



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Efecto de la florivoría en la reproducción de *Ariocarpus
retusus* Scheidweiler en Miquihuana, Tamaulipas,
México.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A :

DIANA CÁRDENAS RAMOS



DIRECTOR DE TESIS:
DRA. MARÍA DEL CARMEN MANDUJANO
SÁNCHEZ

2015
MÉXICO, D.F.



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Hoja de Datos del Jurado

1. Datos del Alumno

Cárdenas
Ramos
Diana
55 23 53 71 50
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
308318010

2. Datos del Tutor

Dra.
María del Carmen
Mandujano
Sánchez

3. Datos del Sinodal 1

Dr.
Zenón
Cano
Santana

4. Datos del Sinodal 2

Dr.
Pedro Eloy
Mendoza
Hernández

5. Datos del Sinodal 3

Dr.
Frank Raúl
Gío
Argáez

6.- Datos del Sinodal 4

M. en C.
Iván Israel
Castellanos
Vargas

Datos del trabajo escrito

Efecto de la florivoría en la reproducción de *Ariocarpus retusus* Scheidweiler en Miquihuana,
Tamaulipas, México.

64 p
2015.

*La gran victoria que hoy parece fácil, fue el resultado
de pequeñas victorias que pasaron desapercibidas.*

Paulo Coelho

AGRADECIMIENTOS OFICIALES

A la Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez por la dirección de esta tesis. Al Laboratorio de Genética y Ecología del Departamento de Ecología de la Biodiversidad del Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), que prestó sus instalaciones para realizar este trabajo.

Este proyecto se realizó gracias al financiamiento del proyecto PAPIIT-UNAM IN207411-3 "Evolución de historia de vida del género *Ariocarpus* Scheidweiler (Cactaceae)", y del presupuesto operativo del Instituto de Ecología, UNAM, otorgados a la Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez.

Esta tesis se llevó a cabo dentro del Taller: "Ecología Terrestre y Manejo de Recursos Bióticos", de la Facultad de Ciencias, UNAM, bajo la asesoría de los profesores que allí participan: el Dr. Zenón Cano Santana, el Dr. Víctor López, la M. en C. Irene Pisanty, el M. en C. Iván Castellanos Vargas, la M. en C. Rosa Mancilla Ramírez y la Dra. Mónica Elisa Queijeiro Bolaños.

Al Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias, en especial a la Dra. Olivia Ordóñez Yáñez y al M. en C. Armando Luis Martínez, y a la UNAM por facilitarme material biológico para la consulta e identificación de ejemplares.

Agradezco la disposición y tiempo que brindo la M. en C. María Cristina Mayorga Martínez, quien me ayudó a montar e identificar a los individuos colectados. Además agradezco al Biól. Carlos Balboa Aguilar, que a la distancia, colaboró con la identificación de los polinizadores.

Al Ejido Miquihuana por el apoyo y las facilidades otorgadas.

A la Dra. Mariana Rojas Aréchiga, la Lic. Anabel Domínguez Reyes y al Biól. Hugo Altamirano por el apoyo en la logística de las salidas de campo y trabajo de laboratorio.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

Este trabajo se realizó bajo la dirección de la Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez, quien me brindó su apoyo, tiempo, comprensión y conocimiento para lograr que este proyecto de investigación alcanzara sus metas establecidas y que me dejara una gran enseñanza.

Agradezco igualmente a las personas que contribuyeron a la obtención de los datos, en especial al Biól. O. Sandino Guerrero Eloisa que se encargó de los traslados. Al equipo para toma de datos y trabajos de campo: biólogos O. Sandino Guerrero Eloisa, Marisol Martínez-Ramos y Stefanie Hernández Ávila. También agradezco las grandes contribuciones del M. en C. Gabriel Arroyo-Cosultchi y del Dr. Jordan K. Golubov y a mi asesora quienes me ayudaron a coleccionar mis datos y me brindaron su conocimiento durante las salidas al sitio de estudio.

Agradezco igualmente a mis profesores del taller, el Dr. Zenón Cano Santana, la Dra. Concepción Martínez Peralta, el M. en C. Juan Carlos Flores, la M. en C. Irene Pisanty y a la Dra. Mónica Queijeiro, quienes durante un año me permitieron aprender más sobre la ecología. Valoro los comentarios que han hecho a mi trabajo escrito a lo largo de estos dos años, lo que me ha permitido entender más sobre mi proyecto de investigación y a identificar mis errores. Igualmente agradezco a mis compañeros del taller, que me animaron a seguir con el proyecto y me dieron siempre su punto de vista. Agradezco en especial a mi compañero Edday Farfán que me ayudó a identificar a los visitantes florales.

También y de manera especial, agradezco a mi familia que me ha apoyado toda mi vida y en estos últimos años de mi carrera profesional. Gracias a mi mamá Tere y a mi padre Fernando por su comprensión, su tiempo, apoyo, disposición y su esfuerzo para conseguir que en estos cuatro años no me hiciera falta ningún recurso económico ni emocional. A mi hermana Liliana que, aunque somos muy diferentes, siempre está ahí para hacerme reír y defenderme de todos. A mi novio que estuvo apoyándome cuando me caía, animándome cuando el camino cada vez se hacía más complicado y confortándome cuando las buenas cosas al fin ocurrían. Te amo Luis. Gracias por todo.

A mis grandes amigos en esta carrera, que me hicieron pasar muy bonitos momentos en el salón de clase o en las salidas de campo y que me brindaron su amistad deliberadamente. Agradezco a Alma, Gaby, Fermín, Eva, Jesús, Violeta y Yeimi, así como a algunos otros más (perdón por no mencionarlos a todos), que fueron una gran compañía durante la carrera.

También agradezco a mis amigos que me han acompañado en la vida: Silvestre, Laura, Adriana, Luis e Israel: además de todos aquellos que he conocido recientemente y que han hecho de mis tardes en Universum, los mejores días de mi vida (gracias a toda Ciencia Recreativa).

Gracias a mis profesores algunos buenos y otros no tanto que contribuyeron con mi formación como bióloga. Al M. en C. Iván Castellanos Vargas, que despertó mi interés por la ecología, y muy especialmente al Dr. Raúl Gío-Argáez, un excelente profesor que me permitió formar parte de su equipo de trabajo para realizar mi servicio social. Dr. Gío: gracias por ser además de mi profesor, un gran amigo.

A mis sinodales, que se tomaron la molestia de leer mi trabajo de investigación y además contribuir con sus comentarios, sugerencias y observaciones, para que este cumpla con todas las cualidades necesarias para poder ser presentado en el ámbito científico. Gracias por la disposición para atenderme, hablar conmigo y por su apoyo.

ÍNDICE

Resumen	1	
I. Introducción		
1.1 La herbivoría en cactáceas amenazadas	3	
1.2 La florivoría	4	
1.3 Efectos directos de la florivoría	6	
1.4 Efectos indirectos de la florivoría	7	
1.5 Influencia de los factores ambientales sobre la florivoría	9	
1.6 Estrategias para evitar depredación floral	9	
II. Justificación, objetivos e hipótesis		12
III. Materiales y métodos		
3.1 Especie de estudio: <i>Ariocarpus retusus</i> (Scheidweiler)	14	
3.2 Sitio de estudio	15	
3.3 Estructura poblacional	16	
3.4 Conducta floral y recompensas florales	17	
3.5 Visitantes florales	18	
3.6 Descripción de la florivoría	19	
3.7 Efecto indirecto de la florivoría sobre los polinizadores	19	
3.8 Niveles de florivoría	22	
IV. Resultados		
4.1 Estructura poblacional	23	

4.2 Conducta floral y recompensas florales	27
4.3 Visitantes florales	29
4.4 Efecto de la florivoría sobre los polinizadores	34
4.5 Tipo y frecuencia de florivoría	37
4.6 Niveles de florivoría	39
V. Discusión	
5.1 Estructura poblacional	41
5.2 Conducta floral y recompensas florales	42
5.3 Visitantes florales	45
5.4 Efecto de la florivoría sobre los polinizadores	47
5.5 Tipo y frecuencia de florivoría	48
5.6 Efecto directo de la florivoría	49
5.7 Peligros que enfrenta <i>Ariocarpus retusus</i>	50
VI. Conclusiones	53
Literatura citada	55

Citar esta tesis como: Cárdenas-Ramos. D. 2015. Efecto de la florivoría en la reproducción de *Ariocarpus retusus* Scheidweiler en Miquihuana, Tamaulipas, México. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 64 pp.

RESUMEN

La florivoría consiste en el consumo de una parte de la flor antes de la formación de la cubierta de las semillas; afecta indirectamente a la planta provocando una disminución de visitantes florales (polinizadores), o directamente reduciendo su adecuación, al dañar sus órganos reproductivos. La florivoría pone en un mayor riesgo a las especies en peligro de extinción porque puede reducir o eliminar su éxito reproductivo. *Ariocarpus retusus* en una de las 7 especies del género y todas ellas se encuentran en peligro de extinción, se reproducen únicamente por vía sexual, y tienen un periodo reproductivo sincrónico de tipo cornucopia, que está circunscrito en una corta temporada (3 a 20 días) durante el otoño. El objetivo general de este trabajo fue identificar las estructuras florales atacadas y la frecuencia de la florivoría, para determinar si tiene un efecto directo y/o indirecto en la reproducción de *Ariocarpus retusus*. Además se estudió la conducta floral, la producción de recompensas (polen y néctar) y se buscó conocer sus visitantes florales, los florívoros y las estructuras florales que éstos depredan. Para evaluar esta interacción, del 3 al 8 de octubre del 2013 (en la época reproductiva), se realizaron trabajos de campo en un predio cercano al poblado Miquihuana, Tamaulipas. En el sitio, se establecieron dos parcelas de 10 × 15 m, donde se censaron, mapearon, midieron y se registraron las características reproductivas de todos los individuos de *A. retusus* ($n = 1605$). De la población se mantuvieron en observación diariamente a todos los individuos reproductivos ($n = 284$) para evaluar durante su periodo de floración (tres días) (6 al 9 de octubre del 2013), la frecuencia de florivoría en el ciclo floral de 2013, e identificar las estructuras florales depredadas. Se eligieron además, 21 flores al azar para establecer el periodo de vida de la flor, registrar la hora de apertura y cierre floral y medir la producción de recompensas florales. Los visitantes florales y los florívoros se colectaron durante el trabajo de campo (3 al 8 de octubre del 2013), se montaron e identificaron. Para determinar el efecto indirecto se hizo un experimento pareado en donde se eligieron 8 pares de plantas cercanas (50 a 100 cm de distancia) reproductivas en pre-antesis que florecieron de manera sincrónica. Al momento de la apertura de las flores, una flor de cada par se mantuvo intacta y a la otra se le cortó la

corola en un 50%. Durante los días de vida de las flores, por periodos de 30 min, en intervalos de 2 horas, se registraron los visitantes florales y las actividades realizadas por éstos en las flores con y sin daño. El efecto directo se evaluó al establecer la frecuencia de depredación de órganos reproductivos en una muestra de 284 individuos reproductivos (los mismos para establecer frecuencia de florivoría). Además se pretendía comparar la producción de frutos y de semillas entre las flores sujetas a defoliación de la corola y las flores intactas, pero la población fue destruida en el mes de febrero del 2014. En la población se presentó 10% de florivoría ($n = 284$ individuos), siendo el perianto la estructura más depredada. La población estaba conformada por 1605 individuos, de los cuales 358 fueron reproductivos; éstos produjeron de uno a dos botones y/o flores por individuo. *Ariocarpus retusus* tiene un ciclo floral diurno (09:00-17:00), con una longevidad floral de uno a dos días, llegando a prolongarse hasta tres posiblemente relacionado con la temperatura. El diámetro de la corola alcanza un máximo de 3.94 cm (12:00 h). La producción total de néctar fue de 45.4 μ l y la de polen de 30 granos de polen/antera en flores expuestas a visitantes. Los polinizadores registrados fueron: *Apis mellifera*, *Exomalopsis* sp y *Augochlora* sp; en tanto que se registraron varios florívoros no identificados a especies: uno de la familia Lygacidae (Hemiptera: Heteroptera), otro de la subfamilia Cryptorhynchinae (Coleoptera) y otro del orden Lepidoptera. El experimento para evaluar el efecto indirecto indica que los visitantes florales no discriminaron entre flores ($P > 0.05$). Las actividades más frecuentes de los visitantes, fueron: la recolección de polen (26%) y néctar (25%), seguidas de las visitas a la flor, sin que ocurra polinización (21%), interacción con la corola (13%), interacción con el estigma (8%) y la búsqueda de polen y néctar (5%). Para el efecto directo se observó que del 10% de florivoría, el 2% corresponde a la depredación total del pistilo y de la flor, lo que reduce a cero el éxito reproductivo del cactus. Se puede establecer que la florivoría para *A. retusus* no afecta la frecuencia de visitantes florales por lo que posiblemente no interfiere con la polinización, además no es frecuente (10%), ni intensa, ya que la depredación generalmente consiste en el consumo de los segmentos del perianto (corola) y la florivoría reduce en un porcentaje bajo el éxito reproductivo de *A. retusus* (2%). Sin embargo, esta reducción en el éxito reproductivo en conjunto con la extracción ilegal de plantas y en el extremo ligado a la

destrucción total de la población de estudio son indicadores del alto riesgo que tienen estas especies.

