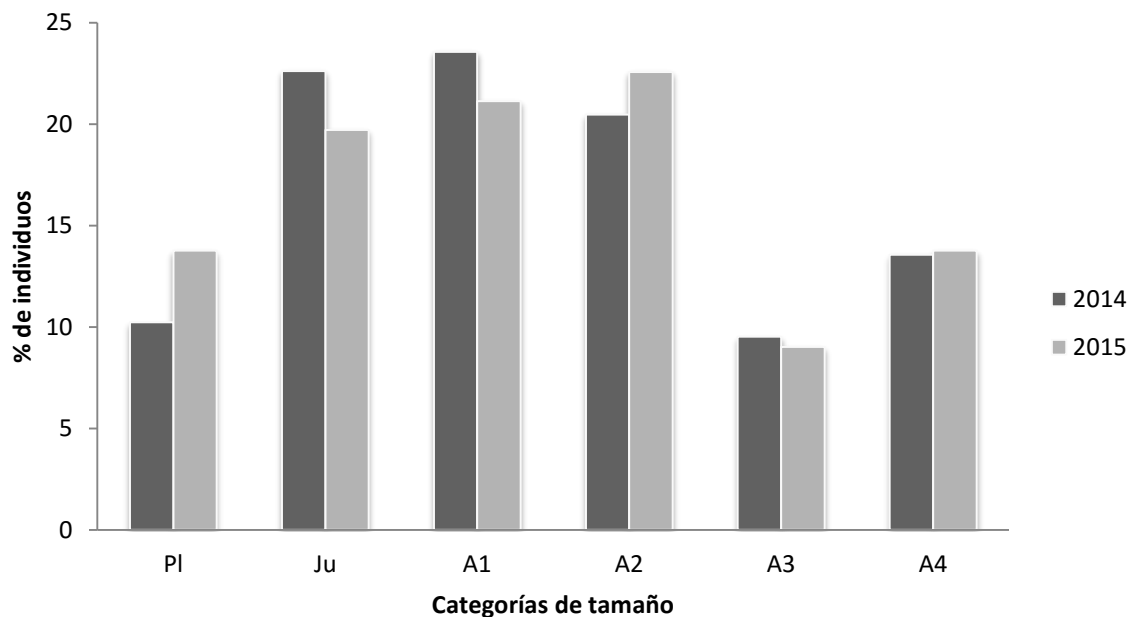


Figura 8a. Estructura poblacional (% de individuos. $N = 420$) de *Lophophora diffusa* en la población de la localidad El Agua de Ángel, Querétaro, México. PI = Plántulas ($0.1-3.0 \text{ cm}^2$), Ju = Juveniles ($3.1-10.0 \text{ cm}^2$), A1 = Adultos 1 ($10.1-23 \text{ cm}^2$), A2 = Adultos 2 ($23.1-38 \text{ cm}^2$), A3 = Adultos 3 ($38.1-55 \text{ cm}^2$), A4 = Adultos 4 ($>55 \text{ cm}^2$).

El 42% de las plantas son reproductivas, pero solamente el 28% llegó a formar frutos. La producción de frutos por planta fue de 1.80 ± 0.1 ($\bar{X} \pm e.e.$) con un máximo de siete y un mínimo de un fruto ($n = 116$). Las semillas obtenidas por fruto fueron de 26.60 ± 1.05 ($\bar{X} \pm e.e.$) con un mínimo de 14 semillas y un máximo de 46 semillas por fruto. En cuanto a las semillas producidas por individuo, se encontró un valor de 43.22 ± 4.23 ($\bar{X} \pm e.e.$) con un mínimo de 14 y un máximo de 168 semillas formadas por planta ($n = 44$).

Las plántulas (10% de la población) son individuos no reproductivos, y sólo el 2% de la categoría juveniles presentaron flores, sin embargo ninguno llegó a formar frutos. Los tallos son reproductivos a partir de los 3.6 cm de diámetro (10.1 cm^2 de cobertura). Se observa el mayor porcentaje de individuos reproductivos para los tres últimos rangos de tamaño encontrando el 15% en la categoría de Adultos 2 y solamente seis individuos no reproductivos en la última categoría de tamaño ($> 55 \text{ cm}^2$) (Fig. 8b).

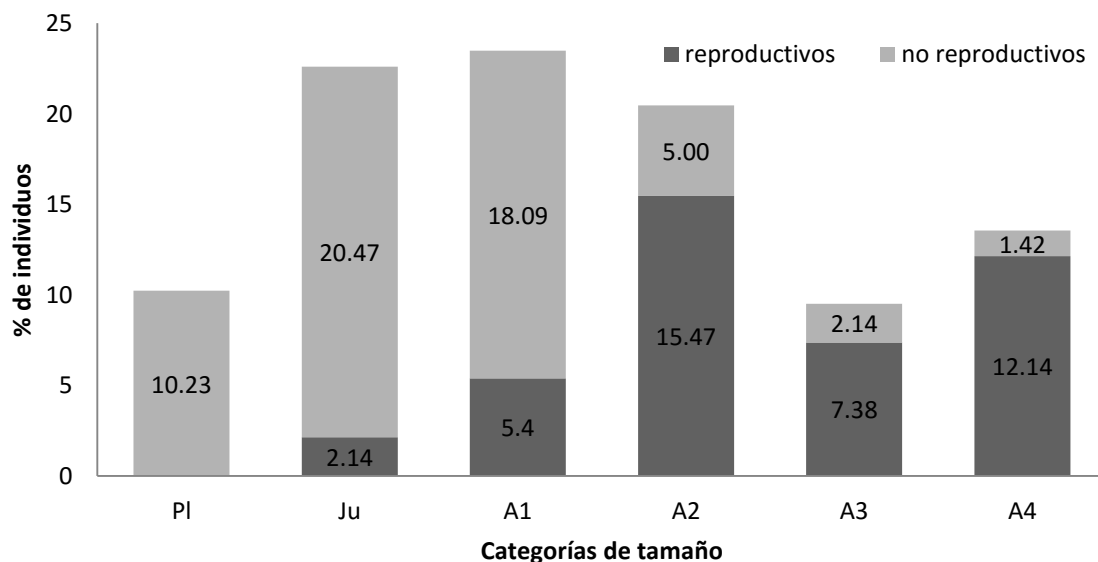


Figura 8b. Porcentaje de individuos reproductivos ubicados en cada categoría de tamaño (*Lophophora diffusa*, $N=420$ individuos) en la población de la localidad El Agua de Ángel, Querétaro, México. PI = Plántulas ($0.1-3.0 \text{ cm}^2$), Ju = Juveniles ($3.1-10.0 \text{ cm}^2$), A1 = Adultos 1 ($10.1-23 \text{ cm}^2$), A2 = Adultos 2 ($23.1-38 \text{ cm}^2$), A3 = Adultos 3 ($38.1-55 \text{ cm}^2$), A4 = Adultos 4 ($> 55 \text{ cm}^2$).

La cobertura promedio de los individuos solitarios es de 16.5 cm² y la de los individuos cespitosos es de 71.1 cm². Los individuos solitarios muestran un promedio de 8 areolas mientras que los individuos cespitosos tienen un promedio de 34 areolas y presentan entre 2 y 17 tallos (Cuadro 7).

Cuadro 7. Medidas promedio \pm e.e. (valores min. y máx.) del número de tallos y areolas, cobertura y altura promedio de los individuos de *Lophophora diffusa* en la población de la localidad El Agua de Ángel, Querétaro, México.

	Número de individuos censados	Porcentaje de individuos censados	Número de tallos	Cobertura (cm ²)	Altura (cm)	Número de areolas
Individuos solitarios	326	76	1	16.5 \pm 0.7 (0.19 – 70.8)	1.7 \pm 0.04 (0.3 – 5.4)	7.7 \pm 0.23 (1 – 33)
Individuos cespitosos	94	24	4.3 \pm 0.31 (2 – 17)	71.1 \pm 4.67 (2.59 – 213.7)	2.04 \pm 0.05 (0.3 – 6.2)	34.19 \pm 2.27 (9 – 116)

5.3 Fenología y sincronía floral

Los censos de fenología realizados de septiembre del 2014 a noviembre del 2015 permiten determinar que el periodo de floración en la población se presentó durante los meses de marzo a julio. Se encontraron estructuras reproductivas a lo largo de todo el año, con excepción de enero y febrero. (Fig. 9).

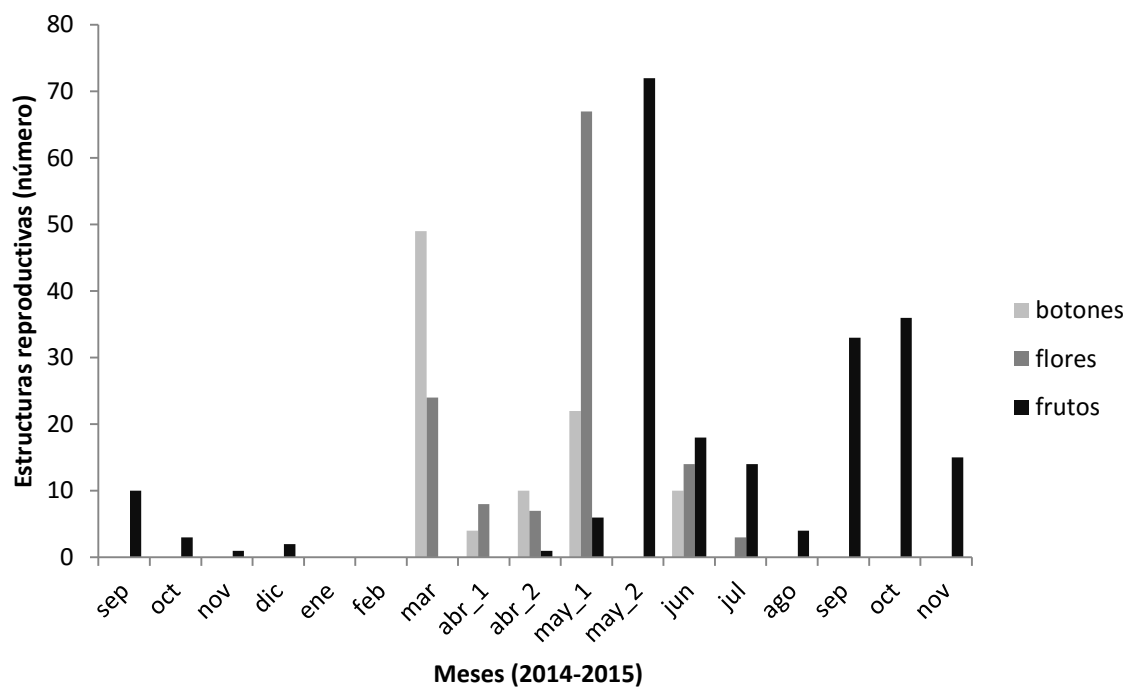


Figura 9. Fenología reproductiva (botones, flores y frutos) observada en la población de *Lophophora diffusa* en la localidad El Agua de Ángel, Querétaro, México ($N = 420$ individuos).

Se mostraron dos picos de floración, con una producción máxima de flores abiertas durante marzo y mayo (Fig. 10), aunque hay individuos que producen flores durante otros meses. A partir del índice de Marquis (1988) se determinó que la población es asincrónica con un valor de $S = 0.34$, lo que indica las fenofases no tienen la misma duración y no se presentan al mismo tiempo en los individuos de la población. La fructificación comenzó a finales de mayo, aproximadamente un mes después del primer pico de floración, extendiéndose hasta finales de año.

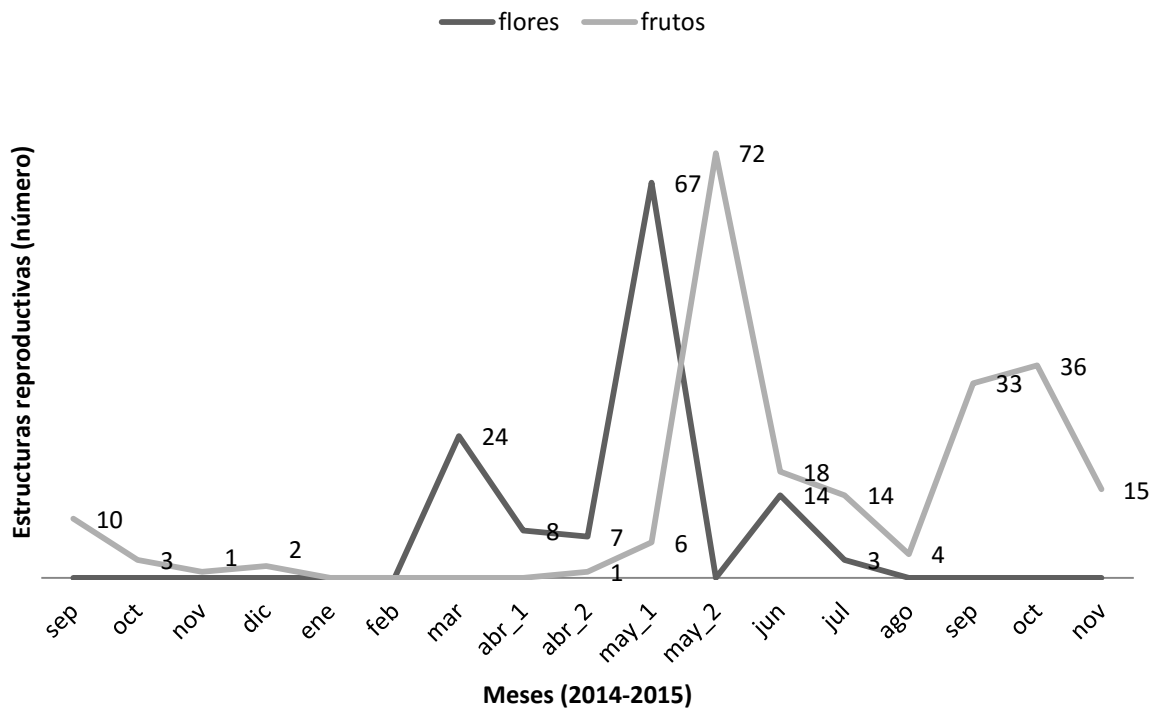


Figura 10. Producción de flores y frutos de *Lophophora diffusa* en la población de la localidad El Agua de Ángel, Querétaro, México ($n = 178$ plantas).

En lo que respecta al esfuerzo reproductivo, se encontró una relación positiva entre el tamaño de la planta (cobertura en cm^2) y el número de flores, de acuerdo a la prueba no paramétrica de rangos de Spearman ($\rho = 0.61$, $P = 0.0001$) lo que indica que las plantas con mayor cobertura producen un mayor número de flores (Fig. 11).

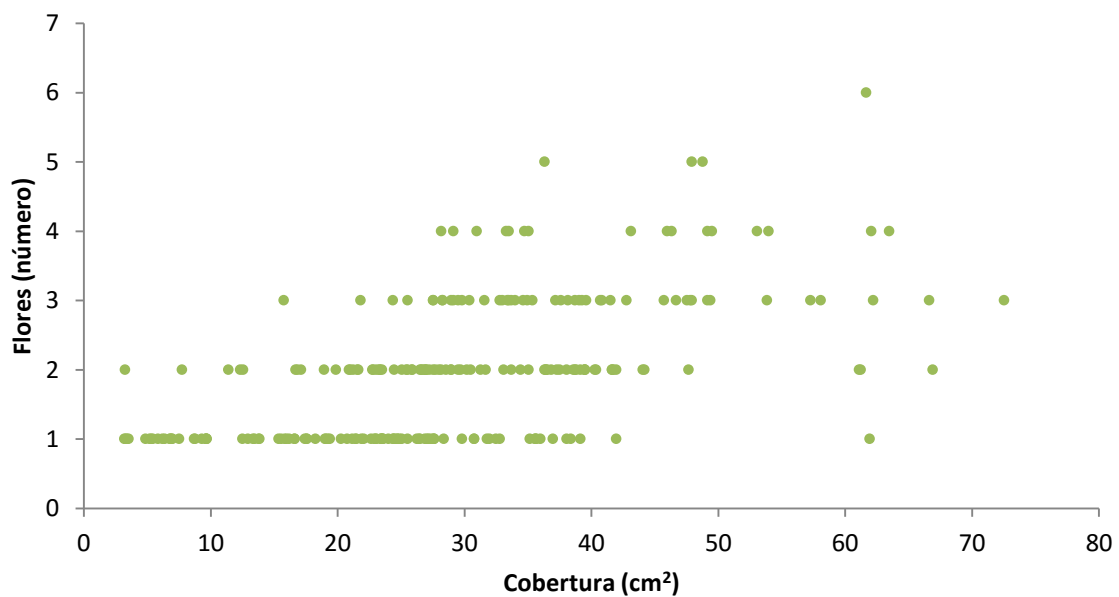


Figura 11. Esfuerzo reproductivo en los individuos de *Lophophora diffusa* en la población de la localidad El Agua de Ángel, Querétaro, México. Hay una correlación positiva entre la cobertura de las plantas y el número de flores ($\rho = 0.61$, $P = 0.0001$).