I. INTRODUCCIÓN

1.1 Herbivoría en cactáceas amenazadas

La dinámica de una población, puede modificarse por diversos factores, entre los cuales se encuentran las interacciones biológicas, ya sea entre individuos de la misma especie (interacción intraespecífica) o bien con otras especies (interacción interespecífica). Una de las interacciones bióticas de mayor impacto en las comunidades naturales es la herbivoría (Crawley, 1983). La herbivoría consiste en el consumo total o parcial de una planta por parte de un animal y donde la planta no necesariamente muere. Los herbívoros tienen efectos negativos sobre las plantas que consumen, pues reducen su desempeño y habilidad competitiva al eliminar parte de sus tejidos (Crawley, 1983; Valverde *et al.*, 2005). Afectan significativamente la riqueza, la heterogeneidad, el ciclaje de nutrientes y la abundancia relativa de las especies de las cuales se alimentan (Crawley, 1983). Interviniendo además, en uno o más componentes de la adecuación de las plantas (*e.g.*, crecimiento, sobrevivencia, reproducción), considerándose como importantes agentes selectivos en la evolución de las plantas (Sánchez-Ramos *et al.*, 1999).

Los efectos de la herbivoría que se manifiestan comúnmente en una reducción de la tasa de captación de energía por fotosíntesis y el intercambio gaseoso en las plantas, pueden ser los efectos más generalizados de esta interacción. Otros efectos menos conocidos o estudiados son la destrucción de los haces conductores, la propensión a infecciones y la disminución del éxito reproductivo (Marín-Gómez, 2011).

La interacción herbívoro-planta ha generado la aparición de excepcionales capacidades adaptativas de las plantas para eludir, repeler, retardar y restringir la infestación o el daño causado por los herbívoros (Sánchez-Ramos *et al.*, 1999). Estas adaptaciones incluyen rasgos morfológicos y químicos presentes en su estructura, como: el desarrollo de nectarios extra florales, espinas o pubescencias, estrategias de evasión fenológica y la baja calidad nutricional de las hojas; que en conjunto han conducido a la evolución de una gran biodiversidad (variedad de interacciones) (Crawley, 1983; Zimmermann y Granata, 2002).

El estudio de la herbivoría y de otras interacciones en las poblaciones de cactus, resulta indispensable para la conservación de estas especies; impulsar la generación de conocimiento al respecto es prioritario para los investigadores de este país, ya que México es sin duda el más importante centro de concentración de cactáceas, con un total de 48 géneros y de 563 a 700 especies reconocidas (Hernández y Godínez, 1994; Álvarez *et al.*, 2004). Esta diversidad alta se debe a que el país cuenta con una gran variedad de ambientes áridos para estas especies, que han desarrollado características anatómicas y fisiológicas (Gibson y Nobel, 1986) para adaptarse a ellos, como el uso eficiente del agua, la presencia de tallos carnosos, así como una corteza verde cubierta de cera que evita la pérdida de agua (Gibson y Nobel, 1986; Delgado Alvarado, 2007).

Documentar información sobre la dinámica poblacional de cactáceas, en el contexto de las interacciones bióticas como la herbivoría y la florivoría, es indispensable para desarrollar planes para su conservación. Debido a que en la actualidad, la gran mayoría de las poblaciones de cactáceas se encuentran en distintas categorías de protección, por factores intrínsecos y extrínsecos de la población (NOM-059-SEMARNAT-2010).

Las principales amenazas para las poblaciones de cactáceas, son las actividades antrópicas, entre las que destaca el cambio de uso de suelo para usos agrícolas y/o pecuarios y a las actividades de extracción de las plantas de su hábitat, para su venta como plantas de ornato en mercados nacionales e internacionales (Hernández y Godínez, 1994; Arroyo-Cosultchi *et al.*, 2014). Otra de las razones por la que las especies de cactáceas se encuentran en riesgo, se debe al gran endemismo de sus poblaciones, es decir, que están restringidas a determinadas áreas geográficas (Jiménez Sierra, 2011).

1.2 La florivoría

El desempeño reproductivo de una planta está determinado por condiciones ambientales óptimas y por factores bióticos, donde en estos últimos se incluyen interacciones planta-animal como la herbívora.

Los herbívoros pueden o no ser especializados en cuanto a la estructura de la cual se alimentan, ya que algunos prefieren las hojas, los tallos, las raíces o los frutos (Burgess, 1991; Valverde *et al.*, 2005). Otros herbívoros, los florívoros, son depredadores que provocan un daño o lesión a cualquier estructura o tejido de un brote de la flor antes del

desarrollo de la cubierta de las semillas (Burgess, 1991; McCall1 e Irwin. 2006), pues se alimentan de diferentes estructuras florales (perianto, androceo, gineceo, corola, inflorescencias, ovarios y gametos maduros); entre los florívoros se encuentran insectos, moluscos, mamíferos, aves y reptiles (Burgess, 1991; McCall1 e Irwin. 2006).

Como ejemplo, se ha observado que aves de las especies *Aratinga wagleri*, *Brotogeris jugularis*, *Pionus menstruus* y *P. chalcopterus*, así como insectos de la especie *Atta cephalotes*, con frecuencia, dañan las flores de *Inga ornata* Kunth, en Quindío, Colombia. *Inga ornata* Kunth es una especie arbórea que se caracteriza por presentar floraciones masivas y una baja producción de frutos. Aunado a lo anterior, la incidencia de herbivoría floral (florivoría) por insectos, el aborto de flores y frutos, la depredación de flores por aves y el desprendimiento de las flores, son posibles causas que afectan el potencial reproductivo y la baja producción de frutos de esta especie (Marín-Gómez, 2011).

Entre los mamíferos, se puede mencionar al mono cara blanca (*Cebus capucinus*), que se alimenta de insectos, frutos y flores, principalmente de la especie *Tabebuia ochracea* y de *Manilkara zapota* (CITES, 2010). Igualmente se han descrito como depredadores florales, murciélagos de las especies *Lichonycteris obscura* y *Phyllostomus discoloro*, que en la zona de San José, Costa Rica consumen flores y frutos de especies arbóreas (Tamsitt y Valdiviesa, 1961).

Dentro de los reptiles florívoros se encuentra la lagartija balear (*Podarcis lilfordi*), que en las islas de Mallorca y Menorca, consumen polen y flores de umbelíferas (*Petroselinum*), lentisco (*Pistacia lentiscus*) y romero (*Rosmarinus officinalis*), además de néctar de lechetrezna (*Euphorbia dendroides*) e hinojo marino (*Crithmum maritimum*; Salvador, 2006). Otro ejemplo, son las tortugas de las Galápagos que se alimentan durante mucho tiempo de cladodios, flores y frutos de *Opuntia* (Márquez *et al.*, 2003). El consumo de las estructuras reproductivas puede generar efectos negativos en la reproducción de las plantas de las que se alimentan (Márquez *et al.*, 2003; McCall1 e Irwin, 2006; Salvador, 2006).

Los efectos de la florivoría pueden ser directos o indirectos (McCall1 e Irwin, 2006). En el primer caso los florívoros afectan la adecuación de las plantas en su función masculina y/o femenina a través de efectos tróficos directos o por medio de las vías alteradas de las interacciones entre especies; en contraste, de manera indirecta la florivoría

puede afectar en la polinización (McCall e Irwin, 2006). El efecto de la florivoría sobre la polinización genera problemas para el apareamiento de la planta y evolución floral de los sistemas sexuales, modificando las vías de apareamiento y de cruza (McCall e Irwin, 2006). El daño por florívoros puede traer como consecuencias (Krupnick *et al.*, 1999; McCall e Irwin, 2006): (1) degradación de las propiedades de atracción de cada flor, (2) reducción del número de flores por planta, (3) reducción de recompensas para los polinizadores, (4) reducción del crecimiento poblacional, y (5) reducción del número de vástagos que pueden incorporarse a la población.

1.3 Efectos directos de la florivoría

Los efectos directos de la florivoría se producen cuando los florívoros afectan las estimaciones de la aptitud de las plantas (adecuación) en su función masculina y/o femenina, por consumir la totalidad o parte de los gametos (polen y óvulos), así como pistilos y estambres. Esta interacción puede afectar de manera similar el crecimiento de la población o tener consecuencias demográficas (McCall e Irwin, 2006), debido a que reduce el número de vástagos que pueden incorporarse a la población (Piña *et al.*, 2010). Se ha observado, por ejemplo, que en las plantas de la especie *Primula veris*, la pérdida de las flores a causa de los depredadores provocan que la población disminuya hasta en una 20% (García y Ehrlen, 2002).

El efecto directo de la florivoría se presenta durante la depredación de los gametos, por ejemplo, cuando ocurre la oviposición o larviposición de insectos que se alimentan de las estructuras reproductivas, o bien cuando los individuos se encuentran en un estadio adulto, por lo que el daño floral es aún mayor, ya que las larvas son capaces de desplazarse hacia la flor y alimentarse de ella (Fernández *et al.*, 2008; Piña *et al.*, 2010; Mandujano *et al.*, 2013). Como ocurre con las especies de escarabajos *Lonchophorus fusiformis* y *Lonchophorus santarosae* de Costa Rica, cuyas larvas que eclosionan de huevos depositados en diferentes estructuras florales de *Ceiba pentandra*, se alimentan de estructuras florales específicas, ya que *L. fursiformis* depreda las anteras y las yemas florales y *L. santorosae* se alimenta de óvulos y frutos inmaduros, lo que genera que esta interacción sea uno de los factores que contribuyen con el aborto de brotes de flor y frutos inmaduros para esta especie, aunque *C. pentandra* presenta eventos de floraciones masivas,

lo que permite escapar frente a los depredadores (Fernández *et al.*, 2008). De manera similar, el adulto de *Olycella aff. junctolineella* (Lepidoptera: Pyralidae) oviposita en los botones florales de *Opuntia microdasys* consumiendo hasta 30% de las estructuras reproductivas de esta especie de cactus (Piña *et al.*, 2010). Otra especie de la familia Pyralidae (*Olycella subumbrella*) se reporta que oviposita en botones florales y puede consumir del 20% hasta el 100% de las estructuras reproductivas de *Opuntia macrocentra* (Mandujano *et al.*, 2013).

Otro ejemplo de efecto directo a causa de la florivoría es el que provocan las orugas de palomillas del género *Tegeticula* y *Parategeticula* (Lepidoptera: Prodoxidae) sobre especies del género *Yucca* (Pellmyr *et al.*, 2007). El efecto se produce cuando las polillas ovipositan en la flor; a la par de este proceso las polillas recogen el polen de los estambres de la yuca y polinizan a otros individuos. Cuando los huevos eclosionan, las larvas se alimentan principalmente de las estructuras de las semillas en pleno desarrollo, generando un efecto negativo en la reproducción de la yuca. Aunque se ha propuesto que este tipo de depredación puede tener un efecto positivo para las especies de *Yucca*, porque para esta especie vegetal no se han observado polinizadores específicos y las palomillas nunca consumen todas las semillas, por lo que se habla de un proceso de co-evolución entre ambos grupos taxonómicos (Pellmyr *et al.*, 2007).

1.4 Efectos indirectos de la florivoría

La florivoría indirecta se presenta cuando la lesión en las estructuras reproductoras, influye en los individuos que llevan a cabo la polinización, por consiguiente se generan efectos directos para el apareamiento de la planta y evolución floral de los sistemas sexuales, modificando las vías de apareamiento y cruce. Además afectan la aptitud de las plantas, en su función masculino y femenino, mediante la alteración de la calidad y cantidad de caracteres importantes para otras interacciones entre especies (McCall e Irwin, 2006).

Los efectos indirectos, se presentan cuando los daños florales provocados por los florívoros, influyen sobre los polinizadores (Krupnick *et al.*, 1999; McCall e Irwin, 2006). McCall e Irwin (2006) reportan que los insectos que regularmente son atraídos por las flores por recompensas como el néctar, el polen, los aromas y las resinas, disminuyen sus visitas, debido al daño efectuado por los depredadores, que reducen la producción de

recompensas, a causa de la depredación de estructuras indispensables para la generación de estos atrayentes, ya que desde el punto de vista del polinizador, las visitas están limitadas a encontrar recursos (Golubov y Mandujano, 2009). Este escenario se presenta con los robadores de néctar, que generalmente perforan las corolas de las flores o rompen partes de la flor, para extraer este recurso (Inouye, 1980). Los robadores de néctar pueden disminuir las visitas de los polinizadores, influyendo a su vez en la producción de frutos y semillas (Irwin y Brody, 1998; Irwin, 2000).