5.3.1 Comportamiento y marcha floral

Los individuos presentan generalmente de una a tres flores con una longevidad floral de un día (16.5%), dos días (70%) y hasta tres días (13.5%), el mayor número de flores registrado fue de 6. Las flores de *Lophophora diffusa* son de color blanco en su mayoría, sólo el 4% de los individuos expone tonalidades rosas; muestran una antesis diurna a partir de las 9:00 ($\bar{X} \pm e.e. = 0.81 \pm 0.05$ cm de apertura), la máxima apertura floral se observa entre las 11:00 y las 14:00 con un valor máximo a las 12:00 ($\bar{X} \pm e.e. = 1.96 \pm 0.07$ cm) y el cierre de las flores ocurre a las 18:00 (Fig. 12).

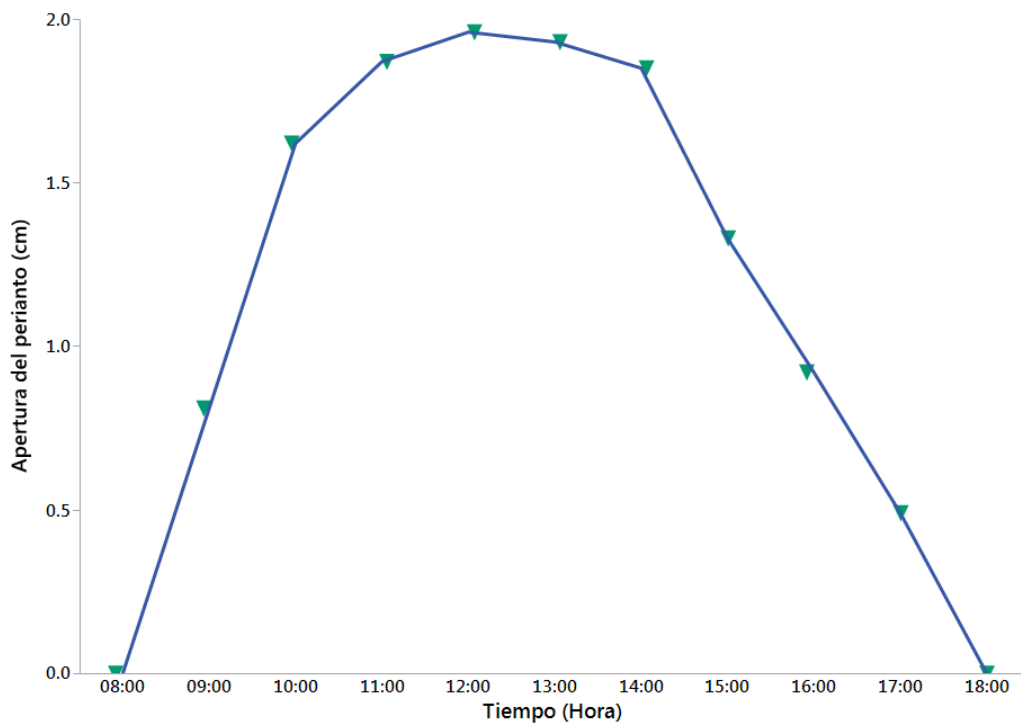


Figura 12. Marcha floral de *Lophophora diffusa* en la población de la localidad El Agua de Ángel, Querétaro, México. La apertura máxima del perianto se da entre las 11:00 y las 14:00 ($\bar{X} \pm e.e.=1.93 \pm 0.07$ cm) ($n = 27$ flores).

No se registró la presencia de dicogamia durante la marcha floral (Fig. 13), a pesar de que existe una separación temporal entre la madurez de los órganos sexuales en las flores de *L. diffusa*, no se reporta como protoginia pues sólo ocurre por un corto periodo de tiempo (alrededor de una hora). Los estigmas se mostraron abiertos a partir de las 10:00 a diferencia de las anteras las cuales comienzan a liberar polen a partir de las 11:00, momento en el que las dos funciones sexuales coinciden en la flor, la especie se considera como homogama (Fig. 14).

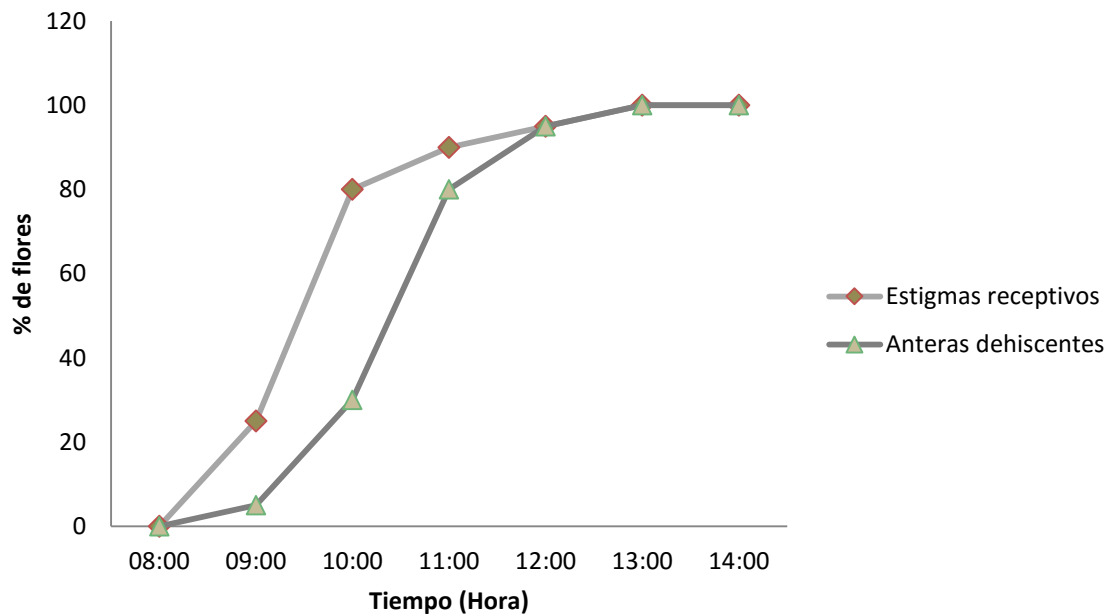


Figura 13. Homogamia en *Lophophora diffusa* en la población de la localidad El Agua de Ángel, Querétaro, México. Al principio no hay una concordancia entre la hora que comienza la apertura de los estigmas y el momento en que las anteras comienzan su dehiscencia, pero la superposición de las funciones sexuales se da a partir de las 11:00 ($n = 27$ flores).

Cuando comienza la apertura de la flor, a las 9:00, ya se pueden observar algunos estigmas abiertos sin embargo no se puede asegurar que ya se encuentren receptivos (Fig. 14), mientras que solamente en el 5% de las flores se observó la liberación de polen, señal de la dehiscencia de las anteras; la mayoría de las flores permanecen con las anteras contraídas a lo largo del estilo y comienzan a extenderse y liberar polen a partir de las 11:00. El máximo funcionamiento de los órganos sexuales coincide con la apertura máxima de la flor (Fig. 15).



Figura 14. Individuo de *Lophophora diffusa* con dos flores que comienzan su antesis, se puede observar que los estigmas de una de las flores se muestran totalmente abiertos. Foto: María Isabel Briseño Sánchez

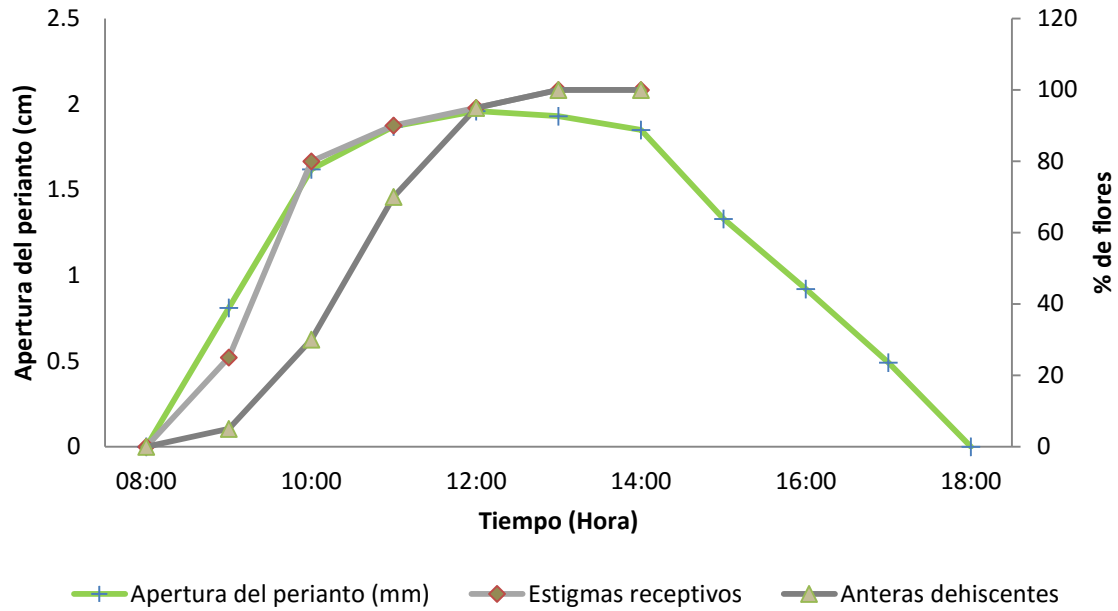


Figura 15. Marcha floral y comportamiento de los órganos sexuales de *Lophophora diffusa* en la población de la localidad El Agua de Ángel, Querétaro, México ($n= 27$ flores).

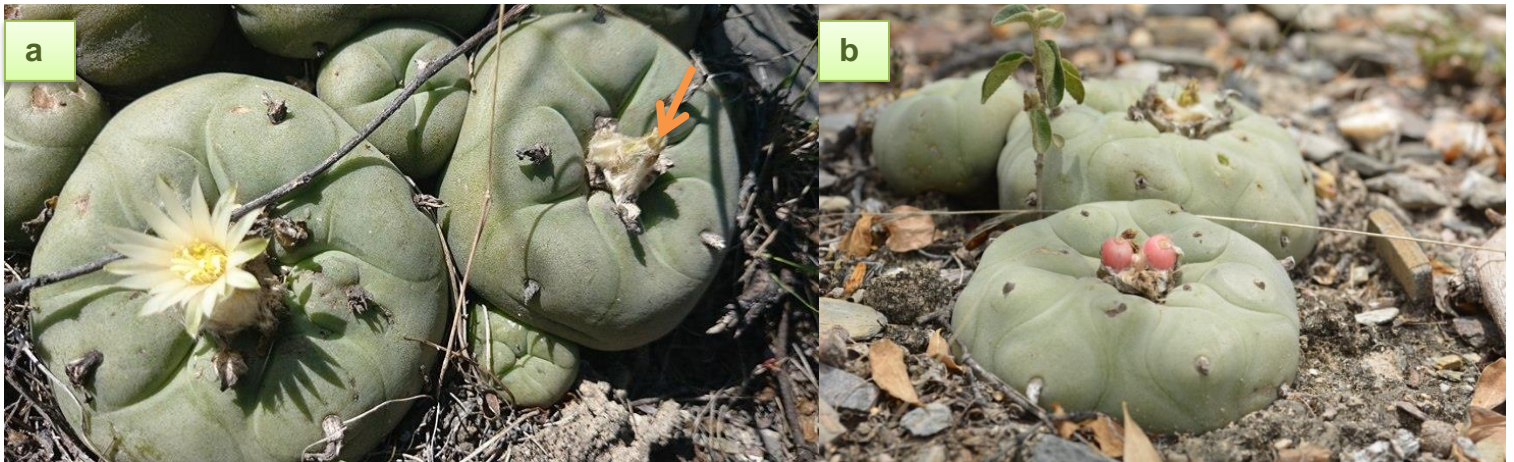


Figura 16. Flor en anthesis (a), botón floral (a, flecha). Foto: Oscar Sandino Guerrero Eloisa, y frutos maduros (b) de *Lophophora diffusa*. Foto: Jorge Jiménez Díaz.

5.4 Sistema de cruza

Se determinó el sistema de cruza con base en frutos y semillas producidos en el experimento de polinización; debido a que no se obtuvieron frutos en el tratamiento de autocruza natural se excluyó para posteriores análisis (Cuadro 8). A partir de los modelos log-lineales se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos (frutos: $\chi^2 = 49$, 3 g.l., $P < 0.0001$; semillas: $\chi^2 = 792.13$, 3 g.l., $P < 0.0001$). Los resultados señalan que el sistema de cruza presente en *Lophophora diffusa* es principalmente por entrecruza y se observó que solamente una baja proporción se reproduce por autocruza (sólo el 8% de las flores del tratamiento autocruza forzada presentó formación de frutos), sin embargo las flores necesitan de un vector para realizar la polinización, además la formación de semillas en autocruza forzada es menor en comparación a los otros. El promedio de semillas por fruto es similar para la entrecruza manual y el grupo control; difiriendo éstos en comparación al tratamiento de polen suplementario que tuvo el valor más alto (Cuadro 8).

Cuadro 8. Número de frutos formados y promedio de semillas producidas por fruto, a partir del experimento de polinización en las flores de *Lophophora diffusa* en la población de la localidad El Agua de Ángel, Querétaro, México.

Tratamiento	Número y proporción de frutos formados	Número de semillas producidas por fruto ($\bar{X} \pm e.e$)
Control	21 (0.75)	27.04 \pm 0.97
Autocruza forzada	2 (0.08)	21 \pm 2
Autocruza natural	0	0
Entrecruza manual	15 (0.83)	26.7 \pm 0.82
Suplemento de polen	17 (0.94)	33.47 \pm 2.29

En cuanto a la tasa de entrecruza de Mandujano, mostró un valor de $t_e = 0.91$ lo cual indica que *L. diffusa* es una especie con preferencia por la entrecruza al obtener un valor cercano a 1.

En el siguiente cuadro se muestran los valores obtenidos de la prueba contrastes tipo *t* para la producción de frutos y semillas, analizando las diferencias entre tratamientos. Se observa una producción mayor de frutos resultado de la entrecruza en comparación con la autocruza forzada, hay diferencias significativas entre control vs autocruza forzada, autocruza forzada vs entrecruza manual y para autocruza forzada vs suplemento de polen. En lo que respecta a la formación de semillas, los frutos producidos en el tratamiento de polen suplementario muestran diferencias significativas en comparación con los otros tratamientos (Cuadro 9) por lo que el transporte de polen no se está realizando de manera eficiente para lograr un mayor número de semillas. El tratamiento de autocruza forzada difiere significativamente de la entrecruza y del control (Cuadro 9), lo que significa que la entrecruza es más eficiente que la autocruza para la reproducción de la especie, lo cual coincide con lo obtenido para el índice de entrecruza (Mandujano *et al.* 2010).

Cuadro 9. Análisis del *fruit* y *seed set*, contrastando los diferentes tratamientos de polinización y el grupo control. S= Suplemento de polen, Af= Autocruza forzada, En = Entrecruza manual, C = Control.

Tratamiento	<i>Fruit set</i>			<i>Seed set</i>		
	<i>t</i>	g.l	<i>P</i>	<i>T</i>	g.l	<i>P</i>
C vs Af	3.54	51	<0.01	2.49	21	<0.01
C vs En	-0.51	44	0.49	-0.093	34	0.15
C vs S	-1.73	44	0.06	-0.44	36	<0.01
Af vs En	-4.05	41	<0.01	-2.58	15	<0.01
Af vs S	-5.27	41	<0.01	-2.93	17	<0.01
En vs S	-1.22	34	0.27	-0.34	30	<0.01

Debido a que el número promedio de óvulos por flor es de 32.5 ± 1.27 , se esperaría un número de semillas formadas cercanas a ese valor. Se obtuvo un resultado de limitación por polen $L = 0.22$ lo cual indica cierto grado de limitación por polen en la población, lo anterior se refleja en la producción de frutos y semillas producidas en el tratamiento polen suplementario en relación a los obtenidos en el grupo control (Cuadro 8).

5.5 Sistema de apareamiento

Se realizó una prueba de t pareada para determinar si las flores de *Lophophora diffusa* tienen diferencias entre las alturas de los pistilos y los estambres, obteniéndose un valor de $t = -11.26$, $P < 0.0001$, g.l. = 26. Se establece por lo tanto que la especie presenta separación espacial entre los órganos sexuales, todos los pistilos muestran una longitud mayor que la que tienen los estambres a lo que se conoce como hercogamia homomórfica (Fig. 17a, b). La morfometría se encuentra en el Cuadro 10.

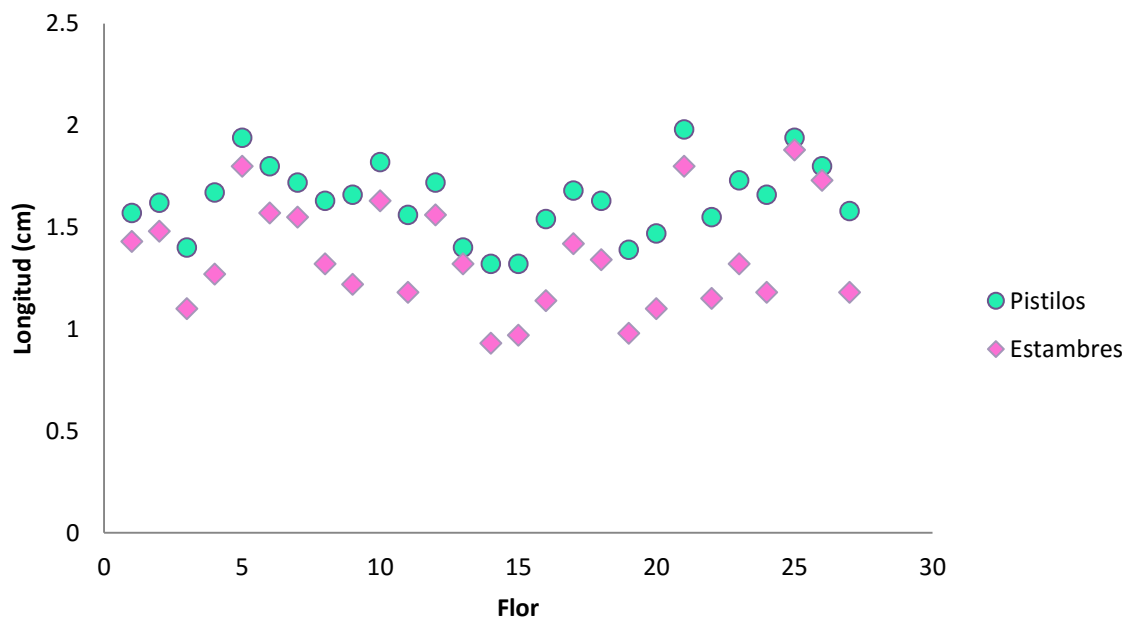


Figura 17a. Longitud de los órganos sexuales (pistilos y estambres) de las flores de *Lophophora diffusa* en la población de la localidad El Agua de Ángel, Querétaro, México ($n = 25$).

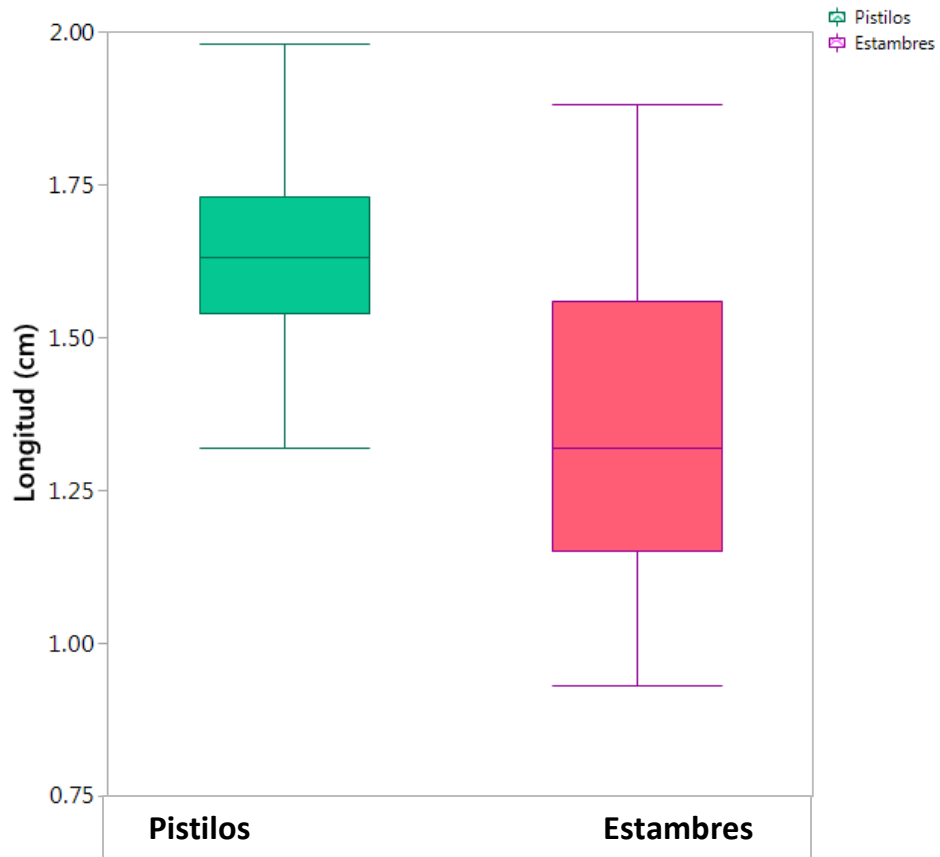


Figura 17b. Hercogamia en *Lophophora diffusa* en la población de la localidad El Agua de Ángel, Querétaro, México. Longitud de los pistilos=1.63 cm \pm 0.03; longitud de los estambres=1.35 cm \pm 0.04 ($\bar{X} \pm$ e.e.) ($n = 25$).

Se obtuvo un valor para el índice de entrecruza (OCI) Cruden (1977) de 4, a partir de los tres atributos florales en los cuales se basa (cuadro 10), el diámetro del perianto se tomó de los datos registrados en la marcha floral. Se asignó un valor de 3 debido a que las flores presentan un diámetro > 6 mm, a esto se le sumó otra unidad por la presencia de hercogamia. Debido a que se consideró una especie homogama, se asignó 0 para la separación temporal de las funciones sexuales (Cuadro 11).

Cuadro 10. Morfometría floral de *Lophophora diffusa* a partir de flores de plantas distintas ($n = 25$). El diámetro del perianto se obtuvo de las muestras de marcha floral ($n = 27$ flores).

Rasgo floral	$\bar{X} \pm e.e.$
Diámetro del perianto	1.96 \pm 0.07
Altura de los pistilos	1.63 \pm 0.03
Lóbulos del estigma	4.9 \pm 0.10
Altura de los estambres	1.35 \pm 0.04

Cuadro 11. Atributos de la flor para calcular el índice de entrecruza de Cruden (1977) para *Lophophora diffusa* en la población de la localidad El Agua de Ángel, Querétaro, México ($n = 27$).

Atributo floral	Valor para el índice (OIC)	
Diámetro del perianto	Más de 6 mm	3
Separación espacial de los órganos sexuales	Hercogamia	1
Separación temporal de los sexos	Protoginia	0
Resultado para el índice		4

El valor que se obtuvo del índice (OIC) indica que *L. diffusa* presenta un sistema de apareamiento xenógamo, por lo tanto, la actividad de los polinizadores es fundamental para la reproducción de la especie. Por otra parte, el conteo de granos de polen y óvulos por flor arroja una relación P/O de 715.43 \pm 59.25 ($\bar{X} \pm e.e.$) (Cuadro 12). Con base en los criterios establecidos por Cruden (1977), *Lophophora diffusa* tiene un sistema de apareamiento xenógamo facultativo, tendencia a la entrecruza con requerimiento de un vector que mueva el polen.

Cuadro 12. Relación polen/óvulo en las flores de *Lophophora diffusa* en la población de la localidad El Agua de Ángel, Querétaro, México a partir del cual se establece el sistema de apareamiento ($n = 27$).

Rasgo floral	$\bar{X} \pm e.e.$
Estambres por flor	125.5 \pm 4.31
Granos de polen por flor	22751.2 \pm 1706.22
Óvulos por flor	32.5 \pm 1.27
Relación polen/óvulos	715.43 \pm 59.25
Sistema de apareamiento (OIC)	Xenógamo facultativo

5.6 Visitantes florales y síndrome de polinización

A partir de una muestra de 32 flores observadas a lo largo del periodo reproductivo, por un lapso 120 min/día con un total de 64 horas/observación, se obtuvo el registro de los visitantes florales para *Lophophora diffusa* (Fig.18). Se encontraron tres especies de abejas: *Macrocrotera* sp., *Lasioglossum (Dialictus)* sp. y *Augochlorella* sp., una avispa de la familia Chrysididae; un escarabajo identificado como: *Acmaeodera* sp.; una especie de hormiga: *Brachymyrmex obscurior*; tres especies de chapulines, florívoros (tanto del perianto como de los órganos sexuales) que fueron identificados como: *Lactista* sp., *Orphulella* sp. y *Philocleon* sp. También se reportó la presencia de un escarabajo de la familia Melyridae, identificado como *Trichochrous* sp., el cual permanece en el interior de la flor desde antes de su apertura, se pueden observar individuos solos o en grupo consumiendo el polen de la flor, o simplemente permaneciendo entre los estambres, en la base del perianto (Cuadro 13).

Cuadro 13. Identidad y conducta de los visitantes florales de *Lophophora diffusa* en la población de la localidad El Agua de Ángel, Querétaro, México ($n = 32$ flores observadas en 64 horas/observador durante la época reproductiva de 2015).

Orden	Visitante floral	Actividad
Hymenoptera	<i>Macrotera</i> sp.	Polinizador
Hymenoptera	<i>Lasioglossum (Dialictus)</i> sp.	Polinizador
Hymenoptera	<i>Augochlorella</i> sp.	Polinizador
Hymenoptera	Chrysididae (avispa)	No identificada
Hymenoptera	<i>Brachymyrmex obscurior</i>	Obtiene alimento
Coleoptera	<i>Acmaeodera</i> sp.	Polinizador
Coleoptera	<i>Trichochrous</i> sp.	Polinívoro y obtiene refugio
Orthoptera	<i>Lactista</i> sp.	Florívoro
Orthoptera	<i>Philocleon</i> sp.	Florívoro
Orthoptera	<i>Orphulella</i> sp.	Florívoro

Los visitantes categorizados como polinizadores corresponden a las tres especies de abejas (*Macrotera* sp., *Lasioglossum (Dialictus)* sp., *Augochlorella* sp.) y al escarabajo *Acmaeodera* sp. Se observó que los individuos de éstas especies tienen contacto tanto con las anteras como con el estigma promoviendo la polinización en la población de *Lophophora diffusa*. Por otra parte, la avispa perteneciente a la familia Chrysididae sólo fue observada una vez en el interior de la flor sin tener contacto con los órganos sexuales por lo que se rechaza su función como polinizadora.

Las hormigas mostraron actividad en el interior de algunas flores, se sugiere que acuden en busca de néctar, sin embargo no se logró cuantificar esta recompensa floral, debido

probablemente a que sólo una baja proporción de la población lo produce o que el volumen de éste es muy bajo.



Figura 18. Visitantes florales para *L. diffusa*. Polinizador (izq.), Orden: Hymenoptera, polinívoro (der.), Orden: Coleoptera Fotos: Oscar Sandino Guerrero Eloisa.

Los visitantes florales comienzan su actividad a las 9:00, aun cuando la flor no ha comenzado su apertura, se registraron visitas en este horario para el escarabajo *Trichochrous* sp., los chapulines y también para la abeja *Macrotera* sp., de ésta se obtuvo una única observación antes de la antesis floral, se encontraba en la parte inferior del perianto posiblemente obteniendo refugio (Fig. 19).

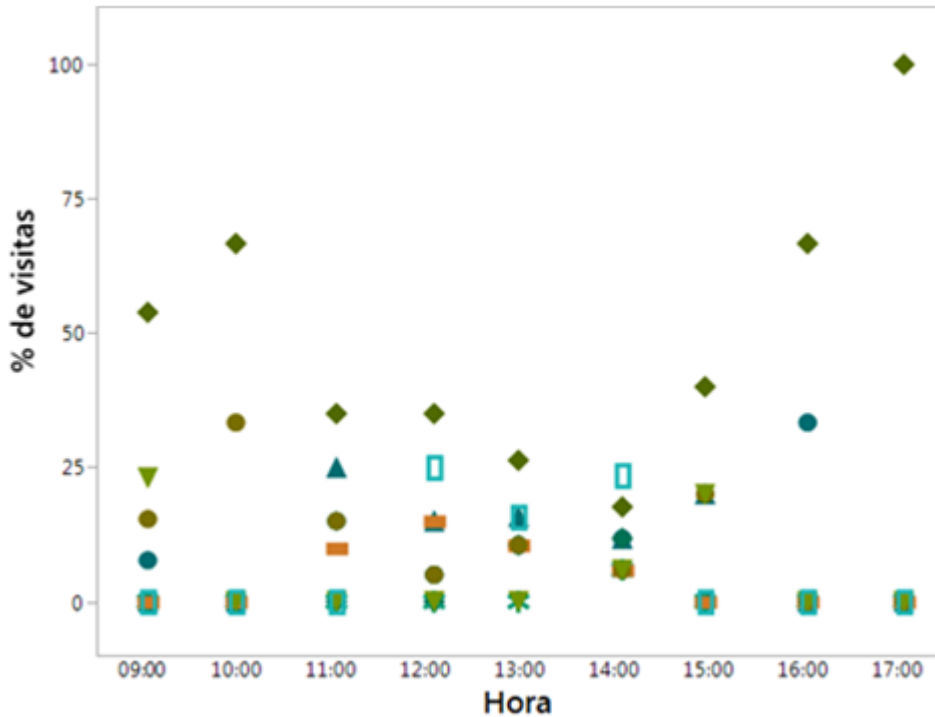


Figura 19. La actividad de los visitantes florales (% de visitas) comienza a las 9:00 y permanece hasta las 17:00 aun cuando las flores de *Lophophora diffusa* en la población de la localidad El Agua de Ángel, Querétaro, México. ya se encuentran cerradas ($n = 32$ flores). Orden: Hymenoptera: *Macrotera* sp. ▲ *Lasioglossum (Dialictus)* sp. ● *Augochlorella* sp. ✱ Chrysididae *Brachymyrmex obscurior*, Orden: Orthoptera ● *Lactista* sp. y *Orphulella* sp. ▼ *Philocleon* sp. Orden: Coleoptera. ◆ *Trichochrous* sp. □ *Acmaeodera* sp.

Las flores comienzan a ser visitadas por polinizadores a partir de las 10:00, la frecuencia de visitas aumenta de las 11:00 a las 14:00 (37 visitas) lo cual coincide con la máxima apertura del perianto y disminuye a partir de las 14:00 (2 visitas), la frecuencia máxima de visitas corresponde también con el momento de receptividad de los estigmas y dehiscencia de las anteras (Fig. 20).