En otras ocasiones, el efecto indirecto se hace presente, cuando el tamaño de la corola decrece a causa de los florívoros, lo que provoca que el polinizador no localice a la flor y no ocurra la polinización (Staton y Preston, 1988), o bien que el consumo y degradación de las propiedades de las flores, reduzcan la atracción a polinizadores, influyendo en el éxito reproductivo de la planta debido a una disminución en la producción de frutos y semillas (McCall e Irwin, 2006). Esto se ha observado en la especie *Salvia gesneriflora*, donde la incidencia de daño en el cáliz de la flor, por robadores de néctar (principalmente colibríes), genera una disminución en la tasa de visitantes florales. Aunado a lo anterior, durante el periodo de fructificación, las semillas de esta especie, exhiben peso y tasas de germinación menores, a diferencia de las semillas que provienen de flores sin daño (Cuevas-García *et al.*, 2013).

Los efectos indirectos pueden presentar además otro tipo de costos para las plantas, como es el caso de los sumideros de recursos en sitios donde éstos son limitados, sobre todo en los casos en los que las plantas reabsorben el nitrógeno y fósforo de los pétalos cuando los procesos de fecundación ocurrieron (Ashman, 1994). Este último caso sucede cuando los pétalos dañados pierden agua a través de una mayor transpiración o simplemente a través de fugas (Galen *et al.*, 1999). Por lo anterior, la florivoría podría aumentar el estrés hídrico en flores dañadas, especialmente en ambientes secos o con viento (Galen *et al.*, 1999).

Con lo señalado hasta este momento, son muy importantes los atributos morfológicos y de funcionamiento de una flor (*i. e.*, como el color, la forma de la corola, el tamaño, la presencia de néctar, polen, fragancias y aceites, la longevidad, el horario de apertura y cierre, la época en que florecen, el despliegue floral), como determinantes del comportamiento de los visitantes, ya que la expresión de cada uno de estos rasgos, tiene un

efecto sobre el éxito reproductivo de las plantas (en términos del número de frutos y semillas producidas), pues repercuten en el número de visitas recibidas, la calidad de la visita, el patrón de forrajeo, y el costo de producir el atributo floral para atraer o recompensar a los visitantes (McCall e Irwin, 2006).

1.5 Influencia de los factores ambientales sobre la florivoría

La disminución o disponibilidad de recursos para la planta, puede ser un factor que potencialmente aumente la depredación. Por ejemplo, se realizó un estudio sobre las variaciones en la floración de *Erythrina falcata* en el año 2014 y 2015 en la zona del Atlántico de Montana. Para el año 2014 las fuertes lluvias generaron el aborto de un mayor número de botones florales, por lo que se presentó una drástica reducción de la oferta de recursos florales, principalmente de néctar, disminuyendo a su vez la riqueza de visitantes florales. Las variaciones fenológicas en este año, propiciaron que los tres principales polinizadores de esta especie (aves), sobreponen sus visitas a las flores generando competencia y encuentros agonísticos más frecuentes con otros visitantes florales (Aximoff y Freitas, 2009).

Los factores abióticos, incluyendo los cambios climáticos, pueden afectar la sincronía del periodo de floración y en consecuencia, la intensidad y duración de las fenofases, la cantidad disponible de recompensas (néctar y el polen), así como el tamaño y abundancia de las estructuras reproductivas (Hernández Aroca, 2012; Sánchez Núñez, 2009). Los factores abióticos también pueden afectar de manera directa o indirecta, el comportamiento de los consumidores y polinizadores, provocando un aumento en la florivoría y una disminución de la polinización (Aximoff y Freitas, 2009).

1.6 Estrategias para evitar depredación floral

Durante la carrera evolutiva de las interacciones ecológicas, algunas plantas han desarrollado diversas adaptaciones estructurales, fenológicas y morfológicas que le permiten eludir a algunos depredadores foliares (Azorín y Gómez, 2008). Un ejemplo de estrategia estructural se presenta en las flores de *Ariocarpus kotschoubeyanus* que toleran la depredación en sus estructuras, probablemente por el desarrollo rápido de tubos polínicos, que permite la fecundación en un corto tiempo (López Contreras, 2013). En cuanto a las

estrategias fenológicas, se ha observado que algunas especies llevan a cabo sincronía floral, que les permite incrementar la eficiencia de los recursos por parte del polinizador, en respuesta a la competencia por el recurso y además favorece el escape de los depredadores debido a las floraciones masivas o en cornucopia (Augspurger, 1983). Esto ocurre en la especie *Tillandsia deppeana* (bromelia) en Veracruz, México, que presenta sincronía tanto en la floración como en la dispersión de semillas, maximizando además, el encuentro con los polinizadores (colibríes) (García-Franco, 1990). Finalmente, una adaptación morfológica es la presencia de espinas que es una característica de muchas cactáceas que además de permitirles prevalecer en ambientes con baja humedad, les confiere la capacidad de protección contra los depredadores.

Otra estrategia presentada por especies que están expuestas a una constante florivoría, como *Bouvardia ternifolia* que crece en Arizona, Estados Unidos, es la de producir un mayor número de inflorescencias y flores aumentando incluso el número de semillas, para garantizar la reproducción (Paige y Whitham, 1987); existen otras estrategias en las que ocurre la liberación de sustancias volátiles, que permita eludir a los depredadores, tal es el caso de las plantas del género *Lupinus* (Fabaceae), que se caracterizan por la generación de una elevada concentración de metabolitos secundarios (alcaloides quinolizidínicos o AQ) con efecto biológico en contra de insectos, ya que los AQ constituyen una defensa química de las plantas de *Lupinus* contra sus depredadores (*e. g.*, insectos, mamíferos herbívoros, entre otros) (Bermúdez Torres y Figueroa Brito, 2014).

Las plantas presentan además, estrategias ligadas directamente con los polinizadores, como es el caso de la sincronía temporal entre éstos con las plantas, que permite que durante el periodo de floración empleen diversas señales visuales y olfativas para atraer a los insectos polinizadores, incrementando el éxito. Adicionalmente, las adaptaciones con las que cuentan los polinizadores pueden estar tan desarrolladas que no permiten que la interacción con la planta se pierda, pese a la presencia del daño floral, tal como ocurre con las especies del género *Ferocactus* que exhiben una co-adaptación entre sus flores y sus agentes polinizadores, en especial abejas y abejorros (Cota-Sánchez, 2008).

El objetivo de este trabajo es establecer si los efectos de la florivoría, de manera directa o indirecta son determinantes en el éxito reproductivo de *Ariocarpus retusus*. Además la información generada en este estudio puede ser precursor de otras

investigaciones para conocer factores que pueden influir en la reproducción de *A. retusus*, como por ejemplo la fenología, la sincronía floral, la disponibilidad de recursos o la respuesta al cambio de los factores abióticos, además se puede establecer en qué estadio fenológico se hace más frecuente la depredación y si en algún futuro, es necesario reducir la florivoría en esta especie, con fines de conservación.

II. JUSTIFICACIÓN, OBJETIVOS E HIPÓTESIS

La familia de las cactáceas, es uno de los grupos que se encuentra dentro de las especies más vulnerables y en peligro de extinción, ya sea por su biología (ciclos de vida largos y distribución restringida) o por las actividades antrópicas, que generan la destrucción de su hábitat o la desestabilización de las poblaciones, ya que se extraen ejemplares, generalmente reproductivos, para su venta. *Ariocarpus retusus* (Scheidweiler) es una especie que se encuentra dentro de la categoría de protección especial (Villavicencio Gutiérrez, *et al.*, 2006) y de acuerdo al “Comité de Flora Langkawi” (Malasia), de 2001 es la especie que con frecuencia se encuentra a la venta en internet.

Por lo tanto resulta significativo aportar información sobre la dinámica y estructura poblacional de *A. retusus*, así como de las interacciones que mantiene con otros individuos, en este caso, los depredadores florales (florívoros), con el fin de establecer si esta interacción influye en la estabilidad de la población. Ya que además, existe poca información del género *Ariocarpus*, especialmente aquella relacionada con su distribución, densidad, características de hábitat, impacto humano sobre sus poblaciones y estado de conservación (Meza Nivón, 2011). Para esta especie se cuenta con pocos trabajos, el más representativo “Biología de la polinización y fenología reproductiva del género *Ariocarpus* Scheidweler (Cactaceae)”, publicado por Martínez-Peralta y Mandujano (2012) cuyo marco teórico será utilizando para esta investigación.

Con la realización de este trabajo se aporta nueva información sobre el tema de florivoría, que permitirá establecer posibles planes de conservación y que este estudio, sea precursor de otras investigaciones para conocer otros factores que pueden influir en la reproducción de *A. retusus*, como la fenología, la sincronía floral, la disponibilidad de recursos o la respuesta al cambio de los factores abióticos.

Dado lo anterior, el objetivo general de este trabajo es determinar el efecto directo e indirecto de la florivoría en la reproducción de *Ariocarpus retusus*.

Por otra parte, los objetivos particulares son los siguientes:

1. Establecer la estructura de la población utilizando métodos demográficos y determinar la incidencia de la florivoría en las plantas reproductivas de la población.

2. Determinar la conducta floral de esta especie y la producción de recompensas florales (néctar y polen).
3. Conocer a los visitantes florales de esta especie.
4. Determinar si los daños presentes en las flores disminuyen la visita de los polinizadores.
5. Conocer qué estructuras son atacadas por los florívoros y determinar la frecuencia de daño en las diferentes partes de la flor.
6. Establecer si la reproducción de los individuos (producción de frutos y semillas) es diferencial entre flores con o sin daño por florívoros.

Asimismo, se formulan las siguientes hipótesis:

1. Efecto directo: Si los florívoros dañan o depredan las estructuras indispensables para la reproducción de *A. retusus*, se espera que la florivoría tenga un efecto directo en la adecuación de *A. retusus*.

2. Efecto indirecto: Si el daño en el atractivo de la flor, efectuado por los florívoros trae como consecuencia indirecta la disminución significativa de los visitantes florales, se espera que las visitas de los polinizadores sean menores en flores dañadas que en flores enteras o intactas, y que esta reducción se traduzca en una disminución del éxito reproductivo de *A. retusus*.

III. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 Especie de estudio: *Ariocarpus retusus*

Ariocarpus retusus (Scheidweiler) (Cactaceae) se distribuye en zonas desérticas y semidesértica de México, se encuentra en Coahuila, Nuevo León, Querétaro, San Luis Potosí, Tamaulipas y Zacatecas, distribuyéndose en colinas calizas y pedregosas, rara vez yesosas y en matorrales rosetófilos (Rodríguez-Garza *et al.*, 2011), entre los 1300 y 1800 m snm (Flores, 2001). Es una cactácea globosa con tallos formados por tubérculos triangulares de 1.5 a 4 cm de longitud y 1 a 3.5 cm de ancho, de una coloración verde azulado que culminan en puntas agudas, además presentan aréolas espiníferas en la punta de los tubérculos, pequeñas, circulares, de 1 a 5 mm de diámetro (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991). La reproducción es únicamente sexual, por dispersión de semillas. Su ápice está cubierto de lana, de donde surgen flores de 4 a 5 cm de diámetro, y hasta 4.5 cm de longitud (Flores, 2001); éstas presentan además, segmentos del perianto blanquecinos, ocasionalmente con una línea media rojiza, segmentos interiores lanceolados, acuminados, de 2 cm de longitud y de 5 a 9 mm de anchura; estambres numerosos, filamentos blanquecinos, anteras color amarillo oro, granos de polen entre 80 y 85 micras, estilo blanco (Fig. 1) y presenta siete o más lóbulos del estigma (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991). Sus frutos ovoides emergen del ápice, por lo que las semillas caen rápidamente al suelo, estas son de color negro, no mayores a 1.5 mm de diámetro (Kessler y Stuppy, 2006) y son la única forma de reclutamiento de nuevos individuos (Martínez-Peralta y Mandujano, 2012). *Ariocarpus retusus* no posee espinas, pero si se le lesiona arroja un líquido blanco pegajoso (Flores, 2001).

La polinización la realizan abejas solitarias: *Perdita* sp., *Augochlorella* sp. y *Megachilidae* que son atraídas por la disponibilidad de recompensas como el néctar y el polen. En esta especie se han observado como depredadores florales: ortópteros y coleópteros (género *Epicauta*) (Martínez-Peralta y Mandujano, 2012).

El periodo de floración de *A. retusus*, ocurre en el otoño, el periodo de antesis se presenta alrededor de las 11 h, generalmente cuando el ambiente se torna nublado y lluvioso (Martínez-Peralta y Mandujano, 2012).



Figura 1. Características florales de *Ariocarpus retusus*. Escala: 3 cm. Foto: Oscar Sandino Guerrero Eloisa.

3.2 Sitio de estudio

El municipio de Miquihuana, se localiza al suroeste del Estado de Tamaulipas y forma parte de la región geomorfológica de la Sierra Madre Oriental; colinda al norte y al oeste con el Estado de Nuevo León, al sur con el Municipio de Bustamante, al sureste con el Municipio de Palmillas, y al este con el Municipio de Jaumave (GT, 2011). El relieve incluye dos formas: (1) las zonas accidentadas que se localizan al noreste del municipio con pendientes que fluctúan entre el 30 y 50% de terrenos cerriles o escarpados, que abarcan el 77.35% de la superficie municipal, y (2) las zonas semi-planas, localizadas al sureste y formadas por terrenos con pendientes (ET, 2010).