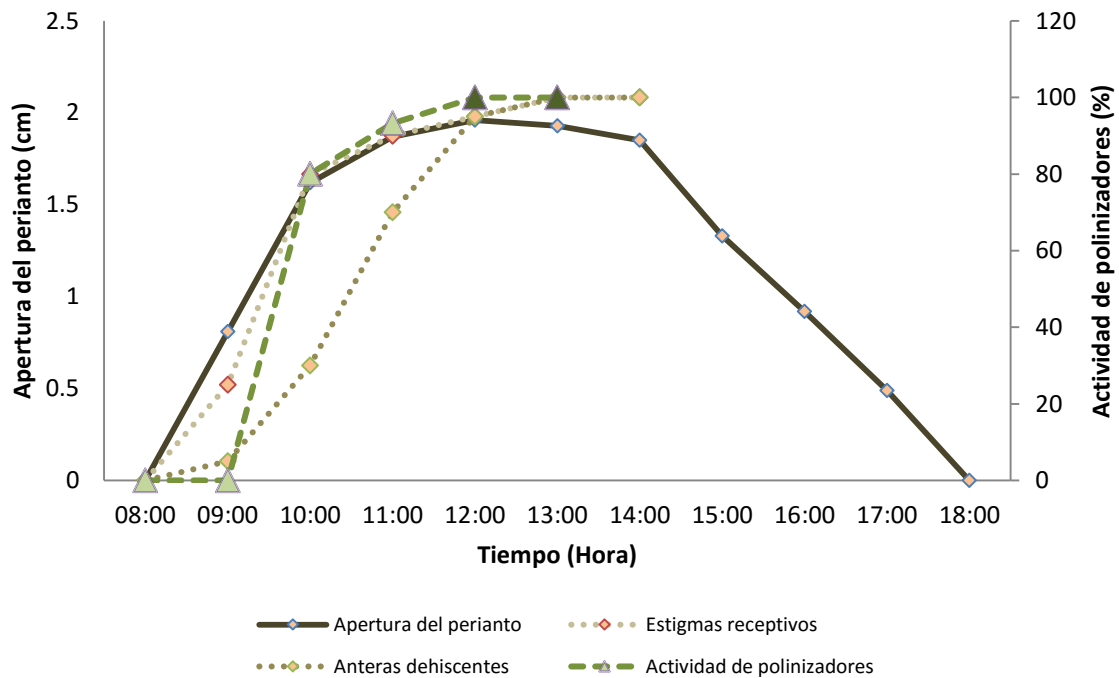


Figura 20. Actividad de los polinizadores en relación a la marcha floral y al comportamiento de los órganos sexuales de *Lophophora diffusa* en la población de la localidad El Agua de Ángel, Querétaro, México ($n = 32$ flores).

En general, las flores de *Lophophora diffusa* reciben muy pocas visitas, se obtuvo un valor máximo de cuatro visitas de polinizadores por flor y un valor mínimo cero, cabe mencionar que hay flores en las cuales no se registró contacto con los órganos sexuales (37.5%). Las especies de polinizadores más abundantes corresponden a la abeja *Lasioglossum (Dialictus)* sp. con 14 visitas y el escarabajo *Acmaeodera* sp. con 12 registros, en tanto que la abeja *Macrotera* sp. y la abeja *Augochlorella* sp. fueron las menos frecuentes, contando con sólo una visita para algunas horas en el caso de la primera y con un total de 4 visitas durante todo el tiempo de observación para *Augochlorella* sp. (Fig.21).

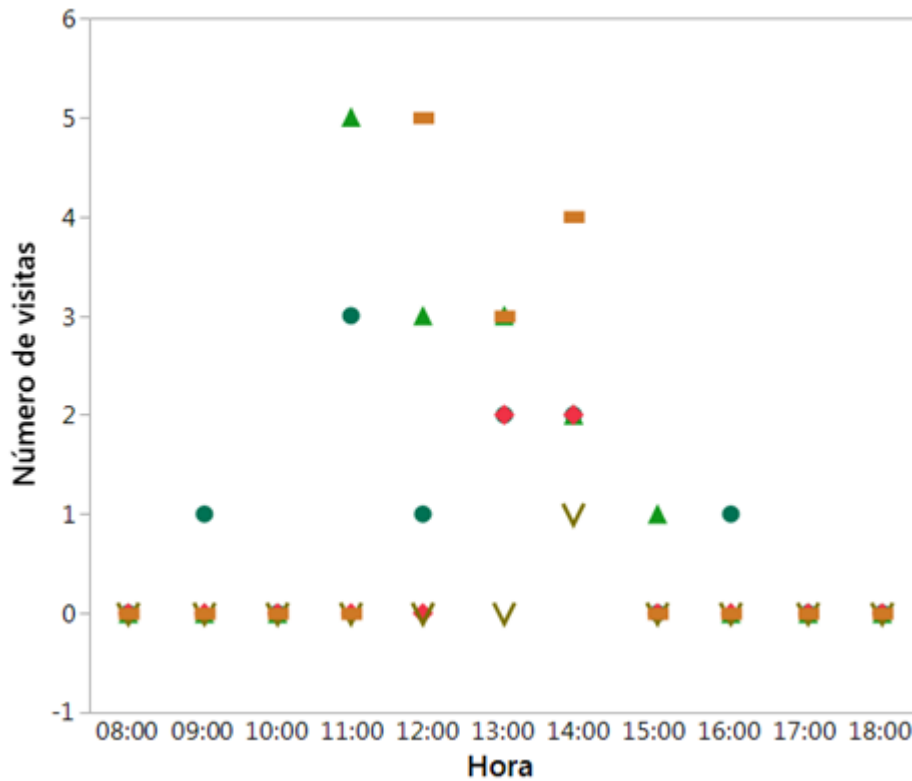


Figura 21. Polinizadores y número de visitas para las flores de *Lophophora diffusa* en la población de la localidad El Agua de Ángel, Querétaro, México ($n = 32$ flores).

Orden: Hymenoptera ● *Macrotera* sp. ▲ *Lasioglossum (Dialictus)* sp. ◆ *Augochlorella* sp. ▼
 Chrysididae (avispa) Orden: Coleoptera ■ *Acmaeodera* sp.

Debido a que durante uno de los censos de fenología se encontró que otras dos especies de cactáceas se encontraban en floración (*Coryphantha radians* y *Thelocactus leucacanthus* spp. *schmollii*), se obtuvieron los registros de los visitantes florales y la frecuencia de visitas para compararlos con los registrados para *Lophophora diffusa* (Fig. 22). Esta evidencia se recabó para revisar la presencia de visitantes florales en la zona.

Además de las abejas y el escarabajo reportados como polinizadores para *L. diffusa* (*Macrotera* sp., *Lasioglossum* (*Dalictus*) sp. y *Augochlorella* sp.), se encontraron otras especies de abejas identificada como *Diadasia* sp., *Agapostemon* sp. y *Apis mellifera* (Apendice). Se realizó una prueba de chi-cuadrada a partir de la cual se encontraron diferencias significativas entre las especies de polinizadores y las frecuencias de visitas para las tres especies de cactáceas ($\chi^2 = 67.15$, 12 g.l., $P < 0.0001$).

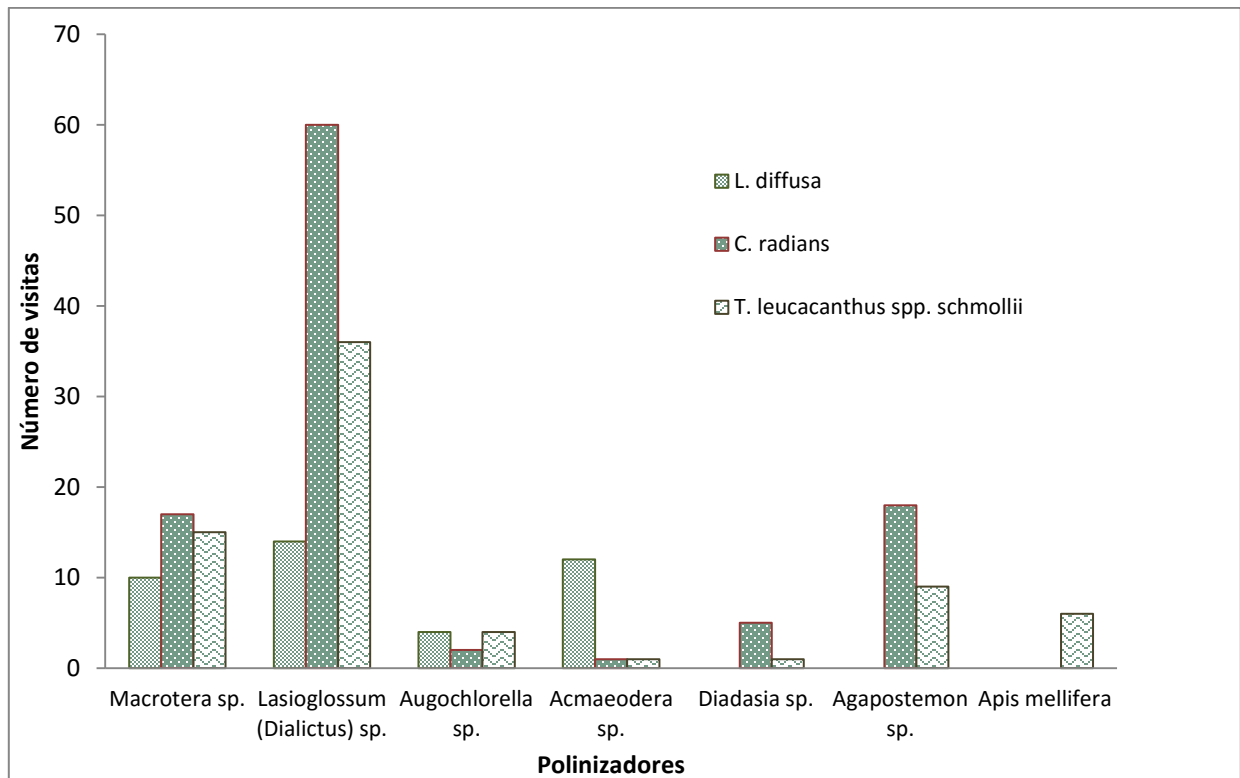


Figura 22. Especies de polinizadores y número de visitas de *L. diffusa* en comparación a las encontradas para otras dos especies de cactáceas (*Coryphantha radians*. y *Thelocactus leucacanthus* spp. *schmollii*) ($n = 48$).

El cálculo de residuos ajustados (Cuadro 14) muestra que existen diferencias significativas en *Lophophora diffusa* obteniendo más visitas que las esperadas por azar para el escarabajo y menos visitas que las esperadas por azar para la abeja *Lasioglossum (Dialictus) sp.* y para *Agapostemon sp.* (valores negativos). Tanto *C. radians* como *T. leucacanthus spp. schmollii* exhibieron menos visitas que las esperadas por azar para el escarabajo, es decir que no se está comportando como un polinizador potencial como ocurre para *L. diffusa*. *Coryphantha radians*. tuvo más visitas que las esperadas por azar de *Lasioglossum (Dialictus) sp.*, *Agapostemon sp.* y *Diadasia sp.* Cabe resaltar que *T. leucacanthus spp. schmollii* fue la única especie visitada por *Apis mellifera* como polinizador, con un valor positivo para esta especie (Cuadro 14).

Cuadro 14. Residuos ajustados mostrando los valores significativos $>|1.96|$ en las frecuencias de visitas de los polinizadores para las tres especies de cactáceas (*Lophophora diffusa*, *Coryphantha radians*. y *Thelocactus leucacanthus spp. schmollii*).

Especie	Macro- tera sp.	Lasioglossum (Dialictus) sp.	Augochlorella sp.	Acmaeo- dera sp	Diadasia sp.	Agapostemon sp.	Apis me- llifera.
<i>L. diffusa</i>	0.97	-2.27	1.78	6.45	-1.30	-2.66	-1.19
<i>C. radians</i>	-1.08	2.00	-1.81	-3.06	1.93	2.09	-2.39
<i>T. leucacan- thus spp. schmollii</i>	0.34	-0.24	0.44	-2.08	-0.96	-0.02	3.48

5.7 Depresión por endogamia

De acuerdo con los resultados obtenidos en el experimento de polinización, se encontró que la producción de frutos y semillas resultado de entrecruza es mayor que los frutos producidos por autocruza (Cuadro 9). Se establece que la depresión endogámica en la población es alta en la producción de frutos, sin embargo la depresión endogámica es baja para la producción de semillas ya que se obtuvo un valor cercano a cero. (Cuadro 15).

Cuadro 15. Depresión por endogamia en frutos y semillas de *Lophophora diffusa* en la población de la localidad El Agua de Ángel, Querétaro, México.

Atributo Medida del éxito reproductivo	Cociente de Autocruza y Entrecruza	Depresión endogámica (δ)
Frutos producidos	0.096	0.90
Semillas producidas	0.78	0.22

6. Discusión

6.1 Estructura poblacional y capacidad reproductiva

La población de *Lophophora diffusa* en la localidad El Agua de Ángel, Qro. Méx., cuenta con plántulas y la mayoría de los individuos son solitarios (76%). La mayor cantidad de individuos se encontraron en la categoría juvenil y en las primeras categorías de adultos. Se presentó reclutamiento de nuevos individuos dentro de la población proveniente tanto de reproducción sexual como de crecimiento vegetativo, pasando del 10% en el 2014 al 14% en la categoría de plántulas para el siguiente año, a diferencia de otras especies en las que no se reporta establecimiento de nuevos individuos (e.g., *Ariocarpus trigonus*, Martínez-Ávalos *et al.* 1993; *A. kotschoubeyanus*, Díaz 2014; *Turbincarpus pseudomacrochele*, Álvarez *et al.* 2004; *Mammillaria pectinifera*, Peters *et al.* 2008 y *Astrophytum ornatum*, Zepeda 2010).

Un aspecto importante es el crecimiento clonal que presentan especies como *L. diffusa*, este crecimiento genera éxito diferencial en la supervivencia de los ramets, en comparación con plántulas provenientes de semilla con altas probabilidades de morir (Peters & Martorell 2001; Ramos 2007; López & Navarro 2009). El 24% de los individuos de *L. diffusa* tienen crecimiento clonal, de esta manera se puede asegurar la permanencia de la población e incluso su crecimiento (Parkery & Hamrick 1992; Mandujano *et al.* 2001). Existen poblaciones en que la propagación vegetativa predomina sobre la propagación por vía sexual (e.g., *S. eruca*, Clark-Tapia & Molina-Freaner 2004; *Agave marmorata* y *Stenocereus stellatus*, Godínez-Álvarez 2008).

Se ha reportado una estructura poblacional muy similar para esta especie (Díaz 2013) y para otras cactáceas de crecimiento globoso (e.g., *A. trigonus*, Martínez-Ávalos *et al.* 1993; *Coryphantha werdermannii*, Portilla 2007; *M. pectinifera*, Peters *et al.* 2008; *T. pseudomacrochele*, Álvarez *et al.* 2004; *A. kotschoubeyanus*, Arroyo 2014 y *Mammillaria humboldtii*, Martínez-Ramos *et al.* 2015). Sin embargo, ésta población es más grande y aislada que la reportada en la localidad de Ermita, Qro. Méx., (Díaz 2013) aunado a la presencia de individuos en todas las clases de tamaño, se sugiere que es una población conservada, en

donde se observa reclutamiento de plántulas nuevas, con éxito en la permanencia y crecimiento de los individuos establecidos y baja mortalidad con un valor de 19 individuos muertos (4.5%).

Dentro de la familia Cactaceae la presencia de plántulas podría estar relacionado a los procesos masivos e irregulares de germinación que ocurren en ambientes contrastantes, en donde a partir de un evento de lluvias abundantes, se propicia el establecimiento de plántulas en la población (Esparza-Olguín *et al.* 2002; Godínez-Álvarez *et al.* 2003). También puede deberse a variación individual en el crecimiento de los individuos, dado que es evidente que este proceso demográfico contribuye de manera diferencial en las clases de tamaño, por ejemplo, las plantas en estado adultos transitan con baja frecuencia a estadios posteriores.

A partir de estudios de dinámica poblacional, se han presentado algunas poblaciones de cactáceas con probabilidad de crecimiento, con una tasa de crecimiento poblacional conocida como λ por encima de la unidad (e.g., *Mammillaria magnimamma* ($\lambda = 1.33$), Valverde *et al.* 2004; *A. ornatum* ($\lambda = 1.55$), Zepeda 2010; *Mammillaria mystax* ($\lambda = 1.15$), Saldivar 2011 y *T. horripilus* ($\lambda = 1.23$), Matías-Palafox 2007). Estos estudios sugieren que la permanencia es el proceso demográfico que contribuye de manera importante a la tasa finita de crecimiento ya que la permanencia refleja la supervivencia como parte importante de la historia de vida en especies perennes de ambientes áridos, además de que las poblaciones con probabilidades de crecimiento no reflejan disturbios severos (Godínez-Álvarez *et al.* 1999; Mandujano *et al.* 2001; Mandujano *et al.* 2007).

El momento en que los individuos comienzan a reproducirse se encuentra relacionado con la longevidad de las plantas (Godínez-Álvarez *et al.* 2003). Los individuos de *L. diffusa* son reproductivos a partir de los 3.6 cm de diámetro (10.1 cm² de cobertura), se encontró un mayor número de individuos reproductivos para las categorías de tamaño Adultos 2, Adultos 3 y Adultos 4. En general, las cactáceas cuentan con esta condición, donde el porcentaje de individuos reproductivos aumenta a partir de la categoría juvenil, concentrándose en las últimas categorías de tamaño (Schmalzel *et al.* 1995; Mandujano *et al.* 2001), como se ha reportado para el género *Mammillaria* (e.g., *M. crucigera*, Contreras & Valverde 2002; *M. pectinifera*, Valverde & Zavala-Hurtado 2006; *M. napina*, González 2010 y *M. humboldtii*, Martínez-Ramos 2015).

6.2 Fenología y sincronía floral

El periodo de floración en *L. diffusa* en el 2015 comprendió cinco meses (marzo-julio), con dos picos de floración (marzo y mayo) que persistieron alrededor de una semana. Sin embargo, varios individuos exhiben flores fuera de estos periodos. Al igual que esta especie, se encuentran otras cactáceas con etapas de floración largas y más de un pico de floración (e.g., *F. histrix*, del Castillo 1994; *M. grahamii*, Bowers 2002 y *M. curvinispinus*, Nassar & Ramírez 2004). El tiempo de floración está asociado con los recursos que invierten las plantas en la producción de flores, las características reproductivas de la especie, la longevidad floral, la disponibilidad de polinizadores, entre otras (Wilson 1979; Primack 1985; Pimienta-Barrios & del Castillo 2002). Los eventos fenológicos pueden verse fomentados por la temperatura y los periodos de lluvia (Loomis & Connor 1992), lo cual ha sido reportado en el género *Lophophora* (Trujillo-Hernández 2002) refiriendo un periodo de floración que inicia en el mes de mayo con las primeras lluvias fuertes y permanece hasta agosto. Díaz (2013) reporta dos picos de floración en *L. diffusa* correspondientes a marzo-abril y julio-octubre, que coinciden con las temperaturas más altas y con las precipitaciones más bajas. En este estudio no se obtuvieron registros de la temperatura ni la precipitación debido a que no hay estaciones meteorológicas cercanas (Sierra Gorda II y Presa Jalpan se encuentran a más de 20 km de distancia, con características muy distintas a las del sitio de estudio (tipo de vegetación y altitud); sin embargo, se observó que el inicio de las primeras lluvias abundantes propicia la aparición de los primeros botones florales.

A pesar de que se registraron dos picos de floración en el periodo reproductivo, de acuerdo al índice de Marquis (1988) se determinó que la especie no presenta sincronía floral, lo cual indica que las estructuras reproductivas no se generan en un solo periodo de tiempo ni con la misma intensidad.

Este patrón asincrónico se puede encontrar, por ejemplo, en especies cornucopias que exhiben flores a lo largo de varias semanas, la asincronía es un mecanismo que ha sido explicado como una forma de reducir el riesgo de exposición a condiciones adversas durante la polinización, aumentando la probabilidad de éxito en la permanencia de las flores y promoviendo el movimiento así como diferentes comportamientos de los polinizadores en la población (Pimienta-Barrios & Nobel 1995). La floración sincrónica, por su parte, está relacionada con el despliegue floral para maximizar la actividad y la cantidad de visitas de los polinizadores (Janzen 1971), así como disminuir la presión por parte de los florívoros al

encontrar una densidad de estructuras reproductivas mayor (tanto de botones como de flores) como se observó en *A. fissuratus* (Martínez-Peralta 2007). De otra forma, contar con una estrategia asincrónica, minimiza el riesgo al no tener concentrada la reproducción en una temporada, lo que se conoce como *bet-hedging*, se disminuye la competencia intraespecífica por los polinizadores, evitando a los depredadores de semillas y algo importante es que se promueve la entrecruza al generar mayor movimiento de los polinizadores (Ollerton & Lack 1998).

En cuanto al esfuerzo reproductivo, la cobertura de las plantas está relacionada con el número de flores, se encontró un número máximo de seis flores en antesis por planta y una correspondencia entre el tamaño y la capacidad reproductiva (McIntosh 2002) lo que también se ha observado en *A. kotschoubeyanus*, *A. fissuratus*, *M. humboldtii*, entre otras (Díaz 2014; Martínez-Peralta 2007; Martínez-Ramos *et al.* 2015). Esta relación positiva entre cobertura y número de flores nos indica que es importante conservar a los individuos más grandes ya que estos aportan un mayor número de flores y frutos lo que podría garantizar la permanencia de las especies.

Hay una diferencia entre los eventos fenológicos de floración y fructificación en *Lophophora diffusa*. A partir de abril se colectaron frutos con coloraciones rosas a tonalidades purpúreas que emergían del centro de la planta, lo que indica que un mes después del primer pico de floración ya se presentan frutos maduros y esto se extiende hasta finales de año, a diferencia de lo reportado en otros trabajos; Díaz (2013) encontró un tiempo de maduración para los frutos de cinco meses y Trujillo-Hernández (2002) menciona un periodo de fructificación más corto, de julio a agosto. En cuanto a la fertilidad de las plantas, se obtuvo un valor de 26.6 ± 1.05 semillas por fruto (\pm e.e.), muy similar a lo mencionado en el trabajo de Díaz (2013) con 27.7 ± 7.7 (\pm e.e.), y un valor por debajo del mencionado por Trujillo-Hernández (2002) quien reporta un promedio de 35 semillas por fruto.

6.2.1 Comportamiento y marcha floral

Al igual que otras cactáceas, la longevidad floral fue de dos días en la mayoría de las flores (e.g., *E. erectocentrus* var. *acunensis*, Johnson 1992; *F. robustus*, Piña 2000; *M. grahamii*, Bowers 2002 y *T. horripilus*, Matías-Palafox 2007), encontrando con menos frecuencia flores que viven uno o hasta tres días. Además de estar relacionado con la asignación de recursos, la longevidad floral puede ligarse con el momento en que ocurre la polinización,

se ha registrado que una vez que los estigmas de una flor han recibido polen por determinado tiempo, estas se cierran terminando su etapa de floración (Bowers 2002). Por otro lado, la longevidad se vincula con las condiciones ambientales y la exposición a la radiación solar, en días nublados las flores pueden aumentar el tiempo de apertura e incluso su longevidad (*A. fissuratus*, Martínez-Peralta 2007).

Se registró en la marcha floral que los estigmas de *L. diffusa* se encontraban abiertos receptivos antes de que las anteras liberaran polen, sin embargo no se puede considerar como protoginia ya que no es suficiente que los estigmas estén abiertos para que se consideren receptivos, la especie se considera homógama y se sugiere realizar experimentos de polinización a diferentes horas del día para corroborar si la especie presenta dicogamia. En la familia Cactaceae, se ha reportado que las flores son protándricas, con una separación de las funciones sexuales que puede darse por cortos periodos de tiempo (tres horas) como en los géneros *Hylocereus* (Pimienta-Barrios & del Castillo 2002) y *Ptilisocereus* (Rivera-Marchand & Ackerman 2006) y usualmente las anteras liberan polen por uno o dos días antes de que los estigmas se muestren receptivos (e.g., *F. histrix*, del Castillo 1994 y *M. humboldtii* Martínez-Ramos *et al.* 2015). Estas formas de dicogamia pueden ser una barrera temporal contra la autogamia, dado que la separación se da solamente alrededor de una hora y después de esto ambas funciones sexuales coinciden, por lo que a partir de ese momento se reconoce a *L. diffusa* como homógama, rasgo descrito para algunas especies de la misma familia (e.g., *E. chiotilla*, Oaxaca-Villa *et al.* 2006 y *A. fissuratus*, Martínez-Peralta 2007). *L. diffusa* había sido reportada como homógama (Díaz 2013), por lo que se requiere de un experimento de polinización en donde se determine la receptividad de ambas funciones sexuales en distintos momentos de la antesis floral, para precisar la separación temporal de las funciones sexuales.

La presencia de dicogamia puede variar a lo largo de la vida de las flores. En los agaves por ejemplo, se presentan flores hermafroditas y las funciones sexuales maduran diferencialmente, las anteras se presentan receptivas primero secándose después de algunas horas; una vez que la función masculina ya no produce polen el pistilo crece y se muestra receptivo. La dicogamia comienza en las ramas inferiores del quiote, después en la parte media y al final ocurre en la parte superior (Eguiarte 2000). En *Agave palmeri* la floración es nocturna, las anteras son dehiscentes a partir de las 20:00 horas y una vez que éstas se secan, se da el crecimiento del pistilo y la receptividad del estigma (Howell & Roth 1981). En *A. macroacantha* la función masculina comienza a partir del tercer día de antesis floral

y la función femenina aparece a partir del quinto día (Arizaga & Ezcurra 2002), esta forma de dicogamia evita la autopolinización al separar las funciones sexuales intraflor, sin embargo se han reportado niveles altos de depresión por endogamia, debido a que la interferencia de polen no se evita en el mismo quiote, permitiendo la geitonogamia al poder polinizar flores presentes en la misma rama o de otros ramets.

No se logró cuantificar el néctar en *L. diffusa*, aun cuando se realizaron intentos en distintas horas durante la apertura de las flores. La ausencia de néctar es poco común en esta familia (Mandujano *et al.* 2010), pues está reportada en trabajos de biología floral (e.g., *O. spinosissima*, Negrón-Ortiz 1988; *E. erectocentrus* var. *acunensis*, Johnson 1992 y *Ferocactus wislizenii*, McIntosh 2002). No se descarta la presencia de esta recompensa floral, debido a que algunos visitantes se encontraron en el interior de la flor, posiblemente buscando esta fuente de energía.

La producción de néctar representa un gasto energético alto para las angiospermas, sin embargo las ventajas de producirlo son muy altas y su papel como recompensa floral ha sido estudiado en varias especies. En poblaciones de *Prosopis glandulosa* var. *torreyana* que se desarrollan en el desierto de Chihuahua, se tiene una proporción del 50% de individuos con producción de néctar y la otra mitad sin producción de esta recompensa. De varios rasgos estudiados se encontró que los individuos que no producen néctar, tienen un mayor número de granos de polen, sin embargo hay una diferencia importante en las visitas por parte de los polinizadores ya que son 21 veces mayores que en los individuos que no presentan néctar (Golubov *et al.* 1999). Se sugiere que de producirse el néctar en *L. diffusa*, es posible que pueda presentarse en cantidades mínimas, o que sólo una baja proporción de flores lo estén produciendo como en *M. huitzilopochtli*, para la que se reporta una producción de néctar en sólo el 39% de las flores (Flores-Martínez *et al.* 2013).

6.3 Sistema de cruza y sistema de apareamiento

A partir del experimento de polinización y del índice de entrecruza (Mandujano *et al.* 2010), se determinó que en *Lophophora diffusa* predomina la entrecruza. El que algunas flores hayan producido frutos de autocruza indica que algunos individuos son autocompatibles, pero se requieren de vectores que transporten el polen, ya que el tratamiento de autocruza natural no desarrolló frutos.

El que la entrecruza difiera significativamente de la autocruza implica que la primera es más eficiente para la reproducción de la especie, además de aportar a la variación genética ya que ésta especie cuenta con crecimiento clonal. Los sistemas de cruza son modificados por la disponibilidad de recursos y de polinizadores, con el fin de generar nuevos individuos en la población. A partir de la hipótesis basada en la duración de los ciclos de vida para cactáceas, su forma de crecimiento, entre otros componentes de la historia de vida como las tasas de crecimiento, supervivencia y aspectos reproductivos, se esperaría que las especies globosas como *L. diffusa* evolucionen hacia los sistemas de cruza mixtos (Mandujano *et al.* 2010).

Se ha encontrado que la tendencia dentro de la familia Cactaceae es la entrecruza, con pocas especies que presentan autofecundación (Mandujano *et al.* 2010). *L. diffusa* había sido reportada como autoincompatible (Díaz 2013), sin embargo en la población de El Agua de Ángel, Qro. Méx. se encontró éxito en el 8% del tratamiento de autocruza forzada, aunque la producción de semillas por fruto fue significativamente menor a las producidas por entrecruza. Se puede referir por lo tanto, a una población con autoincompatibilidad parcial, en donde algunos individuos son autocompatibles. La presencia de un sistema de autoincompatibilidad ha sido propuesto para otras especies, al no encontrar frutos como resultado de la autocruza (e.g., *E. erectocentrus* var. *acunensis*, Johnson 1992; *M. grahamii*, Bowers 2002 y *Astrophytum asterias*, Strong & Williamson 2007), y la autoincompatibilidad parcial está presente en especies como *F. robustus* (Piña 2000) y *O. microdasys* (Piña 2007).

Además de los sistemas de autoincompatibilidad que impiden el reconocimiento por parte del estigma del polen proveniente del mismo individuo, existen mecanismos que evitan en cierto grado la interferencia sexual y promueven el intercambio de polen como la hercogamia y la dicogamia (Barrett 1996).

La gran mayoría de cactáceas son hermafroditas, con flores perfectas; hay pocos registros de especies dioicas (Mandujano *et al.* 2010). La hercogamia homomórfica, en donde todas las flores presentan la misma morfología (estigmas que sobresalen y anteras con una longitud menor), ha sido frecuente en los estudios de biología reproductiva de Cactaceae, (e.g., *Opuntia imbricata*, McFarland *et al.* 1989; *M. curvispinus*, Nassar & Ramírez 2004; *A. fissuratus*, Martínez-Peralta 2007 y *Stenocereus queretaroensis*, Ibarra-Cerdeña *et al.* 2005; *L. diffusa*, este estudio).

La dicogamia, ha sido reportada en pocas especies protándricas dentro de Cactaceae (Lloyd & Webb 1986; Mandujano *et al.* 2010). Esta separación es temporal, pues el desfase de las funciones sexuales se da solo al principio de la antesis y después de un corto tiempo las dos funciones se encuentran simultáneas, estaría dando oportunidad a la entrecruza en ciertos horarios, pero también a la autocruza en aquellos individuos autocompatibles que no tuvieron éxito en la polinización. El que el estigma esté receptivo antes de que las anteras liberen polen podría disminuir el riesgo de que el polen se termine por acción de los herbívoros, lo que dejaría a la flor como femenina para el final de la antesis (Bertin & Newman 1993).

El índice de entrecruza de Cruden (1977) coincide con los resultados del experimento de polinización, ambos muestran que *L. diffusa* es una especie xenogama. La separación espacial entre los órganos sexuales podría disminuir la autopolinización en aquellas plantas que son autocompatibles. El sistema de autoincompatibilidad puede mostrar variaciones intra o inter poblacional, lo que se conoce como una autoincompatibilidad parcial (Levin 1996; Ferrer *et al.* 2009). Se requiere realizar estudios de crecimiento de tubos polínicos para determinar el grado de autoincompatibilidad en la población.

El promedio de granos de polen por flor en *L. diffusa* con un valor de 22,751 es mucho menor en comparación a otros cactus, (e.g., 65,197 granos de polen por flor en *A. kotschoubeyanus*, Arroyo 2014; 114,523 granos de polen por flor para *M. huitzilopochtli*, Flores-Martínez *et al.* 2013; y 181,591 granos de polen en las flores de *T. horripilus*, Matías-Palafox 2007) y ésta proporción también se refleja en el número de óvulos por flor ya que *L. diffusa* muestra un valor promedio de 32.5, muy por debajo de otras especies como *M. huitzilopochtli* con 111 (Flores-Martínez *et al.* 2013) y de *S. queretaroensis* con más de 1000 óvulos por flor (Pimienta-Barrios & del Castillo 2002), éstos valores pueden verse reflejados en pocas semillas por fruto.

Al final, la proporción polen/óvulos (P/O) indica que el sistema de apareamiento en *L. diffusa* es xenógamo facultativo. Cruden (1977) propone que especies con altos valores de P/O es indicativo de especies que necesitan mover gran cantidad de granos de polen entre las flores para tener éxito en la reproducción, el sistema de apareamiento xenógamo facultativo, con tendencia a la entrecruza, también se encuentra en otras especies (e.g., *F. histrix*, del Castillo 1994; *Opuntia rastrera*, Mandujano *et al.* 1996; *F. robustus*, Piña 2000; *M. curvinispinus*, Nassar & Ramírez 2004 y *M. humboldtii* Martínez-Ramos 2015). Sin embargo, debido a que los experimentos de autocruza natural no fueron exitosos se sugiere que el sistema de apareamiento es xenógamo obligado, ya que se requiere forzosamente de un vector que mueva el polen para que se dé la polinización.