El régimen de lluvias es en el verano, con una precipitación de 496.8 mm (GT, 1993), los meses más calurosos son de mayo a agosto, siendo la dirección dominante de los vientos la del sureste y suroeste, salvo en invierno que predominan los del norte (ET, 2010).

El uso del suelo es agrícola (8.4%) y urbano (2%). Debido al tipo de roca presente en gran parte del municipio (rocas sedimentarias del Cuaternario) y a las pendientes, es difícil llevar a cabo actividades agrícolas mecanizadas y de extensión, por lo que

generalmente se realizan actividades ganaderas, utilizando a la vegetación natural como la principal fuente de alimento para el ganado caprino (96% del territorio) (INEGI, 2009).

La población en la que se hicieron las observaciones se localizó en un predio cercano al pueblo de Miquihuana que se localiza en las coordenadas 23° 36' 44" norte y 99° 46' 0" oeste y a 1892 m snm (GMM, 2008-2010).

La población de *A. retusus* se encuentra sobre una pendiente o loma, cercana a la orilla de la carretera. En el lugar se presentan especies vegetales características del matorral xerófilo o rosetófilo. Se pueden observar en el sitio, elementos arrosetados del género *Agave* y *Dasyllirion*, además de *Euphorbia antisiphilitica* que es la especie más abundante, seguida de *Chrysactinia mexicana*, siendo *Jatropha dioica* y *Larrea tridentata* especies menos presentes en este sitio (Martínez Ávalos, 1999). Se presentan además cactáceas, principalmente del género *Mammillaria*, aunque también algunos ejemplares del género *Pelecypora*.

El predio donde se encuentra la población de *A. retusus* es un terreno ejidal usado para ganadería vacuna, equina y caprina, por lo que en algunos individuos de *A. retusus*, se observa daño en las estructuras vegetativas a causa del pisoteo del ganado. Se pueden observar además cambios de uso de suelo, en lomas aledañas al lugar, ya sea para la agricultura o vivienda.

3.3 Estructura poblacional

El trabajo de campo se realizó del 3 al 9 de octubre de 2013. Este consistió en ubicar espacialmente a los individuos de *A. retusus*, en dos parcelas de 10 × 15 m. Dentro de cada parcela se marcaron los individuos con chaquiras de cristal de diferentes colores, de acuerdo al siguiente código de números y colores: 0 azul marino, 1 azul cielo, 2 amarillo, 3 verde bandera, 4 blanco, 5 anaranjado, 6 negro, 7 lila, 8 rojo y 9 verde limón; estas chaquiras se colocaron en series numéricas comenzando desde el 1, para asignar un número consecutivo a cada individuo; la marca de chaquiras se sujetó con alambre de cobre a un clavo, el cual fue colocado en la parte inferior de la planta (Fig. 2). Posteriormente cada individuo dentro de las parcelas, se mapeó usando un sistema de coordenadas polares.

Debido a que el número de individuos reproductivos constituían una muestra reducida para llevar a cabo los objetivos de florivoría, adicionalmente se georeferenciaron 181 individuos reproductivos fuera de las parcelas.

A cada individuo seleccionado se le registró el diámetro y el número de botones y flores. Con los datos se realizaron dos correlaciones de Spearman, una que relacionó el número de flores con el tamaño del individuo y otra que relacionó el número de botones con el tamaño del ejemplar.



Figura 2. Marca de cada individuo (abajo al frente). En esta imagen se observa la etiqueta de chaquira colocada a un individuo de la población; la etiqueta sigue el código de colores establecido (individuo 507). Escala: 3 cm. Foto: M. C. Mandujano.

3.4 Conducta floral y recompensas florales

A fin de describir la conducta floral de la especie (hora de apertura, cierre floral, y máxima apertura alcanzada) y la producción de recompensas florales, se seleccionaron 21 flores que abrieron el mismo día (5 de octubre del 2013). A cada flor se le midió diariamente, el diámetro de la corola, desde la apertura hasta el cierre, cada hora, durante tres días (periodo que dura el proceso desde la apertura del botón y hasta el cierre definitivo de la flor).

Asimismo, a cada flor se le tomó una muestra única de néctar durante el primer día de observaciones, mediante el método de volumen acumulado (Flores-Martínez *et al.*, 2013), que consistió en introducir un capilar de 5 μ l en las cámaras nectáreas, para obtener el néctar. El contenido de néctar se midió calculando el volumen producido, por medio de la medición de la columna de néctar mediante un vernier (ver Hidalgo y Cabezudo, 1995). Por otro lado, se tomó una antera por cada flor y se colocó dentro de un tubo Eppendorf con 0.5 ml de alcohol al 70%. En el laboratorio cada antera colectada se colocó bajo el microscopio estereoscópico, para posteriormente romper los sacos polínicos, liberar el polen y realizar la cuantificación de granos por antera, como una medida de cantidad de este recurso por flor.

Finalmente, se hicieron dos correlaciones de Spearman, la primera entre el diámetro de la corola y el volumen de néctar y la segunda, entre el diámetro de la corola y el número de granos de polen.

3.5 Visitantes florales

Se colectaron los visitantes florales de *A. retusus*, en visitas sucesivas en el sitio de estudio, entre el 3 y 8 de octubre del 2013, entre las 09:00 y 14:00 h en colectas realizadas por tres colectores. Se consideraba visitante floral, a aquél que mantenía actividades dentro de la flor, tocara las estructuras florales (polinizador) o realizara actividades de depredación de estructuras reproductivas (pistilo y estambres), así como de estructuras no reproductivas (corola).

Los ejemplares colectados, se colocaron en cámaras letales con acetato de etilo que permite la asfixia rápida de los insectos, no daña los ejemplares con alas membranosas como las abejas, y además permite conservar ejemplares con cuerpos blandos (Márquez Luna, 2005). Durante el trabajo de campo, los polinizadores (abejas), fueron montados con alfileres entomológicos para su posterior identificación taxonómica. El resto de los ejemplares (florívoros) después de la cámara letal, se colocaron en tubos Eppendorf con 1 ml de alcohol al 70%, para posteriormente ser montados en el laboratorio. La identificación fue llevada a cabo con la ayuda de especialistas del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) (ver agradecimientos).

3.6 Descripción de la florivoría

La población reproductiva de *Ariocarpus retusus* estaba constituida por 358 individuos (presencia de botones, flores abiertas y cerradas). De esta población reproductiva, se eligieron al azar 284 individuos para monitorearlos diariamente (del 6 al 9 de octubre del 2013), y hacer un estudio descriptivo con el fin de registrar la frecuencia de florivoría en la población, la estructura floral que presentaba daño y la intensidad de la lesión en la flor.

Para determinar qué estructura es la más depredada se realizó una prueba de bondad de ajuste con el estadístico χ^2 , en donde se comparó la frecuencia de florivoría observada para cada estructura (corola, pistilo o estambres) durante toda la época de floración en la población. La intensidad se registró mediante tres categorías cualitativas: 25, 50 y 100% de daño o pérdida de la estructura floral, de acuerdo a un criterio estándar de porcentaje de daño en los segmentos del perianto (corola), pistilo o estambres (Fig. 3).

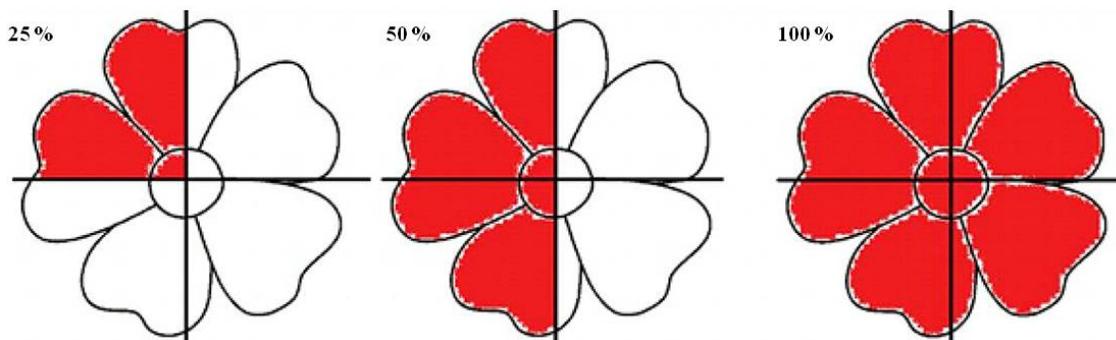


Figura 3. Intensidad de daño en estructuras florales de *Ariocarpus retusus*. En la imagen se observa el criterio estándar (25, 50 y 100 % de daño) establecido para evaluar la lesión en el perianto, pistilo y estambres. La coloración rojiza representa la pérdida de la estructura.

3.7 Efecto indirecto de la florivoría sobre los polinizadores

El efecto indirecto de los florívoros sobre los polinizadores se evaluó a través de un experimento con diseño pareado, el cual consistió en seleccionar ocho pares de plantas cercanas con una sola flor en pre-antesis. Una planta de cada pareja, fue asignada de manera aleatoria a uno de los dos tratamientos. El primero correspondió a la florivoría experimental (Fig. 4), al momento de la antesis se removió con una tijera el 50% de los segmentos del perianto para que la flor perdiera su simetría; el correspondió al tratamiento control (flores sin daño) (Fig. 5).

La defoliación floral se realizó el 6 de octubre del 2013. Posterior a la aplicación de los tratamientos, se realizaron observaciones de visitantes florales del 6 al 8 de octubre, por seis personas, desde la apertura floral (alrededor de las 9 de la mañana) y hasta el cierre (entre las 4 y 5 de la tarde), cada 2 horas durante periodos de 30 min, en ambas flores (control y florivoría experimental). Consecutivamente se registraron las visitas de los individuos (Fig. 6), indicando a qué grupo taxonómico correspondía cada visitante, hasta el nivel más fino posible. También se registraron las actividades que cada uno de los visitantes realizaba en las flores, de acuerdo a un estándar previo, se registraba si el visitante se dedicaba a recolección de polen o de néctar, tocaba-atterizaba o salía usando el estigma, consumía estructuras florales, y si esto ocurría, se registró que estructura depredaba. Adicionalmente se documentó la hora en la que se observó la visita y el periodo de tiempo que el visitante permaneció en la flor. Finalmente, se tomaron fotografías de los visitantes, cuando eran observados realizando cualquier actividad dentro de la flor.

Se cuantificó el número total de visitantes florales registrados en tres días (tiempo de vida de las flores seguidas en el experimento), para el tratamiento control, así como para las flores con florivoría experimental, con el fin de comparar mediante una prueba χ^2 , como se distribuyen las frecuencias de visitantes en ambos tratamientos y si existe o no diferencia en la tasa de visitación de acuerdo al tratamiento. Además los visitantes totales registrados se dividieron en tres gremios, (de acuerdo a la actividad que realizaban): polinizador, florívoro y otro (aquellos que interactúan con las estructuras vegetativas y florales no reproductivas del individuo, sin generar daño alguno), para comparar con una prueba χ^2 , la distribución de frecuencias para cada gremio en función del tratamiento.

Finalmente, se marcaron las flores usadas en los experimentos. Para ello, los tubérculos que rodeaban a las flores bajo el tratamiento de florivoría se pintaron con esmalte de color negro y el control de color verde, para que cuatro meses después, se colectaran los frutos que lograrán formarse, con el fin de comparar el número de frutos y de semillas producidos entre los tratamientos como una función del número de visitas.



Figura 4 y 5. Experimento para evaluar el efecto indirecto de la florivoría en *Ariocarpus retusus*. En la figura de la izquierda se observa la defoliación del 50% de la flor para simular florivoría. En la figura de la derecha se muestra una flor intacta que corresponde al tratamiento control, notándose el tubérculo pintado de verde. Fotos: M. C. Mandujano.



Figura 6. Visitantes florales de *Ariocarpus retusus*. Escala de la barra negra: 3 cm. Foto: M. C. Mandujano.

3.8 Niveles de florivoría

El efecto directo de la florivoría en la población de *A. retusus* se evaluó a partir del registro de la frecuencia de depredación total del botón floral (pre-antesis) y de las estructuras florales indispensables para la reproducción como el pistilo (post-antesis), en los monitoreos cotidianos del estudio descriptivo de la florivoría, realizados del 6 al 9 de octubre del 2013, en una muestra de 284 individuos que fueron marcados en el experimento del ensayo explicado en la sección 3.6.

IV. RESULTADOS

4.1 Estructura poblacional

El número de individuos de *A. retusus* registrados en las parcelas, antes del cambio de uso de suelo (destrucción por desmonte), era de 1605 individuos, de los cuales 358 eran reproductivos (Fig. 7). Después del desmonte realizado por los ejidatarios, la población registrada en las parcelas se redujo en un 100%. En el sitio de estudio, sólo pudieron ser rescatados siete individuos reproductivos, de los 1605 iniciales, los cuales permanecieron en un invernadero en las instalaciones de la Universidad Autónoma Metropolitana (UAM), plantel Xochimilco para su aclimatación y posteriormente depositados en la colección de plantas vivas del Jardín Botánico, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM).