6.4 Limitación por polen

Las semillas que se generan por fruto provenientes de entrecruza y del grupo control son alrededor de 27, lo que difiere significativamente del tratamiento de polen suplementario con más de 30 semillas por fruto, esto indica que hay un incremento del 5% en la cantidad de semillas por agregar polen. A pesar de que la teoría predice que aumentar la cantidad de polen no debe reflejarse en la reproducción, los estudios empíricos reflejan una relación entre la limitación de polen y el número de frutos y/o semillas generados (Burd 1994; Larson & Barrett 2000; Ashman *et al.* 2004), tanto la morfología como el tipo de recompensas puede afectar la recepción del polen (Ashman & Morgan 2004). De acuerdo a esto, se encontró limitación por polen en la población de *Lophophora diffusa*, esta circunstancia puede afectar el desempeño de las plantas y si permanece o aumenta puede repercutir en la densidad y la viabilidad de la población.

Se ha relacionado la limitación por polen como una circunstancia que favorece la autocompatibilidad, ocurre al haber un bajo número de visitas por parte de los polinizadores, a la cantidad de polen transferido, así como a si el polen que se produce es viable, todo lo anterior determina el éxito reproductivo, tanto el *fruit set* como el *seed set* será menor que si se hubiera contado con una cantidad y calidad adecuada de polen (Knight *et al.* 2005).

Al contar con una densidad de flores alta, se genera mayor número de visitas por flor y si la actividad de los polinizadores es eficiente, el éxito reproductivo puede aumentar ya que se exporta más polen entre individuos, incrementando la diversidad genética y reduciendo así

la limitación por polen. Aunque no hay sincronía en la floración de *L. diffusa*, los dos picos de abundancia de flores generan un aumento en el número de parejas disponibles, se observó una relación con el éxito reproductivo al generar mayor *fruit set* debido a estos periodos, no así para el número de semillas por fruto que fue similar durante todo el periodo reproductivo, esto puede estar relacionado con las pocas visitas registradas por parte de los polinizadores, que hace que la posibilidad de presentar limitación por polen aumente (Primack 1985).

6.5 Visitantes florales y síndrome de polinización

Ligado con la tendencia a la entrecruza en cactáceas y los sistemas de autoincompatibilidad que presentan algunas especies, se requieren de vectores bióticos que muevan el polen entre los individuos y realicen la polinización (Anderson 2001; Martínez-Peralta 2007). Dentro de la subfamilia Cactoideae, donde predomina el tipo de crecimiento globoso, se ha reportado la melitofilia como principal síndrome de polinización, al igual que en la subfamilia Opuntioideae (Mandujano *et al.* 1996; Pimienta-Barrios & del Castillo 2002; Mandujano *et al.* 2010); a diferencia de lo que ocurre en la mayoría de las cactáceas columnares, en donde la polinización es efectuada por polillas y murciélagos (Valiente-Banuet *et al.* 1997) y de lo que ocurre en otras especies donde el polen se transporta por aves, hormigas y escarabajos (Negrón-Ortiz 1998; Pimienta-Barrios & del Castillo 2002).

Los visitantes florales de *Lophophora diffusa* que fueron identificados como polinizadores son principalmente abejas: *Macrotera* sp., *Lasioglossum* sp. y *Augochlorella* sp., además del escarabajo *Acmaeodera* sp., quienes tuvieron una máxima frecuencia de visitas entre las 11:00 y las 14:00 coincidiendo con la receptividad máxima de los órganos sexuales. En general, los visitantes son especies de talla pequeña, con un tiempo de forrajeo muy corto (de uno a cinco segundos), lo que se atribuye a la poca producción de polen y del néctar, que no se detectó en las flores, en comparación con especies de talla mediana y grande como *Megachile* sp., *Diadasia* sp., *Melissodes* sp., y *Bombus* sp., para los que el tiempo de forrajeo es mayor a 5 segundos en otras especies de cactáceas (obs. pers.). A partir de comparaciones entre flores con néctar y sin néctar de *Prosopis glandulosa* var. *torreyana*, se ha observado un total de visitas por parte de abejas de 423 correspondientes a 58 es-

pecies entre las que se encuentran los géneros *Andrena*, *Melissodes* y *Agapostemon*, contra 20 visitas en el caso de las flores sin néctar comprendiendo tan sólo 15 especies de los géneros como *Perdita*, *Exomalopsis*, *Colletes* y *Lasioglossum* (Golubov *et al.* 1999) Tanto las abejas como los escarabajos, fueron observados por lo general aterrizando sobre el estigma y bajando por el estilo, la adherencia de polen al cuerpo de los polinizadores durante el forrajeo, se ve favorecida ya que los estambres son tigmotácticos y se contraen hacia el cuerpo de los insectos, al estar en contacto con ellos.

Las flores que presentan visitas de abejas durante la etapa reproductiva dentro de la familia Cactaceae, se caracterizan por tener coloraciones amarillas, magentas y rosas, ser hermafroditas y tener polen y néctar como recompensas florales. Al igual que en *L. diffusa*, hay otras especies globosas, o de crecimiento clonal (e.g., *Opuntia* spp.) y sistema de apareamiento xenógamo, en donde las abejas solitarias han sido reportadas como principales polinizadores (e.g., *Opuntia polyacantha*, Osborn *et al.* 1988; *E. erectocentrus* var. *acunensis*, Johnson 1992; *Opuntia rastrea*, Mandujano *et al.* 1996; *F. robustus*, Piña 2000; *M. grahamii*, Bowers 2002; *Ferocactus cylindraceus*, McIntosh 2002; *F. wislizenii*, McIntosh 2002; *T. horripilus*, Matías-Palafox 2007 y *Echinocactus platyacanthus*, Jiménez-Sierra 2008).

Las abejas de tallas pequeñas han sido reportadas como especies que promueven la entrecruza (e.g., *O. bradtiana*, Plasencia-López 2003) refiriéndose a los géneros *Lasioglossum* y *Perdita*, sin embargo en *L. diffusa* las especies pequeñas podrían considerarse como los polinizadores principales. Se ha encontrado una mayor frecuencia de visitas y tiempo de forrajeo para algunas flores por parte de abejas grandes de los géneros *Diadasia*, *Melissodes*, *Megachile*, *Lithurge*, *Bombus* y *Xilocopa* (Grant *et al.* 1979; Grant & Grant 1979; del Castillo & González-Espinoza 1988; McFarland *et al.* 1989; Mandujano *et al.* 1996; Plasencia-López 2003).

La presencia registrada de otras abejas, vinculadas a dos especies de cactáceas en la localidad El Agua de Ángel, Qro. Méx. (*Coryphantha* sp. y *Thelocactus* sp.), indica que no hay ausencia de polinizadores, sin embargo, no se encontraron dentro de los visitantes florales del peyote, lo cual puede estar relacionado con el despliegue floral, las recompensas florales, el tamaño y la coloración de las flores; a diferencia de la coloración blanca en las flores de *L. diffusa*, *Coryphantha* sp. muestra tonalidades amarillas, mientras que *Thelocactus* sp. exhibe coloraciones de rosas a magentas. Las abejas encontradas fueron identificadas como *Diadasia* sp., *Agapostemon* sp. y *Apis mellifera*.

Tanto *Coryphantha* sp. como *Thelocactus* sp. exhibieron menos visitas que las esperadas por azar para el escarabajo *Acmaeodera* sp., es decir que no se está comportando como un polinizador potencial como ocurre para *L. diffusa*. *Coryphantha* sp. presenta más visitas que las esperadas por azar para *Lasioglossum* sp., *Agapostemon* sp. y *Diadasia* sp., mientras que en *Thelocactus* sp. cabe resaltar que fue la única especie donde se registraron visitas de *Apis mellifera*. Se concluye que el síndrome de polinización para *L. diffusa* es melitofilia aunque la actividad del escarabajo *Acmaeodera* sp. parece ser de suma importancia para que ocurra la polinización.

En cuanto a los visitantes florales que no tienen una función de polinizadores se encuentra el escarabajo *Trichochrous* sp., que pertenece a la familia Meliridae y la cual ya se había registrado como polínivoro para otras especies (Plasencia-López 2003), La avispa de la familia Chrysididae y las hormigas podrían estarse favoreciendo de las flores de *L. diffusa* al obtener refugio, esto debido a que la función como polinizadores en el caso de las hormigas no ha quedado claramente establecido y se reconocen como especies generalistas que acuden a las flores de cactáceas al reconocerlas como una recurso para hidratarse (Ríos-Casanova *et al.* 2004)

Para el caso de los chapulines: *Lactista* sp., *Orphulella* sp. y *Philocleon* sp., son considerados florívoros para el peyote, el consumo de estructuras reproductivas parte de ortópteros también se ha encontrado en otras especies (e.g., *Opuntia bradtiana*, Plasencia-López 2003; *T. horripilus*, Matías-Palafox 2011 y *A. kotschoubeyanus*, Arroyo 2014), esta actividad podría afectar la reproducción de la especie ya que consumen tanto el perianto como los órganos sexuales de las flores, disminuyendo la atracción de los polinizadores, el éxito reproductivo de las plantas y por consiguiente comprometiendo la producción de semillas en la población (Sánchez-Lafuente 2007). *L. diffusa* se vería más afectada por la florivoría debido a que presenta floración asincrónica, ya que la floración en masa se relaciona como una forma de escapar a la presión ejercida por los florívoros (Janzen 1967).

6.6 Depresión por endogamia

Tomando en cuenta la progenie producto de la entrecruza y la de autocruza se encontró un valor de depresión por endogamia alto en relación a los frutos ($\delta=0.90$) con un valor cercano a 1 y bajo en el caso de las semillas ($\delta=0.22$) con un valor cercano a cero, según lo establecido por Cruden (1977). Existen pocos estudios que determinen la depresión endogámica en cactáceas, entre los que se muestra una gran variación, para algunas especies el valor de depresión endogámica es mayor en los frutos que en las semillas (*A. fissuratus*: $\delta=0.92$ para los frutos y $\delta=0.22$ para las semillas, Martínez-Peralta 2007), mientras que en otras especies ocurre lo contrario (*A. asterias*: $\delta=0.75$ para los frutos y semillas $\delta=0.89$ Martínez-Ávalos 2007).

La depresión endogámica genera una disminución en la adecuación de individuos de *L. diffusa* para la formación de frutos, sin embargo esto puede expresarse en otro momento dentro del desarrollo de los individuos. Por otra parte el que la formación de semillas no presente valores altos de depresión endogámica, estaría concordando con los niveles de depresión endogámica esperados en especies con autocruza parcial (Lloyd 1979).

Los sistemas de cruza xenógamos individuos con mayor adecuación que los producidos por autogamia, ya que esta se vincula con mayor variabilidad genética (Eguiarte 1999). Lo cual los ofrece ventajas en el éxito a sobrevivir ante los cambios en el ambiente.

7. Conclusiones

- ❖ Los individuos de *Lophophora diffusa* en la población de Peñamiller, Qro., Méx., son en su mayoría solitarios (76%), con pocas plantas que muestran crecimiento clonal (24%). El porcentaje de individuos aumenta a partir de la categoría juvenil y las primeras categorías de adultos, disminuyendo para las plántulas y los individuos más grandes.
- ❖ La capacidad reproductiva se encuentra relacionada con el tamaño de las plantas, los individuos más grandes aportan más a la reproducción.
- ❖ El periodo de floración abarca varios meses, mostrando dos picos con mayor densidad de flores, se reconoce a *L. diffusa* como una especie cornucopia con floración asincrónica. Las flores son hermafroditas y en su mayoría de color blanco, muestran una antesis diurna, con una baja producción de granos de polen y óvulos. Se determinó la presencia de protoginia y hercogamia.
- ❖ La especie cuenta con un sistema de entrecruza, con una baja proporción de individuos que se reproducen por autocruza, se sugiere que se presenta un sistema de autoincompatibilidad parcial. El sistema de apareamiento es xenógamo, con demanda de vectores que muevan el polen. La polinización se da por parte de abejas solitarias de talla pequeña y una especie de escarabajo, se registró florivoría por parte de ortópteros.
- ❖ La población cuenta con limitación por polen y con niveles de depresión por endogamia altos para la producción de semillas lo que podría afectar en la viabilidad y la permanencia de la población.

8. Apéndice

Se presenta un banco de imágenes de los visitantes florales relacionados con *Lophophora diffusa*, *Coryphantha radians* y *Thelocactus leucacanthus* spp. *schmollii*, en la localidad El Agua del Ángel, Peñamiller, Querétaro. Fotos: Rafael Alejandro Calzada Arciniega.

Orden: Hymenoptera

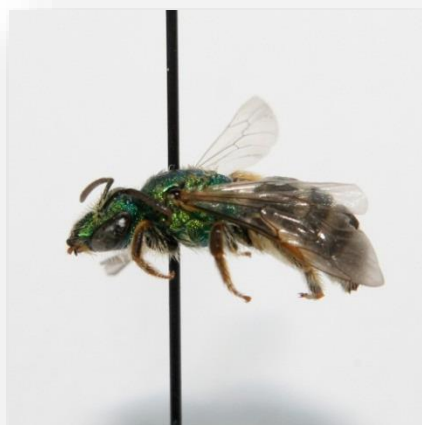


Imagen 1.- *Agapostemon* sp.

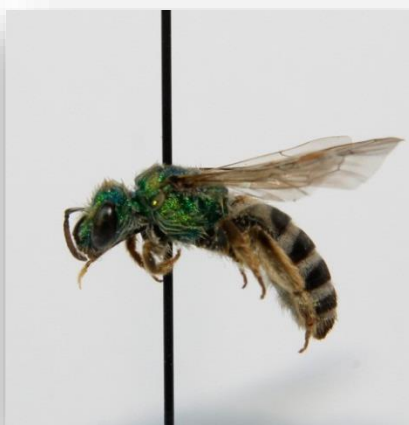


Imagen 2.- *Agapostemon* sp.



Imagen 3.- *Apis Mellifera*

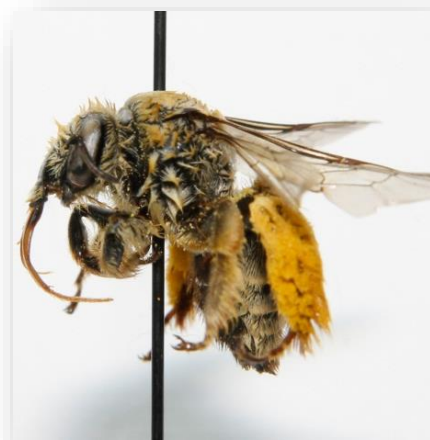
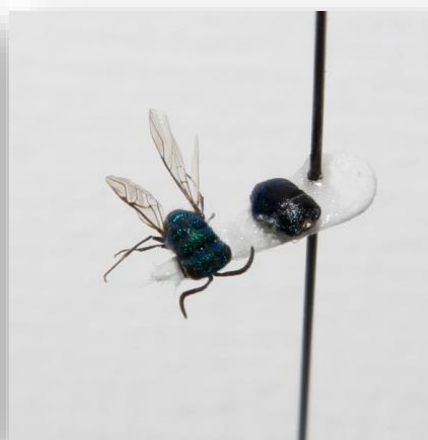


Imagen 4.- *Diadasia* sp.



Magen 5.- *Diadasia* sp.



Imaga 6.- Crysidae (Avispa)



Imagen 7.- *Macroterea* sp.



Imagen 8.- *Macroterea* sp.



Imagen 9.- *Augochlorella* sp.



Imagen 10.- *Augochlorella* sp.

Orden: Coleoptera



Imagen 11.- *Lasioglossum (Dialictus)* sp.



Imagen 12.- *Lasioglossum (Dialictus)* sp.



Imagen 13.- *Trichochoerus* sp.



Imagen 14.- *Trichochoerus* sp.



Imagen 15.- *Acmaeodera* sp.

Orden: Orthoptera



Imagen 16.- *Lactista* sp.



Imagen 17.- *Orphulella* sp.



Imagen 18.- *Philocleon* sp.

9. Literatura citada

- Álvarez-Hidalgo, S., C. González-Salvatierra, K. Juárez-Arriaga, M.Y. Pazaran-Navarrijo & H. Suzán (1999) Análisis poblacional de *Lophophora diffusa* en la zona de Higuerillas-Peña blanca, Querétaro. En cactáceas y otras plantas suculentas. Memorias del II Congreso mexicano, I congreso latinoamericano y del caribe. Sociedad Mexicana de Cactología. Oaxaca, México.
- Álvarez, R., H. Godínez-Álvarez, U. Guzmán, & P. Dávila (2004) Aspectos ecológicos de dos cactáceas mexicanas amenazadas: implicaciones para su conservación". *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **75**: 7-16.
- Anderson, E.F. (1969) The biogeography, ecology and taxonomy of *Lophophora* (Cactaceae). *Brittonia* **21**: 299-310.
- Anderson, E.F. (1996) Peyote. The Divine Cactus. The University of Arizona Press. USA.
- Anderson, E.F. (2001) The cactus family. Timber, Portland, OR.
- Arias, S. (1993) Cactáceas: Conservación y diversidad en México. En Gío-Argáez, R. & López-Ochoterena, E. (eds.) Diversidad Biológica en México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*. Vol. Esp. (XLIV): 109-115.
- Arizaga, S. & E. Ezcurra (2000) Pollination ecology of *Agave macroacantha* Zucc. in a Mexican tropical desert. I. Floral biology and pollination mechanisms. *American Journal of Botany* **87**: 1004–1010.
- Arreguín, M.L., G. Cabrera, R. Fernández, C. Orozco, B. Rodríguez & M. Yépez (1997) Introducción a la Flora del Estado de Querétaro. Talleres gráficos del Gobierno del estado d Querétaro. México.
- Arroyo, P.E. (2014) Características de la Historia de Vida de *Ariocarpus kotschobeyanus* (Cactaceae) en el Estado de Querétaro. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma Metropolitana. México.
- Ashman, T.L., T.M. Knight, J.A. Steets, P. Amarasekare & M. Burd (2004) Pollen limitation of plant reproduction: ecological and evolutionary causes and consequences. *Ecology* **85**: 2408–21.
- Ashman, T.L. & M.T. Morgan (2004) Explaining phenotypic selection on plant attractive characters: male function, gender balance or eco-logical context? *Proceedings of the Royal Society London Series B* **271**: 553–59.
- Bandeili, B. & C. Müller (2010) Folivory versus florivory-adaptiveness of flower feeding. *Naturwissendchaften* **97**: 79-88.

- Barrett, S.C.H. (1988). The evolution, maintenance and loss of self-incompatibility systems. En: *Reproductive Strategies of Plants: Patterns & Strategies* (eds.) J. & L. Lovett Doust, Oxford University Press, New York. pp. 98–124.
- Barrett, S.C.H. (2003) Mating strategies in flowering plants: the outcrossing-selfing paradigm and beyond. *Philosophical Transactions of the Royal Society London B* **358**: 991-1004.
- Barrett, S.C.H. & L.D. Harder (1996) Ecology and evolution of plant mating. *TREE* **11**: 73-79.
- Batis, A. & M. Rojas (2002) El peyote y otros cactus alucinógenos de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. *Biodiversitas* **40**: 12-17.
- Bell, G. (1982) *The Masterpiece of Nature: The evolution and Genetics of Sexuality*. Croom Helm, London. University of California Press, Berkely.
- Bertin, R.I. & C.M. Newman (1993) "Dichogamy in angiosperms". *Botanical Review* **59**: 112-152.
- Bowers, J.E. (2002) Flowering patterns and reproductive ecology of *Mammillaria grahamii* (Cactaceae), a common, small cactus in the Sonoran Desert. *Madroño* **49**: 201–206.
- Bravo-Hollis, H. (1967) Una revisión del genero *Lophophora*. *Cactaceas y Suculentas Mexicanas* (12)**1**: 8-17.
- Bravo-Hollis, H. (1978) Las cactáceas de México. Vol.1. 2nd ed. México, D.F. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Burd, M. (1994) Bateman's principle and plant reproduction: the role of pollen limitation in fruit and seed set. *Botanical Review* **60**: 83-139.
- Burgess, K.H. (1991) Florivory: the ecology of flower feeding insects and their host plants. Tesis de doctorado. Harvard University, Cambridge. USA.
- Búrquez, A. & J. Sarukhán (1980) Biología floral de poblaciones silvestres y cultivadas de *Phaseolus coccineus* L. I. relaciones planta-polinizador. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **39**: 5-27.
- Byers, D.L. & D.M. Waller (1999) Do plant populations purge their genetic load? Effects of population size and mating history on inbreeding depression. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* **30**: 479-513.
- Camargo-Smidt, E., E. Silva-Pereira & E. Leite-Borba (2006) Reproductive biology of two *Cattleya* (Orchidaceae) species endemic to north-eastern Brazil. *Plant Species Biology* **21**: 85–91.
- Charlesworth, D. & B. Charlesworth (1979) The evolutionary genetics of sexual systems in flowering plants. *Proceedings of the Royal Society London Series B* **205**: 513–530.

- Charlesworth, D. & B. Charlesworth (1987) Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* **18**: 237–268.
- Clark-Tapia, R. & Molina-Freaner, F. (2004) Reproductive ecology of the rare clonal cactus *Stenocereus eruca* in the Sonoran desert. *Plant. Systematic and Evolution* **247**: 155-164.
- Crawley, M. J. (1993) GLIM for ecologists. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Crawley, M.J. (1997) Plant-herbivore dynamics. In: Crawley, M.J. (ed.) *Plant Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp.401-474.
- Cruden, R. (1977) Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* **31**: 32-46.
- Cody, M.L. (1993) Do cholla cacti (*Opuntia* spp., subgenus *Cylindropuntia*) use or need nurse plants in the Mojave Desert? *Journal of Arid Environments* **24**: 139-154.
- Cody, M.L. (1996) A general theory of clutch size. *Evolution* **20**: 174-184.
- Contreras, C. & 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.
- Dafni, A. (1984) Mimicry and deception in pollination, *Annual Review of Ecology and Systematics* **15**: 259-278.
- Dafni, A. (1992) *Pollination ecology*. A Practical Approach. Oxford University Press, Oxford.
- del Castillo, R. (1994) Polinización y otros aspectos de la biología floral de *Ferocactus hirtix*. *Cactaceas y Suculentas Mexicanas* **39**: 36-42.
- del Castillo, R. & M. González-Espinosa (1988) Una interpretación evolutiva del polimorfismo sexual de *Opuntia robusta* (Cactaceae). *Agrociencia* **71**: 184-196.
- de Nettancourt, D. (1997) Incompatibility in angiosperms. *Sexual Plant Reproduction* **10**:185–199.
- Díaz, C.O. (2014) *Ariocarpus kotschoubeyanus* (Cactaceae) en Querétaro: Una evaluación de aspectos básicos de demografía y conservación. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Díaz O.S. (2013) Dinámica poblacional de *Lophophora diffusa* “peyote” (Cactaceae) en una localidad del estado de Querétaro. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Iztapalapa. México.
- Dieringer, G. (1991) Variation in individual flowering time and reproductive success of *Agalinis strictifolia* (Scrophulariaceae). *American Journal of Botany* **78**: 497-503.

- Domínguez, C. & R. Dirzo (1995) Rainfall and flowering synchrony in a tropical shrub: variable selection on the flowering time of *Erythroxylum havanense*. *Evolutionary Ecology* **9**: 204-2016.
- Elzinga, J.A., A. Alan., A. Biere., L. Gigord., A.E. Weis & G. Bernasconi (2007) Time after time: flowering phenology and biotic interactions. *Trends in Ecology and Evolution* **22**: 432-439.
- Eguiarte, L.E., J. Nuñez-Farfán, C. Domínguez & C. Cordero (1992) Biología evolutiva de la reproducción en plantas. *Ciencias* **6**: 69-86.
- Eguiarte, L .E., J. Larson-Guerra, J. Nuñez-Farfán, A. Martínez-Palacios, K. Santos del Prado & H.T. Arita. (1999) Diversidad filogenética y conservación: ejemplos a diferentes escalas y una propuesta a nivel poblacional para *Agave victoria-reginae* en el desierto de Chihuahua, México. *Revista Chilena de Historia Natural*. **72**: 475-492.
- Eguiarte, L.E., A. Silva & V. Souza. (2000) Biología evolutiva de la familia Agavaceae: biología reproductiva, genética de poblaciones y filogenia. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. **166**: 131-150.
- Esparza-Olguín, L., Valverde, T. & Vilchis-Anaya, E. (2002) Demographic analysis of a rare columnar cactus (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Vallely, Mexico. *Biological Conservation* **103**: 249-359.
- Esparza-Olguín, L., T. Valverde & M.C. Mandujano (2005) Comparative demographic analysis of three *Neobuxbaumia* species (Cactaceae) with differing degree of rarity. *Population Ecology* **47**: 229-245.
- Faegri, K. & L. van der Pijl (1979) *The principles of Pollinaiton Ecology*, 3rd. Pergamon Press, Oxford.
- Fenner, M. (1985) *Seed ecology*. Outline Studies in Ecology. London: Chapman & Hall.
- Fenster, C.B., W.S. Armbruster, P. Wilson, M.R. Dudash & J.D. Thomson (2004) Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* **35**: 375-403.
- Ferrer, M. M., S. V. Good-Avila, C. Montaña, C.Domínguez & L.E. Eguiarte (2009) Effect of population density on seed set and seed germination in the partially self-incompatible shrub, *Flourensia cernua* (Asteraceae). *Annals of Botany* **103**(7): 1077-1089.
- Fleming, T.H., S. Maurice & J.L. Hamrick (1998) Geographic variation in the breeding system and the evolutionary stability of trioecy in *Pachycereus pringlei* (Cactaceae). *Evolutionary Ecology* **12**: 279–289.

- Flores-Martínez, A., M.G. Manzanero, J. Golubov & M.C. Mandujano (2013) Biología floral de *Mammillaria huitzilopochtli*, una especie rara que habita acantilados. *Botanical Sciences* **91** (3): 349-356.
- Franco, A.C. & P.S. Nobel (1989) Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology* **77**: 870-886.
- García, E. (1988) Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen, México, Offset Larios.
- Gentry, A.H. (1974) Flowering phenology and diversity in tropical Bognoniaceae. *Biotropica* **6**: 64-68.
- Grant, V. & K.A. Grant (1979) Pollination of *Opuntia basilaris* and *O. littoralis*. *Plant. Systematic and Evolution* **132**: 321-325
- Grant, V., K.A. Grant, P.D. Hurd, Jr. (1979) Pollination of *Opuntia lindheimeri* and related species. *Plant. Systematic and Evolution* **132**: 313-320.
- Grimaldi, D. 1999. The co-radiations of pollinating insects and angiosperms in the Cretaceous. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **86**: 373-406.
- Godínez-Álvarez, H., A. Valiente-Banuet & L. Valiente-Banuet (1999) Biotic interactions and the population dynamics of the long-lived columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo* in the Tehuacan Valley, Mexico. *Canadian Journal of Botany* **77**: 203-208.
- Godínez-Álvarez, H., T. Valverde & P. Ortega-Baes (2003) Demographic Trends in the Cactaceae. *The Botanical Review* **69**(2): 173-203.
- Godínez-Álvarez, H., M. Jiménez, M. Mendoza, F. Pérez, P. Roldan, L. Rios-Casanova & R. Lira (2008) Densidad, estructura poblacional, reproducción y supervivencia de cuatro especies de plantas útiles en el Valle de Tehuacán, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **79**: 393-403.
- Gómez-Hinostrosa, C., Sánchez, E., Guadalupe Martínez, J. & Terry, M. 2013. *Lophophora diffusa*. In: IUCN 2014. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.1. <www.iucnredlist.org>
- González, R.A.V. (2010) Evaluación preliminar del estado de conservación de *Mammillaria napina* (Cactaceae). Tesis de Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Golubov, J., L.E. Eguiarte, M.C. Mandujano, J. López-Portillo & C. Montana (1999) Why be a honeyless honey mesquite? Reproduction and mating system of nectarful and nectarless individuals. *American Journal of Botany* **86**: 955-963

Guzmán, U., S. Arias & P. Davila (2003) 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.M. & H. Godínez (1994) Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. *Acta Botánica Mexicana* **26**: 33-52.

Hernández, H., C. Gómez-Hinostrosa & B. Goettsch (2004) Check list of Chihuahuan Desert Cactaceae. *Harvard Papers in Botany* **9**: 51-68.

Hernández-Oria, J.G., R. Chávez, E. Sánchez & E. Sánchez-Martínez (2007) Factores de riesgo en las cactáceas amenazadas de una región semiárida en el sur del desierto chihuahuense, México *Interciencia* **32**: 728-734.

Howel, D.J. & B.S. Roth (1981) Sexual reproduction in Agave: the benefits of bats; the cost of semelparous advertising. *Ecology* **62**: 1-7

Hunt, D. (1999) *CITES Cactaceae Checklist*. 2nd ed. Royal Botanical Gardens e International Organization for Succulent Plant Study, Kew.

Ibarra-Cerdeña, C.L., Iñiguez-Dávalos & V. Sánchez-Cordero (2005) Pollination ecology of *Stenocereus queretaroensis* (Cactaceae), a chiropterophilous columnar cactus, in a tropical dry forest of Mexico. *American Journal of Botany* **92**: 503–509.

Instituto Nacional de Ecología-SEMARNAP (1999) Programa de Manejo Reserva de la Biosfera Sierra Gorda, México. SEMARNAP. México.

IUCN Red List (2007) Lista Roja de Especies Amenazadas de la Union International para la Conservación de la Naturaleza. <http://www.iucnredlist.org/>

Janzen, D.H. (1967) Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution* **21**: 620-37.

Janzen, D.H. (1971) Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* **2**: 465-492.

Jiménez-Sierra, C.L. (2008) Estudios sobre la biología y demografía de *Echinocactus platyacanthus* Link et Otto, en Zapotitlán de las Salinas, Puebla. Tesis de Doctorado, Universidad Nacional Autónoma de México, México.

Johnson, R.A. (1992) Pollination and Reproductive Ecology of Acua Cactus, *Echinomastus erectocentrus* var. *acunensis* (Cactaceae). *International Journal of Plant Science* **153** (3): 400-408.

Johnson, S.D. & K.E. Steiner (2000) generalization versus specialization in plant pollination systems. *Trends Ecology Evolution* **15**: 190-193.

Jordan, P.W. & P.S. Nobel (1981) Seedling establishment of *Ferocactus acanthodes* in relation to drought. *Ecology* **62**(4): 901-906.

- Lamborn, E. & J. Ollerton (2000) Experimental assessment of the functional morphology of inflorescences of *Daucus carota* (Apiaceae): testing the "fly catcher effect". *Functional Ecology* **14**: 445-454.
- Larson B.M. & S.C. Barrett (1999) The ecology of pollen limitation in buzz pollinated *Rhexia virginica*. *The Journal of Ecology* **87**: 371-381.
- Larson B.M. & S.C. Barrett (2000) A comparative analysis of pollen limitation in flowering plants. *Biological Journal of the Linnean Society* **69**: 503-520.
- Lloyd, D.G. (1979) Some reproductive factors affecting the selection of self-fertilization in plants. *American Naturalist* **113**: 67-79.
- Lloyd, D.G. & D.J. Schoen (1992). "Self- and Cross-Fertilization in Plants. I. Functional Dimensions". *International Journal of Plant Sciences* **153**: 358-69.
- Lloyd, D.G. & C.J. Webb (1986) The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms. I. Dichogamy. New Zealand. *Journal of Botany* **24**: 135-162.
- Lloyd, D.G. & S.C.H. Barrett (1996) *Floral biology: Studies on floral evolution in animal-pollinated plants*. International Thomson Editores. D.F. México.
- Kearns, C.A. & D.W. Inouye (1993) *Techniques for pollination biologists*. University Press of Colorado, Niwot, CO.
- Keller, L.F. & D.M. Waller (2002) Inbreeding effects in wild populations. *Trends Ecology Evolution* **17**: 230-241.
- Knight, T.M., M.W. McCoy, J.M. Chase, K.A. McCoy & R.D. Holt (2005) Tropic cascades across ecosystems. *Nature*. In press.
- Levin, D.A. (1996) The evolutionary significance of pseudo-self-fertility. *American Naturalist* **148**: 321-332.
- López, D. & C. Navarro (2009) Estudio demográfico de *Stenocactus crispatus* (Cactaceae) en los Ángeles Tetela, Puebla, México. *Cactaceas y Suculentas Mexicanas* **54**: 100-111.
- Loomis, R.S. & D.J. Connor (1992) *Crop Ecology. Productivity and Management in Agricultural Systems*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Mandujano, M.C., C. Montaña & L. Eguiarte (1996) Reproductive ecology and inbreeding depression in *Opuntia rastrera* (Cactaceae) in the Chihuahuan desert: why are sexually derived recruitments so rare. *American Journal of Botany* **83**: 63-70.
- Mandujano, M.C., C. Montaña, I. Méndez & J. Golubov (1998) The relative contributions of sexual reproduction and clonal propagation in *Opuntia rastrera* in two habitats in the Chihuahuan Desert. *Journal of Ecology* **86**: 911-921.