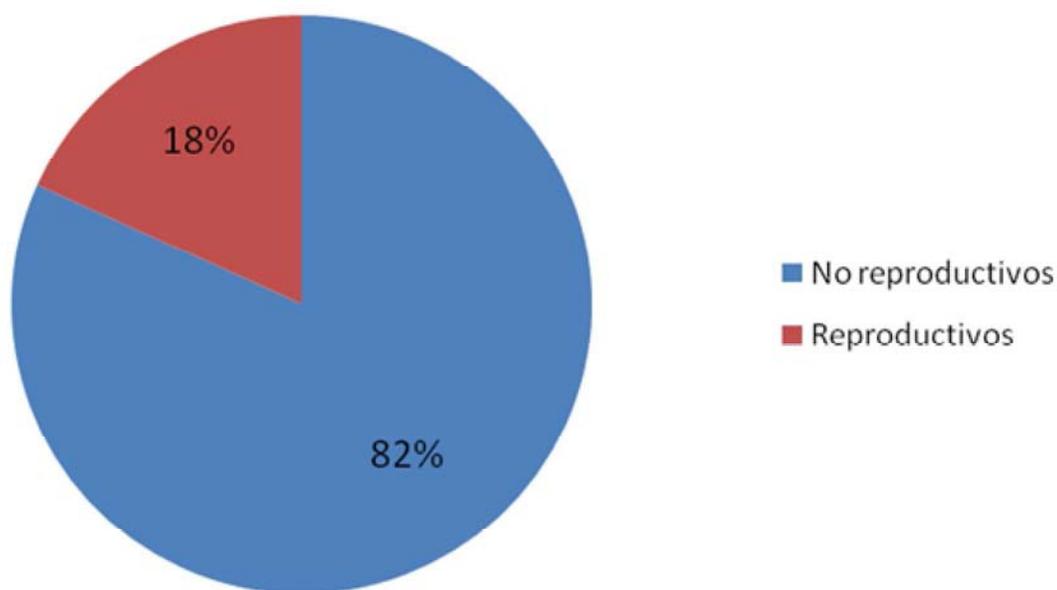


Figura 7. Estructura poblacional de *Ariocarpus retusus*. Se muestra la proporción de individuos reproductivos y no reproductivos de la especie durante la temporada reproductiva del 2013, en una localidad de Miquihuana, Tamaulipas, México.

La estructura de tamaños presente en la población de *A. retusus* (determinada con base en el diámetro de los individuos), indica que la población está conformada por individuos juveniles no reproductivos (esto es, los menores de 6 cm) (Fig. 8). En las

parcelas, con mayor frecuencia se encontraban individuos de entre 4.3 y 6.6 cm, y en menor medida individuos de más de 17 cm.

La densidad poblacional para esta especie es de 5.33 ind/m² en un área de 300 m².

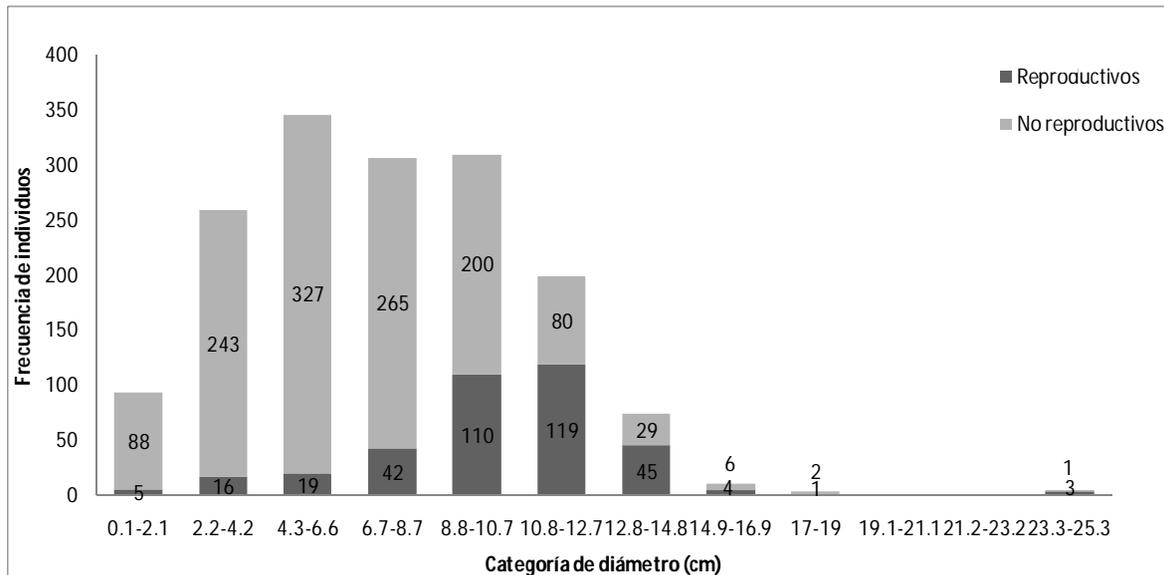


Figura 8. Frecuencia absoluta de individuos de *Ariocarpus retusus* en las diferentes categorías de tamaño (diámetro) y el número de individuos reproductivos y no reproductivos por categoría de tamaño ($N=1605$ individuos).

En la población, el 66% de los individuos reproductivos presentaron un botón (Fig. 9 A), el 26% dos botones y sólo el 3% presentó cuatro botones. Igualmente más de la mitad los individuos de la población tuvieron una flor (56%) y en menor medida hasta 5 estructuras reproductoras (1%) (Fig. 9 B). Por otra parte, las correlaciones no paramétricas de Spearman indican una correlación positiva entre el tamaño del individuo, con el número de botones ($r_s = 0.184$, $P < 0.001$, $n = 155$) (Fig. 10 A) y con el número de flores ($r_s = 0.320$, $P < 0.001$, $n = 218$) (Fig. 10 B).

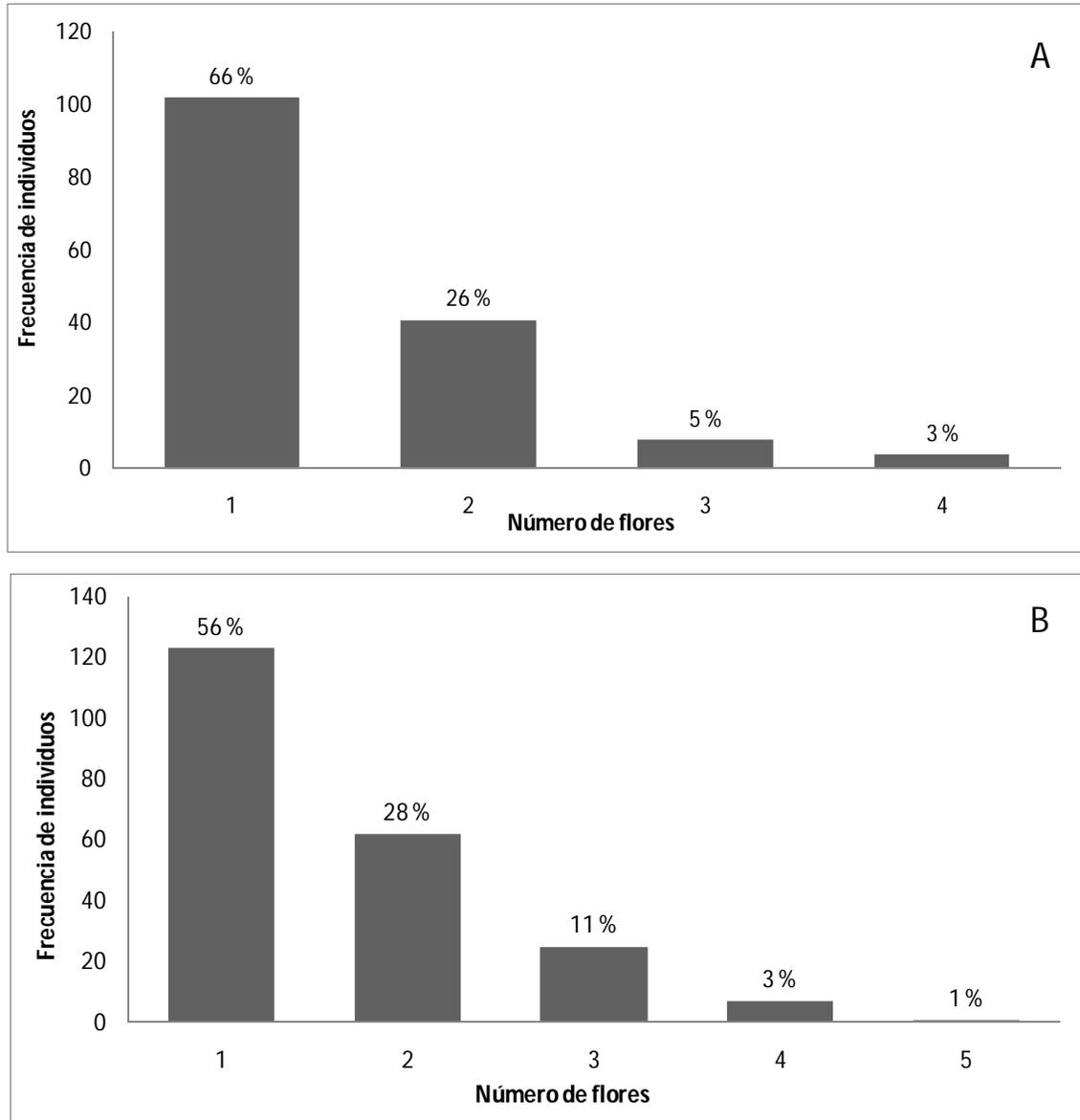


Figura 9. Estructuras reproductivas de *Ariocarpus retusus* en la población. En la gráfica A las barras muestran la frecuencia absoluta de individuos de acuerdo a la categoría del número de botones (el porcentaje de la muestra está representado en la parte alta de las barras). En la gráfica B, se presenta la frecuencia absoluta de individuos por categoría de número de flores (el porcentaje de la muestra está representado en la parte alta de las barras), ($n = 358$ plantas reproductivas).

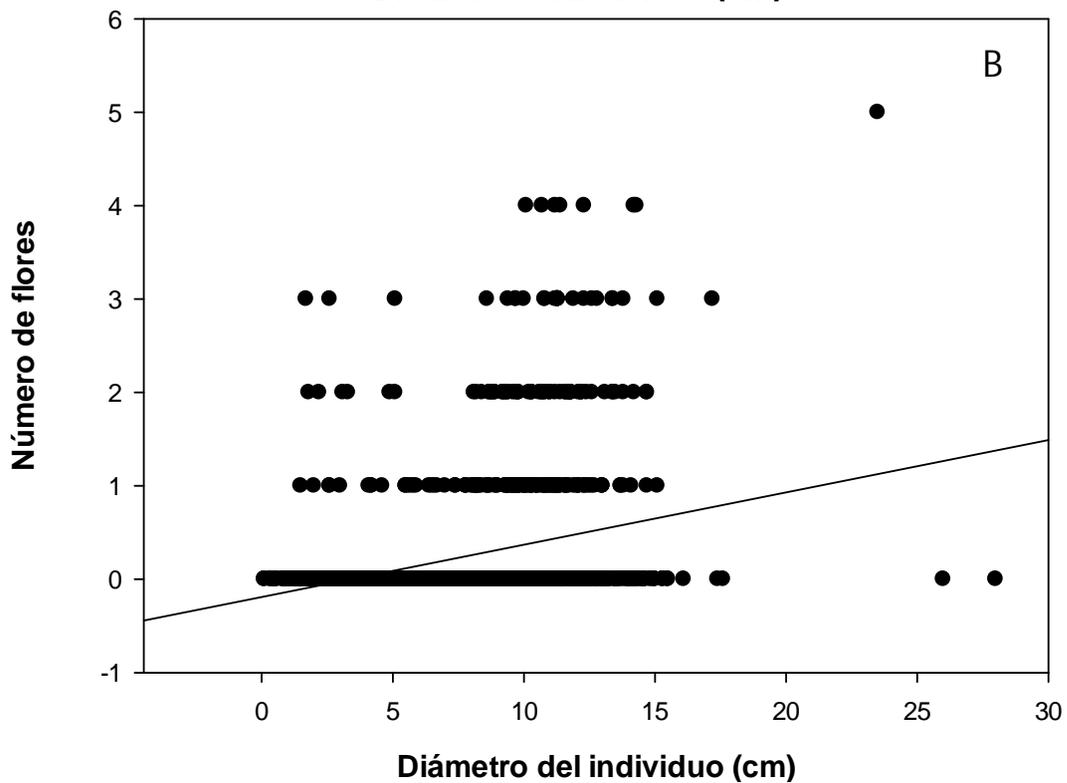
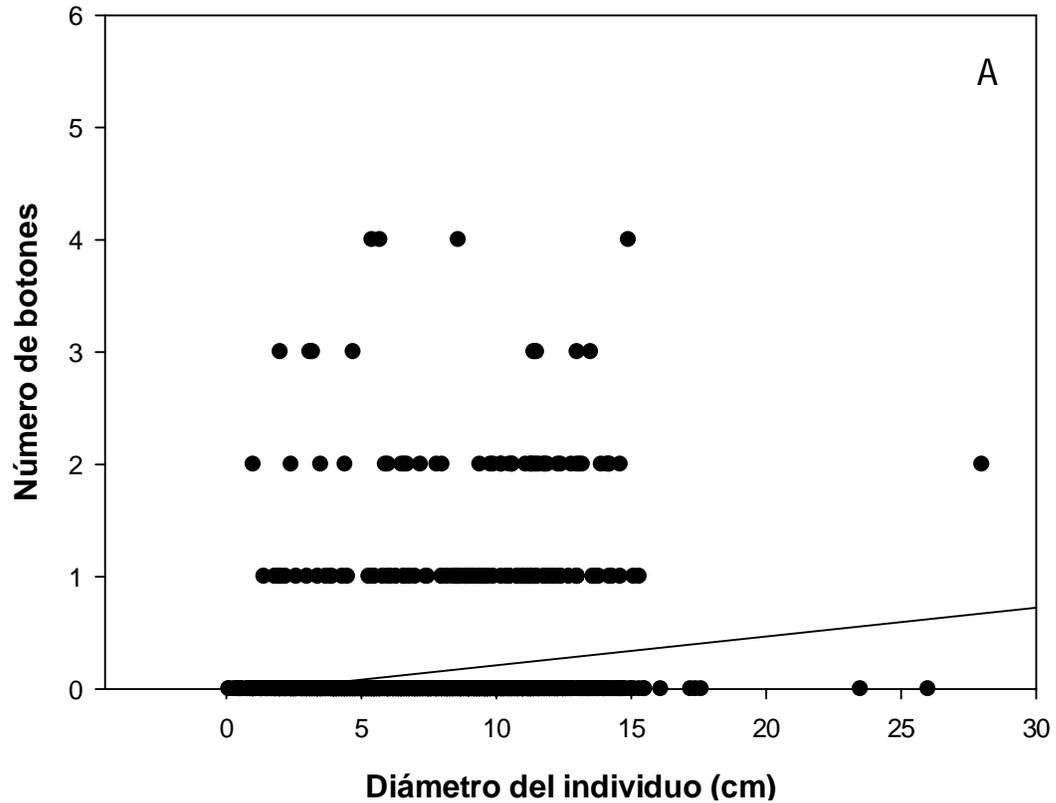


Figura 10. Correlación entre el tamaño de los individuos (diámetro de la planta en cm) de *Ariocarpus retusus* y el número de botones (A) y con el número de flores (B), ($N=1605$ individuos).

4.2 Conducta floral y recompensas florales

En la zona de estudio, *A. retusus* presentó un periodo de floración durante el mes de octubre del 2013.

La hora de apertura de las flores (antesis) ocurre alrededor de las 9:00 de la mañana y el cierre se presenta entre las 15:00 y 16:00 h. Las flores permanecen abiertas durante dos días desde el momento de la apertura (botón) y hasta el cierre definitivo. La hora del día en la que se presenta la máxima apertura floral es entre las 12:00 y 13:00 h, en la que las flores registran un diámetro máximo de $3.94 \pm e.e. 1.09$ cm (Fig. 11). Estos resultados coinciden con lo publicado por Martínez-Peralta y Mandujano, para la especie en una población de Coahuila, en el año 2012 (Tabla 1).

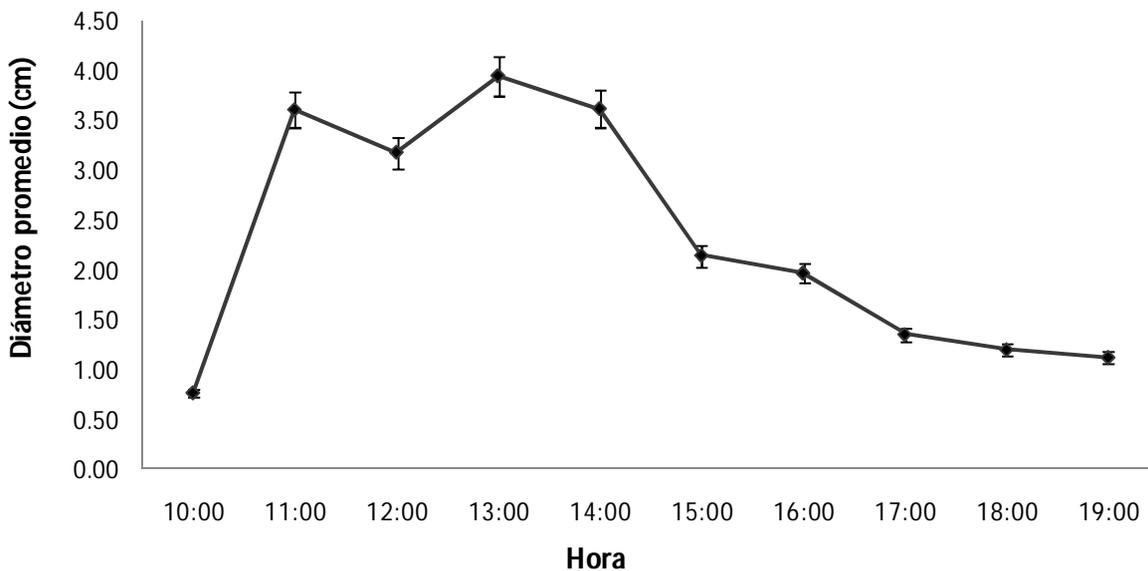


Figura 11. Variación diurna del diámetro de apertura floral (promedio aritmético en cm \pm e.e.) en *Ariocarpus retusus* en Miquihuana, Tamaulipas, México. $n=21$ flores observadas. Datos correspondiente del 5 al 7 de octubre de 2013.

Tabla 1. Comparación de la conducta floral de *Ariocarpus retusus* en dos poblaciones del norte de México. Los datos correspondientes a la población de Coahuila proceden del trabajo de Martínez-Peralta y Mandujano (2012).

<i>Ariocarpus retusus</i>	Coahuila	Tamaulipas (2013)
Antesis (h del día)	9:00—10:00	9:00
Cierre floral (h del día)	16:00	15—16:00
Longevidad floral (días)	2	2
Hora de máxima apertura	14:00	12:00—1:00
Diámetro máximo (cm)	3.8	3.94

De las 21 flores seleccionadas, 19 produjeron néctar en una cantidad de 2.16 ± 0.45 μl . La mayoría de las flores (57%) produjeron de 0 a 1 μl y con menor frecuencia produjeron entre 4 y 5 μl (5%) (Fig. 12). A diferencia de otras especies (Tabla 2), *A. retusus* produce cantidades altas de néctar.

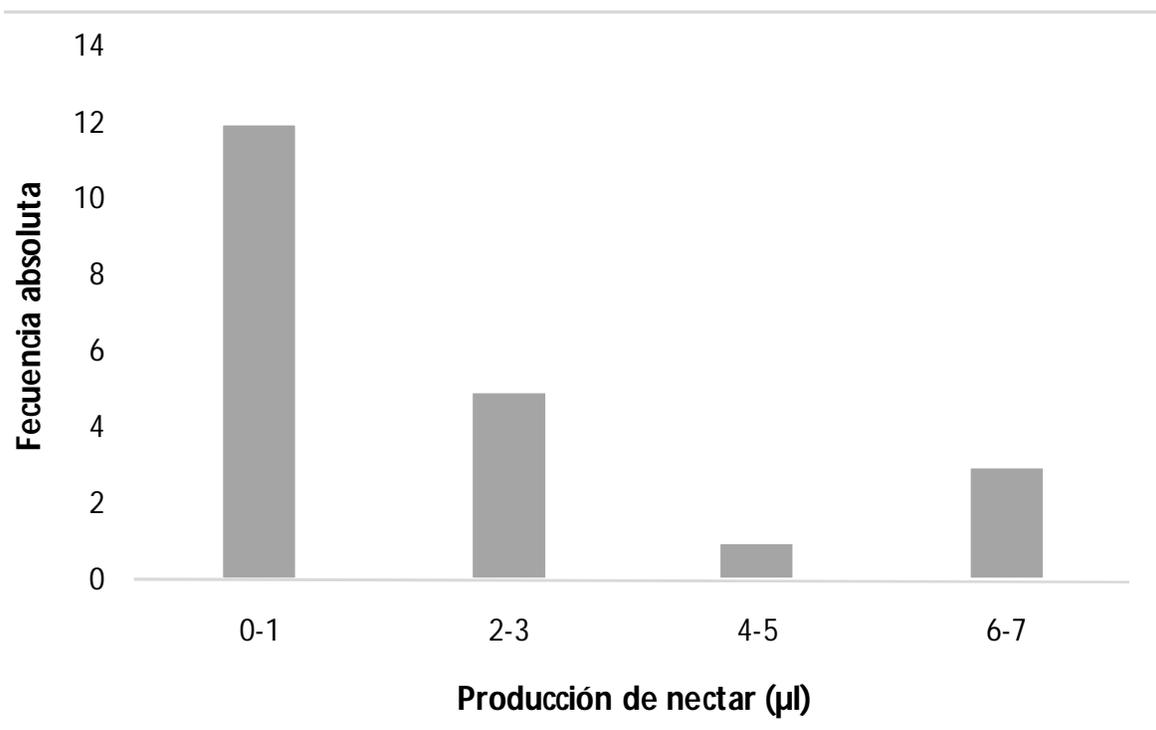


Figura 12. Frecuencia absoluta de flores de *Ariocarpus retusus* que producen distintas cantidades de néctar. $n=21$. Datos correspondientes al 5 de octubre de 2013.

Tabla 2. Comparación de la producción de néctar entre diferentes especies, incluida *Ariocarpus retusus* (esta contribución). Datos obtenidos de: Flores-Martínez *et al.*, 2013 (*Mammillaria huitzilopochtli*); Medel Narváez, 2003 (*Pachycereus pringlei*) y Martínez-Peralta y Mandujano, 2012 (*Ariocarpus fissuratus*).

Especie	Producción de néctar ($\mu\text{l} \pm \text{e.e.}$)
<i>Ariocarpus retusus</i>	2.16 ± 0.45
<i>Mammillaria huitzilopochtli</i>	2.021 ± 1.01
<i>Pachycereus pringlei</i>	1900 ± 340
<i>Ariocarpus fissuratus</i>	0.42 ± 0.65

Por otra parte, las flores expuestas a visitantes florales tuvieron de cinco hasta 130 granos de polen ($n = 21$ anteras, una antera por flor), el promedio fue de 28.42 ± 6.39 granos de polen. Con mayor frecuencia se registraron flores que presentan de uno a 40 granos de polen por antera (Fig. 13).

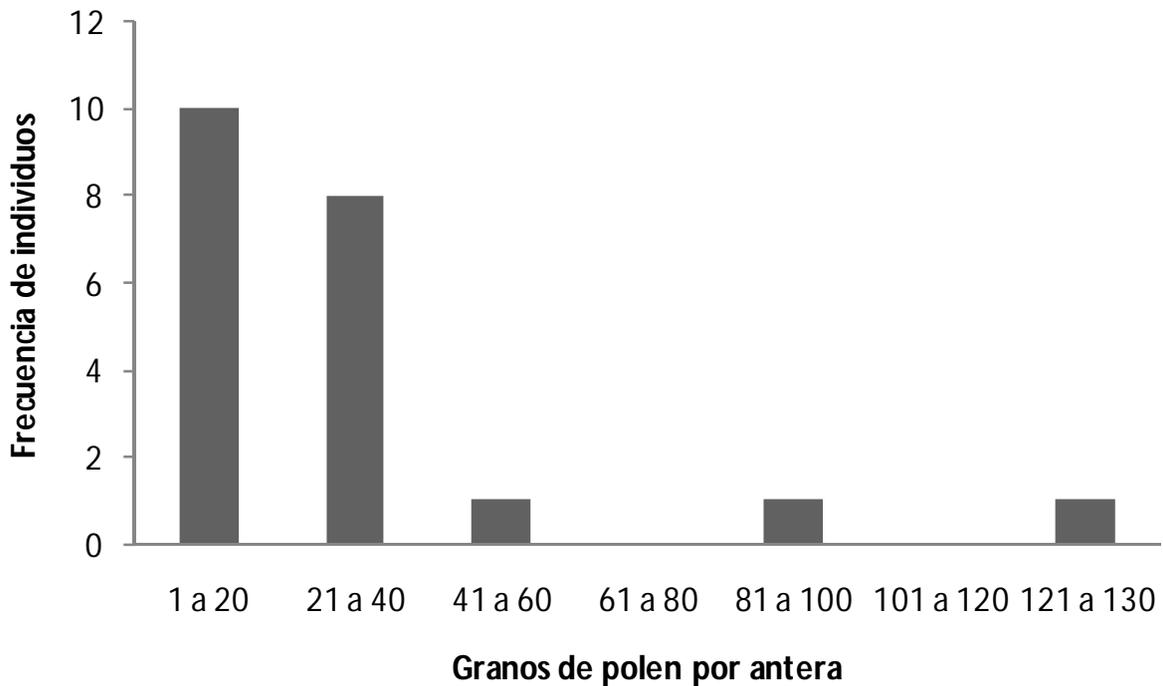


Figura 13. Frecuencia relativa de flores de *Ariocarpus retusus* expuestas a visitantes florales en Miquihuana, Tamaulipas, México. La gráfica indica que las flores presentan frecuencia alta de 1 a 40 granos de polen por antera ($n = 21$). Datos correspondientes a una muestra de anteras recolectadas el 5 de octubre de 2013.