- Mandujano, M.C., C. Montaña., M. Franco., J. Golubov, y A. Flores-Martínez (2001) Integration of demographic annual variability in a clonal desert cactus. *Ecology* **82**: 344-359.
- Mandujano, M.C., J.A. Verhulst, I.G. Carrillo-Angeles & J. Golubov (2007) Population dynamics of *Ariocarpus scaphirostris* Bödeker (Cactaceae): Evaluating the status of a threatened species. *International Journal of Plant Sciences* **168**: 1035-1044.
- Mandujano, M.C., J.A.M. Verhulst, I. Carrillo-Angeles & J. Golubov (2007) Population dynamics of *Ariocarpus scaphirostris* Bödeker (Cactaceae): evaluating the status of a threatened species. *International Journal of Plant Sciences* **168**: 1035–1044.
- Mandujano, M.C., I. Carrillo-Ángeles., C. Martínez-Peralta & J. Golubov (2010) Reproductive biology of Cactaceae. En: Ramawat K.G. Ed. Desert Plants: Biology and Biotechnology, pp.197-230, Springer-Verlag, Berlín.
- Martínez-Ávalos, J.C., H.A. Suzan & C.A.O. Salazar (1993) Aspectos ecológicos y demográficos de *Ariocarpus trigonus* (Weber) Schumann. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **38**(2): 30-38.
- Martínez-Ávalos, J.G. (2007) Dinámica poblacional del “falso peyote” *Astrophytum asterias* (Zuc) Lem. (Cactaceae), una especie amenazada del Noreste de México. Tesis de doctorado. Facultad de Ciencias Forestales. Universidad Autónoma de Nuevo León, Linares, Nuevo León.
- Martínez-Ramos, M., G. Arroyo-Cosultchi., J. Golubov & M.C. Mandujano (2015) Fenología y sistema de apareamiento de *Mammillaria humboldtii*: una especie en peligro de extinción. *Cactaceas y Suculentas Mexicanas* **60**: 80-90.
- Marquis, R.J. (1988) Phenological variation in the neotropical understory shrub *Piper arieianum*: causes and consequences. *Ecology* **69**: 1552-1565.
- Martínez-Peralta, C. (2007) Biología floral de *Ariocarpus fissuratus* (Engelmann) Schumann (Cactaceae) en Cuatro Ciénegas, Coahuila, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Matías-Palafox, L. (2007) Estructura poblacional y biología reproductiva de *Turbinicarpus horripilus* (Le.) Vác. Jhon & Rhia (Cactaceae). Tesis de Maestría. Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa. México.
- Matías-Palafox, M.L., O. Díaz-Segura, S.C. Jiménez, D.E. Vásquez, M.C. Mandujano & J. Golubov (2011) Registro de la florivoría en una cactácea microendémica de la Barranca de Metztitlán, Hidalgo. III Congreso Mexicano de Ecología, Boca del Río, Veracruz. Poster.
- McAuliffe, J.R. (1984) Resource depression by a stream herbivore: Effects on distributions and abundances of other grazers. *Oikos* **42**: 327-333.
- McCall, A.C. (2008) florivory affects pollinator visitation and female fitness in *Nemophila menziessi*. *Oecología* **155**: 729-737.

- McFarland, J.D., P.G. Kevan & M.A. Lane (1989) Pollination biology of *Opuntia imbricata* (Cactaceae) in southern Colorado. *Canadian Journal Botany* **67**: 24-28.
- McIntosh, M.E. (2002) Plant size, breeding system, and limits to reproductive success in two sister species of *Ferocactus* (Cactaceae). *Plant Ecology* **162**: 273–288.
- Michener, C.D., R.J. McGinley & B.N. Danforth (1994) *The bee genera of North and Central America (Hymenoptera: Apoidea)*. Smithsonian Institution Press, Washington and London.
- Mills, L.S. & P.E. Smouse (1994) Demographic consequences of inbreeding in small remnant populations. *American Naturalist* **144**: 412-431.
- Muirhead, C.A. & R. Lande (1977) Inbreeding depression under joint selfing, outcrossing and asexuality. *Evolution* **51**: 1409-1415.
- Muller, H.J. (1964) The relation of recombination to mutational advance. *Mutation Research* **106**: 2-9.
- Nassar, J.M. & N. Ramírez (2004) Reproductive biology of the melon cactus, *Melocactus curvispinus* (Cactaceae). *Plant. Systematic and Evolution* **248**: 31-44.
- Negrón-Ortiz, V. (1998) Reproductive biology of a rare cactus, *Opuntia spinosissima* (Cactaceae), in the Florida Keys: why is seed set very low? *Sexual Plant Reproduction* **11**: 208-212.
- Nobel, P.S. (1988) Environmental biology of agaves and cacti. Cambridge University Press, New York.
- Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010-Protección ambiental-especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio. Lista de especies en riesgo.
- Oaxaca-Villa, B., A. Casas & A. Valiente-Banuet (2006) Reproductive biology in wild and silvicultural managed populations of *Escontria chiotilla* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, Central Mexico. *Genet Resour and Crop Evolution* **53**: 277-287.
- Ollerton J. & A. Lack (1998) Relationships between flowering phenology, plant size and reproductive success in *Lotus corniculatus* (Fabaceae). *Plant Ecology* **139**: 35-47.
- Ornduff, R. (1969) Reproductive biology in relation to systematics. *Taxon* **18**: 121-133.
- Ortega-Baes, P., & H. Godínez-Álvarez (2006) Global diversity and conservation priorities in the Cactaceae. *Biodiversity and Conservation* **15**:817-827.
- Osborn, M.M., P.G. Kevan & M.A. Lane (1988) Pollination biology of *Opuntia polyacantha* and *Opuntia phaeacantha* (Cactaceae) in southern Colorado. *Plant. Systematic and Evolution* **159**: 85–94.

- Parker, K. C., & J. L. Hamrick (1992) Genetic diversity and clonal structure in a columnar cactus, *Lophocereus schottii*. *American Journal of Botany* **79**: 86–96.
- Peters, E. & C. Martorell (2001) Conocimiento y conservación de las mamilarias endémicas del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Universidad Nacional Autónoma de México Instituto de Ecología. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. R166. México D.F. (Para las secciones de exploración y descripción de localidades).
- Peters, E. M., C. Martorell & E. Ezcurra (2008) Nurse rocks are more important than nurse plants in determining the distribution and establishment of globose cacti (*Mammillaria*) in the Tehuacan Valley, Mexico. *Journal of Arid Environments* **72**: 593-601.
- Pierson, E.A. & R.M Turner, R.M. (1998) An 85-yr study of saguaro (*Carnegiea gigantea*) demography. *Ecology* **78**: 2676-2693.
- Pimienta-Barrios, E. & del Castillo, R.F. (2002) Reproductive biology. In: Nobel P.S. (ed.) *Cacti: biology and uses*. University of California Press, Berkeley. Pp. 75–90.
- Pimienta-Barrios, E. & P. S. Nobel (1995) Reproductive characteristics of pitayo (*Stenocereus queretaroensis*) and their relationships with soluble sugars and irrigation. *Journal of the American Society of Horticultural Science* **120**: 1082-1086.
- Piña, H.H. (2000) Ecología reproductiva de *Ferocactus robustus* en el Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla. Tesis de Maestría, Instituto Politécnico Nacional, México.
- Piña, H.H. (2007) Biología reproductiva de *Opuntia microdasys* (Lehm.) Pfeiffer en el Desierto Chihuahuense. Tesis de Doctorado, Instituto de Ecología A.C., México.
- Plasencia-López, L.M.T. (2003) Biología reproductiva de *Opuntia bradtiana* (Cactaceae) en Cuatro Ciénegas, Coahuila. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Primack, R.B. (1985) Patterns of flowering phenology on communities, populations, individuals, and single flowers. In: White, J. (ed.), *The population structure of vegetation*. Dr W. Junk Publishers, Dordrecht 571-593
- Portilla, R.M. (2007) Estudio de tres poblaciones de *Coryphantha werdermanii* (Cactaceae) en condiciones contrastantes de disturbio. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Ramos A. (2007) Estudio poblacional de *Mammillaria dixanthocentron* Becket. ex Mitran en el Valle de Cuicatlán, Oaxaca. Tesis de Maestría. Instituto Politécnico Nacional. Oaxaca.
- Reed, D.H., D.A. Briscoe & R. Frankham (2002) Inbreeding and extinction: The effect of environmental stress and lineage. *Cons. Gen.* **3**: 301-307.
- Richards, A.J. (1986) *Plant Breeding Systems*. G. Allen & UNWIN, Boston.

Ríos-Casanova, L., A. Valiente-Banuet & Rico-Gray (2004) Las hormigas del Valle de Tehuacán (Hymenoptera: Formicidae): una comparación con otras zonas áridas de México. *Acta Zoologica Mexicana* **20**: 37-54.

Rivera-Marchand B., J.D. Ackerman (2006) Bat pollination breakdown in the Caribbean columnar cactus *Pilosocereus royenii*. *Biotropica* **38**: 635-642.

Rodríguez-Velez, B. & R. Ayala (2010). Historia natural de *Macrotera pipiyolin* (Hymenoptera: Andrenidae) en la Estación de Biología Chamela, Jalisco, México. *Revista mexicana de biodiversidad*, **81**: 87-96.

Rohde, A.S. & T. Ashman (2010) Effects of florivory and inbreeding on reproduction in hermaphrodites of the wild strawberry *Fragaria virginiana*. *International Journal of Plant Sciences* **171**: 175-184.

Saldívar, S. (2011) Dinámica poblacional de *Mammillaria mystax* en Cañada Morelos, Puebla. Tesis de Licenciatura. Escuela de Biología. BUAP. Puebla, México.

Sánchez-Mejorada, H. (1982) Informe sobre la reunión de Tucson para analizar el comercio de cactáceas. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* (4).

Sánchez, E. (2006) Ficha técnica de *Lophophora diffusa* subsp. *diffusa*. Apuntes técnicos para el conocimiento de la situación de conservación de especies de la familia Cactaceae en el estado de Querétaro. Jardín Botánico Regional de Cadereyta " Ing. Manuel González de Cosío" Consejo de Ciencia y Tecnología del Estado de Querétaro-(CONCyTEQ). Bases de datos SNIB-CONABIO. Proyecto No. CK016. México, D.F.

Sánchez-Lafuente, A.M. (2007). Corolla herbivory, pollination success and fruit predation in complex flowers: an experimental study with *Linaria lilacina* (Scrophulariaceae). *Annals of Botany* **99**: 355-364.

SAS Institute Inc. (2001) JMP: A Business Unit of SAS. Version 5.0.1 by Statistical Analysis System, Institute Inc. Cary, NC, USA.

Scheinvar, L. (2004) Flora cactológica del estado de Querétaro: diversidad y riqueza. Fondo de Cultura Económica. México.

Schiestl, F.P. (2005) On the success of a swindle: pollination by deception in orchids. *Naturwissenschaften* **92**: 255-264.

Schmalzel, R.J., F.W. Reichenbacher & S. Rutman (1995) Demographic study of the rare *Coryphantha robbinsorum* (Cactaceae) in southeastern Arizona. *Madroño* **42**: 332-348.

Schwartz, M.D. (2003) Introduction. In: Schwartz, M.D. (ed.) Phenology: An integrative environmental science. Kluwer Academic Publishers, Amsterdam.

Simpson, B.B. & J.L. Neff (1983) Evolution and diversity of floral rewards In Handbook of Experimental Pollination Biology (C. E. Jones, Jr. and R. J. Little, Jr., eds.), Scientific and Academic Editions, New York.

Silvertown, J. W. (1987) *Introduction to plant population ecology*. Longman Scientific & Technical, Essex, England.

Smith (2003) *Sacramental and Medicinal Cacti-Peyote, San Pedro and other Ethnopharmacological Cactaceae*. Rainbow Gardens Bookshop. USA.

Stearns, S. (1992) *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press, Oxford.

Stevens, P. F. (2001 onwards). Angiosperm Phylogeny Website. Version 12, July 2012 [and more or less continuously updated since]. will do. <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>.

Strong, A.W. & S. Williamson (2007) Breeding system of *Astrophytum asterias*: an endangered cactus. *Southwest National* **52**: 341-346.

Terry, M. (2008) Stalking the wild *Lophophora* part. 3: San Luis Potosí (central), Querétaro and México City. *Cactus and Succulent Journal*. **80**(6): 310-317.

Tiffney, B.H. & K.J. Niklas (1985) Clonal growth in land plants: a paleobotanical perspective. En: J.B.C. Jackson, L. Buss y R. E. Cook (Eds.) *Population biology and evolution of clonal organisms*. Yale University Press.

Trujillo-Hernández, A. (2002) *Ecología fisiológica de la germinación de las cactáceas del género Lophophora*. Tesis de maestría en Ciencias. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. D.F. México.

Valiente-Banuet, A. & Ezcurra (1991) Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacan Vallely, Mexico. *Journal of Ecology* **79**: 961-971.

Valiente-Banuet, A., A. Bolongaro-Crevenna, O. Briones, E. Ezcurra, M. Rosas, H. Núñez, G. Bernard & E. Vázquez (1991) Spatial relationships between cacti and nurse shrubs in a semi-arid environment in central México. *Journal of vegetation Science* **2**: 15-20.

Valiente-Banuet, A., A. Rojas-Martínez & M.C. Arizmendi (1997) Pollination biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalaensis* and *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, central Mexico. *American Journal of Botany* **84**: 452–455.

Valverde, T., S. Quijas, M. López-Villavicencio & S. Castillo (2004) Population dynamics of *Mammillaria magnimamma* Haworth (Cactaceae) in a lava-field in central Mexico. *Plant Ecology* **170**:167–184.

Valverde, T., J. Meave, J. Carabias & Z. Cano (2005) *Ecología y medio ambiente*. Perason educación. México

- Valverde, T. & J.A. Zavala-Hurtado (2006) Assessing the ecological status of *Mammillaria pectinifera* Weber (Cactaceae), a rare and threatened species endemic of Tehuacan-Cuicatlan Region in Central Mexico. *Journal of Arid Environments* **64**: 193-208.
- Vogel, S. (1954) *Blütenbiologische Typen als Elemente der Sipplgliederung*. Fisher, Jena.
- Waser, N.M. (1983) The adaptive nature of floral traits: ideas and evidence. In: Real L (ed.) *Pollination biology*. Academic, Orlando, pp 241–285.
- Waser, N.M., L. Chittka, M.W. Price, N. Williams & J. Ollerton (1996) Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* **77**: 1043–1060.
- Waser, N.M. & J. Ollerton (2006) *Plant-Pollinator Interactions: from Specialization to Generalization*. Univ. Chicago Press, Chicago.
- Wilson, R.E. (1979) Resistance to *Septoria tritici* in two wheat cultivars determined by independent, single dominant genes. *Australian Plant Pathology* **8**: 16-18.
- Wyatt, R. (1983) Pollinator–Plant interactions and the evolution of breeding systems. In: Real L (ed.) *Pollination Biology*. Academic, Orlando, pp 51–95.
- Zamudio, S., J. Rzedowski, E. Carranza & G. Calderón (1992) La Vegetación en el estado de Querétaro. Talleres Gráficos del Gobierno del Estado de Querétaro. México.
- Zepeda, M.V. (2010) *Lophophora diffusa* (Croizat) Bravo. Nombre común: falso peyote, peyote queretano, peyote liso. *Cactaceas y Suculentas Mexicanas* **55**(2): 64.
- Zepeda, M.V. (2010) Ecología de poblaciones y asociación nodriza-protégido de *Astrophytum ornatum* (DC.) F.A.C. Weber ex Britton y Rose (Cactaceae) en Querétaro, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Zuñiga, B., G. Malda & H. Suzán (2005) Interacciones planta-nodriza en *Lophophora diffusa* (Cactaceae) en un desierto subtropical de México. *Biotropica* **37**: 351-3