No se encontró relación entre el tamaño de la corola y el número de granos de polen ($r_s = 0.233$, $P = 0.306$, $n = 21$), ni entre el diámetro de la corola y el volumen de néctar por flor ($r_s = 0.174$, $P = 0.44$, $n = 21$).

4.3 Visitantes florales

Los polinizadores identificados y colectados para *A. retusus* fueron: los ápidos *Apis mellifera* y *Exomalopsis* sp. (Fig. 14), así como el halíctido *Augochlora* sp., (Hymenoptera) (Fig. 14). Todos estos insectos generalmente visitaban la flor en busca de polen y néctar, además realizaban recorridos sobre el estigma de la misma.



Figura 14. Polinizadores de *Ariocarpus retusus*. En esta imagen se observan dos individuos: el halíctido *Augochlora* y el ápidido *Exomalopsis* sp. recolectando polen. Escala de la barra negra: 3 cm. Foto: M. C. Mandujano.

En cuanto a los florívoros, se observó la presencia de dos individuos de una especie no identificada de la familia Lygaeidae (Hemiptera: Heteroptera) que consumían pequeños segmentos del perianto. Además, se registró un individuo de otra especie no identificada de la subfamilia Cryptorhynchinae (Coleoptera: Curculionidae) que defoliaban las flores cuando se encontraban en estado de botón, por lo que el daño se observó cuando ocurría la apertura floral, ya que la corola presentaba la pérdida de las partes altas de su estructura (Fig.15), así como del pistilo, imposibilitando a la planta en su reproducción. Finalmente, se observó una tercera especie no identificada de una oruga de Lepidoptera que se alimentaba de las flores completas (un solo ejemplar, Fig.16).



Figura 15. Daño floral producido por escarabajos curculiónidos de la subfamilia Cryptorhynchinae. Se observa daño en el botón y en la flor de *Ariocarpus retusus*. Escala: 3 cm. Foto: M. C. Mandujano.



Figura 16. Florivoría total ocasionada por una oruga (Lepidoptera) que depredaba estructuras reproductivas y de atractivo visual de la flor en anthesis de *Ariocarpus retusus*. Escala de la barra negra: 3 cm. Foto: M. C. Mandujano.

En cuanto a otros visitantes registrados, con frecuencia se observaron *ca* 112 individuos de una especie de la familia Melyridae (Coleoptera) (Fig.17) que se encontraban alojados en la flor. Estos individuos visitaban a la flor cuando estaba abierta e incluso visitaban aquéllas que se encontraban en un estadio temprano de apertura. Aunado a lo anterior, se observó que los individuos durante el transcurso del día realizaban recorridos sistemáticos en la corola, anteras y en algunas ocasiones sobre el estigma, sin generar daño aparente.



Figura 17. Escarabajos (Coleoptera: Melyridae) sobre los segmentos del perianto, estambres y estigma de *Ariocarpus retusus*. Foto: M. C. Mandujano.

Otros visitantes observados fueron tres ejemplares de un ortóptero que, se alimentaba de los tubérculos de la planta; cinco ejemplares de hormiga (sp. 1 Hymenoptera: Formicidae) que tomaban lana de la zona apical de algunos *Ariocarpus*; así como otros trece ejemplares de esta misma especie que se observaron removiendo tejidos de anteras y pétalos de una planta cercana a un hormiguero (Fig.18). Por otro lado, se registraron 25 ejemplares de otra especie de hormiga no identificada (sp. 2 Formicidae), que realizaba actividades de visita en la flor sin polinizarla ni depredarla.



Figura 18. Florivoría. Depredación de anteras y segmentos del perianto de *Ariocarpus retusus* por parte de individuos de la familia Formicidae. Escala de la barra negra: 3 cm. Foto: O. Sandino Guerrero Eloisa.

4.4 Efecto de la florivoría sobre los polinizadores

Durante 3 días de observaciones se registraron un total de 241 visitantes para ambos tratamientos ($n = 16$ flores), presentándose la mayor frecuencia entre las 13:00 y las 14:00 h (Fig. 19), coincidiendo con la máxima apertura floral documentada esta especie.

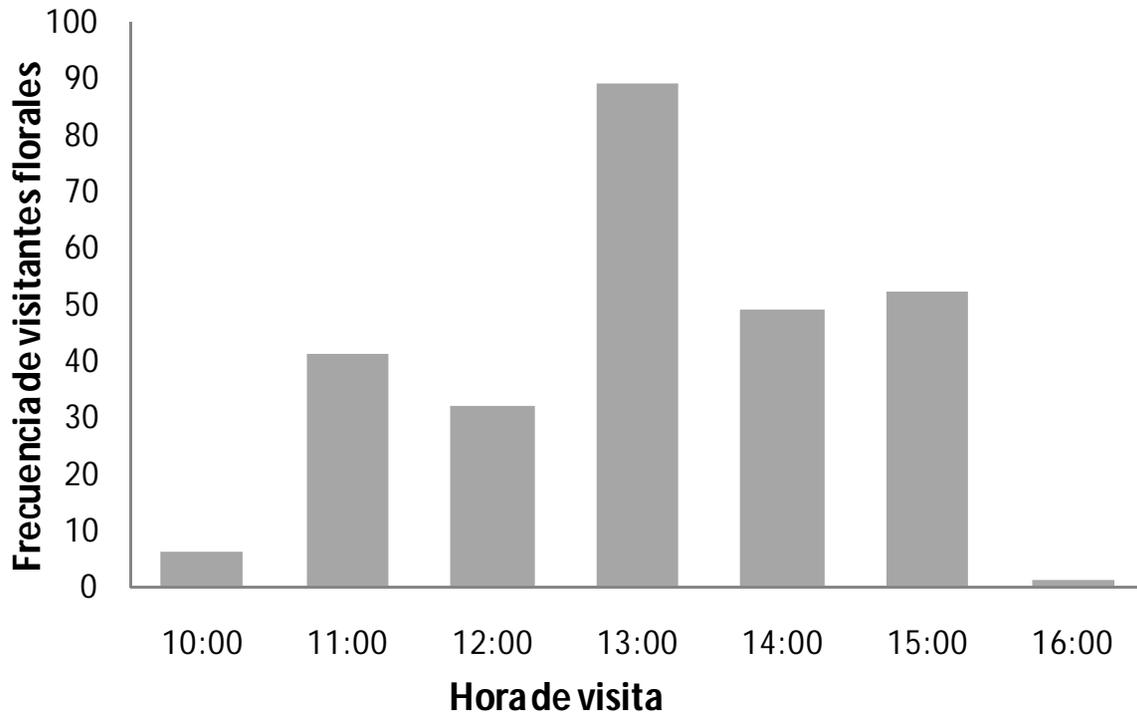


Figura 19. Variación diurna de la frecuencia absoluta de visitas a flores de *Ariocarpus retusus*. $n=241$. Datos del 6 al 8 de octubre del 2013.

El análisis de la frecuencia de visitantes florales para ambos tratamientos indica que no hay diferencias significativas ($\chi^2 = 0.64$, g.l. = 2, $P = 0.159$), es decir, las frecuencias de visitantes florales fueron similares entre flores con o sin daño artificial. Por su parte, cuando se agruparon a los individuos observados en tres gremios (polinizadores, florívoros y otros) y se realizó una prueba estadística para establecer si existe variación en las frecuencias de cada gremio en función del tratamiento, la prueba fue significativa ($\chi^2 = 133.14$, g.l. = 2, $P < 0.001$). Dentro del análisis χ^2 , los residuos estandarizados de la prueba, permiten establecer diferencias significativas para los polinizadores ($z = 5.95$, $P < 0.001$) y los florívoros ($z = -4.95$, $P < 0.001$), en este último caso, presentándose un valor negativo que refleja menos individuos de los que se esperaría por azar para cada tratamiento (Fig. 20).

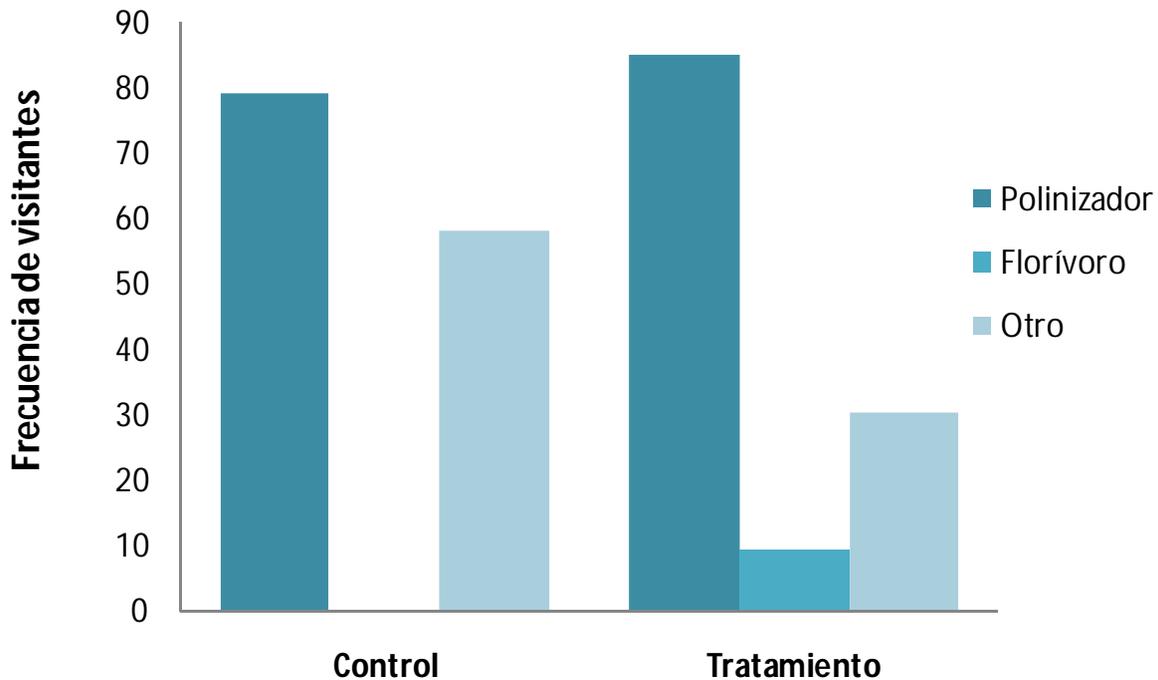


Figura 20. Frecuencia de visitantes en flores sometidas a florivoría experimental (tratamiento) y flores intactas (control) en un diseño pareado de ocho parejas de plantas. Gráfica que muestra las visitas registradas para cada tratamiento, así como las documentadas para cada gremio (polinizador, florívoro y otros).

A lo largo del día, cada uno de los visitantes florales realizaban actividades diferentes dentro de las flores, las más frecuentes fueron la búsqueda de néctar así como de polen (23%) (Fig. 21), y en menor medida se presentaron actividades de florivoría, como la depredación del estilo con sólo un 3%. El grupo que se encontró en la mayoría de las actividades correspondió a la familia Melyridae (105 individuos) y en menor medida individuos de la familia Lygaeidae con una frecuencia de 2 individuos.

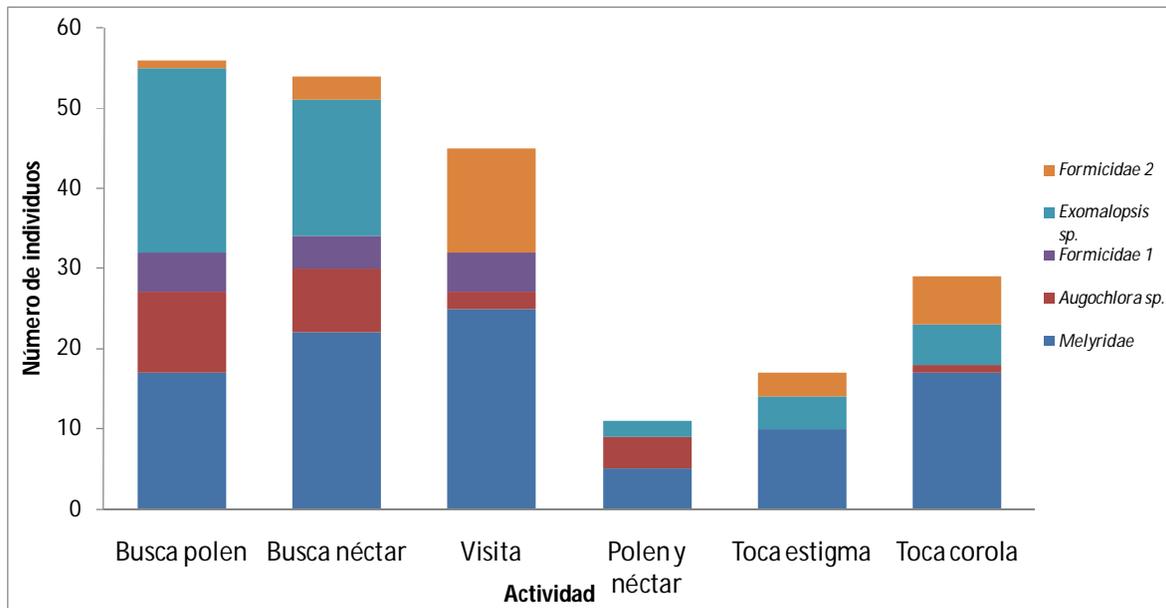


Figura 21. Visitantes florales de *Ariocarpus retusus*. En la gráfica se muestran las actividades realizadas por los visitantes florales dentro de la flor de *Ariocarpus retusus*, así como el número de individuos que llevan a cabo cada actividad. $N = 212$.

4.5 Tipo y frecuencia de florivoría

De los 358 individuos reproductivos, se monitorearon 284, registrándose sólo 29 flores con daño (10%) (Fig. 22). Se usó una prueba χ^2 para comparar el daño entre las tres categorías o estructuras dañadas: perianto, estigma y anteras; donde se registró un resultado significativo para el perianto ($z = 3.32$, $P < 0.001$) (Fig. 23), observándose una mayor preferencia por esta estructura.

Cuando se analizó el grado de lesión para cada estructura, de acuerdo a las categorías de daño establecidas (25, 50 y 100%), el análisis de χ^2 para el perianto, no resultó significativo ($\chi^2 = 4.50$, $P = 0.105$), por lo que el daño en la corola no presenta un patrón visible de depredación. Para el estigma y las anteras no se realizó ninguna prueba χ^2 , debido a que sólo se obtuvieron seis registros para el estigma y tres para las anteras en la categoría de 100% de daño, obteniendo 0 registros para las categorías de 25 y 50% de daño.

La depredación del pistilo y de los estambres en la población, se registró con un 2% de la florivoría total registrada (10%) para *A. retusus*; presentándose un efecto directo, que redujo a cero el éxito reproductivo del cactus.

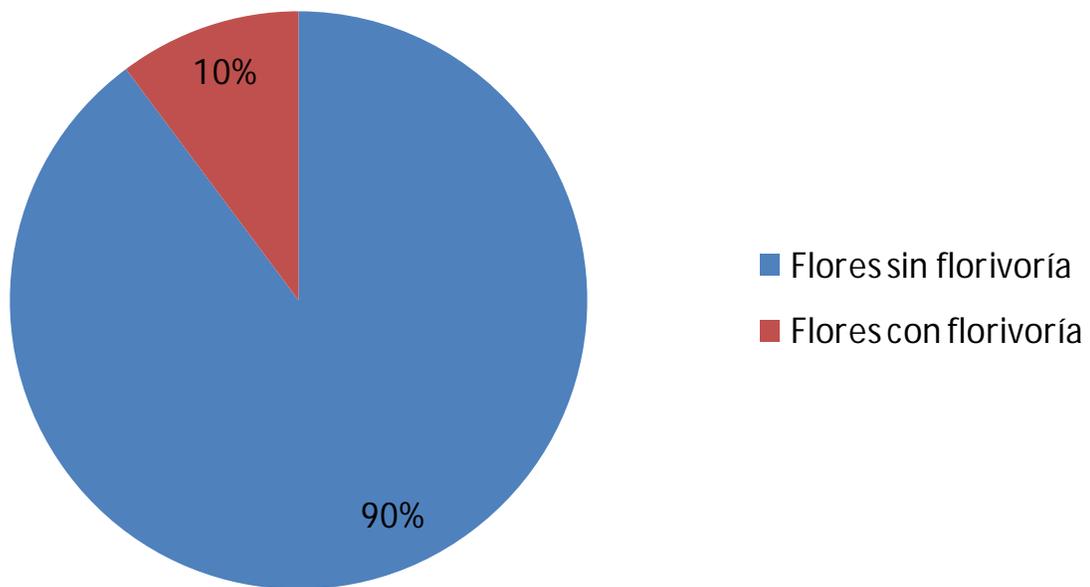


Figura 22. Porcentaje de flores de *Ariocarpus retusus* que presentaron florivoría ($n = 284$).

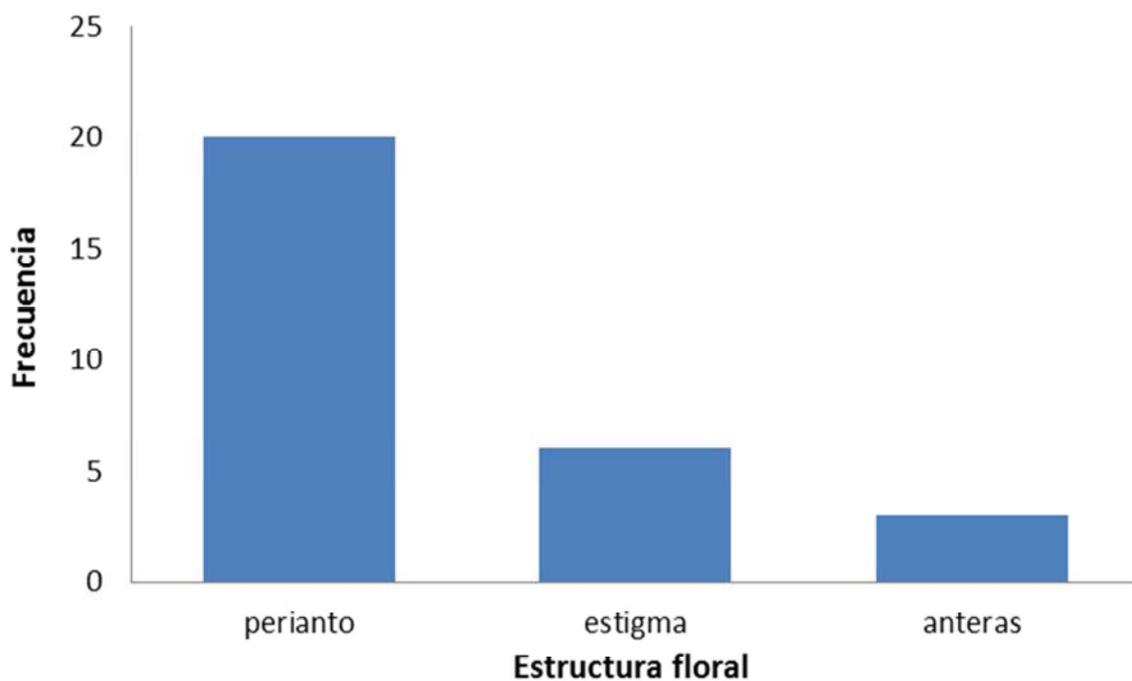


Figura 23. Frecuencia absoluta de flores, que presentaron daño en el perianto, estigma o anteras (29 flores dañadas). $n = 284$ individuos de *Ariocarpus retusus*.

4.6 Niveles de florivoría

En la población se observó 10% de florivoría en individuos reproductivos (29 flores), de esta porción, el 1% (tres flores) presentaron depredación total del pistilo (Fig. 24), mientras que en tres flores (1%), se registró depredación total de esta estructura (Fig. 25). Este tipo de depredación limita la reproducción de *A. retusus*, debido a que se eliminan estructuras fundamentales para que ocurra la polinización, eliminando la capacidad reproductiva del individuo.



Figura 24. Depredación de estructuras reproductivas. En la imagen se observa una flor a la cual los florívoros le han removido el pistilo (flor superior). Foto: M. C. Mandujano.



Figura 25. Depredación floral. En la imagen se presenta la depredación total de una de las flores de *Ariocarpus retusus*. Foto: M. C. Mandujano.

V. DISCUSIÓN

5.1 Estructura poblacional

El tamaño poblacional de *Ariocarpus retusus* en la localidad de Miquihuana, Tamaulipas, México, se encontraba en un estado de conservación “excelente”, esto de acuerdo a Villavicencio Gutiérrez *et al.*, (2006). Estos autores establecen esta calificación, con base en el estudio de 12 poblaciones de *Ariocarpus*, del estado de Coahuila, planteando tres categorías de estado de conservación (mala, buena y excelente), para poblaciones de cactáceas, en función de la densidad de plantas por unidad de área.

Villavicencio Gutiérrez *et al.*, (2006) mencionan un estado de conservación para *A. retusus* bueno, cuando la densidad es de 45 individuos/25m² y una condición excelente cuando ésta es de 75 individuos/25m² (Villavicencio Gutiérrez *et al.*, 2006). De acuerdo a lo anterior, se puede afirmar que la condición en la que se encontraba la población de esta especie era excelente, ya que se encontró una densidad de 76 individuos en la primera parcela y 116 individuos en la segunda parcela en un área de 25 m².

La densidad poblacional para esta especie es excelente, aunque el porcentaje de individuos reproductivos fue relativamente bajo (18%). Esto se debe a que *A. retusus* es una de las especies dentro del género *Ariocarpus* que presenta el crecimiento más lento, ya que puede llegar a transcurrir hasta una década antes de que ocurra la primera floración en condiciones de cultivo (Kessler y Stuppy, 2006); a diferencia por ejemplo de *Ariocarpus agavoides* que es una especie que crece rápidamente y alcanza la maduración a los seis años en cultivo (Meza Nivón, 2011). Con base en el señalamiento anterior, la población cuenta en su mayoría con individuos juveniles no reproductivos.

Es importante mencionar que se identificaron a todos los individuos reproductivos de la población, ya que el periodo de floración es sincrónico y muy corto, con una duración de 6 días en 2013. Desde el primer día que arribamos al sitio de estudio (3 de octubre del 2013), se observaron pocas flores cerradas, (las cuales fueron registradas como reproductivas) y la apertura de la gran mayoría de las flores. El último día que permanecimos en el sitio de estudio (8 de octubre del 2013), el número de flores abiertas disminuyó considerablemente (obs. pers.).

El monitoreo de la floración de *A. retusus* en Miquihuana, Tamaulipas indica la presencia de patrones similares para otras especies de género presentes en Coahuila y que fueron estudiadas por Martínez-Peralta y Mandujano (2012). Por ejemplo, *A. agavoides* produce de una a dos flores, en tanto que *A. kotschoubeyanus* y *A. fissuratus* presenta de dos a tres estructuras reproductivas y *A. trigonus* puede llegar a producir hasta 18 flores por individuo. En el caso de *A. retusus*, se registró un total de 155 botones y 218 flores, en 358 individuos reproductivos, de estos individuos, el 92% (329 individuos) presentaron de una a dos estructuras reproductivas (botón y/o flor). *Ariocarpus retusus* puede producir hasta cinco estructuras reproductivas, esto en función del tamaño del individuo, es decir, entre más grande sea el individuo hay una tendencia clara a que producirá más estructuras reproductivas. Esto ocurre de manera similar en *A. agavoides*, *A. fissuratus* y *A. kotschoubeyanus*, donde existe una correlación positiva al comparar estas mismas variables (Martínez-Peralta y Mandujano, 2012).

5.2 Conducta floral y recompensas florales

El periodo de anthesis de *A. retusus* es similar al de otras especies del género *Ariocarpus*, tal como lo sugieren los datos de Martínez-Peralta *et al* (2014a, 2014b), las flores son diurnas, hermafroditas y protándricas; así como para otras especies de cactáceas globosas como son *Stenocactus anfractuosus* y *Coryphantha cornifera* que presentan flores diurnas y hermafroditas (Dicht y Lüthy, 2004). La actividad floral diurna de las especies de cactus se asocia con los visitantes florales que son en su mayoría insectos, como ocurre con *Mammillaria huitzilopochtli*, que cuenta con flores diurnas y registra la presencia de abejas y avistas pequeñas como visitantes florales (Flores-Martínez *et al.*, 2013) y *Stenocactus multicostatus* que igualmente presenta flores diurnas y registra como polinizadores a individuos del orden Hymenoptera, orden Coleoptera y de la familia Melyridae (Ramírez Freire *et al.*, 2010). En contraste, otras especies tienen flores nocturnas como *Pachycereus weberi* (Valiente-Banuet *et al.*, 1997) e individuos del género *Echinopsis* (Gorostiague *et al.*, 2013) que son polinizadas por polillas y murciélagos respectivamente.

La conducta floral de *A. retusus* es sensible a las variaciones ambientales, principalmente a la radiación; esto se puede establecer al observar un retraso en la apertura floral y el cierre apresurado de las flores, cuando entró un norte en el estado (7 de octubre),

que redujo la radiación y la temperatura. Esto coincide con lo reportado por Martínez-Peralta y Mandujano (2012), para las flores de *A. retusus* y *A. trigonus* en el estado de Coahuila, donde se presenta una respuesta floral ante la radiación solar, ya que las flores cierran o abren dependiendo de la disponibilidad de luz solar y la temperatura.

Cuando se realizó el registro de visitantes florales en flores con o sin daño, durante el primer día se registraron 130 visitas para ambas condiciones; durante el segundo día, cuando se presentó un aumento en la nubosidad y la velocidad del viento derivadas del norte, ocurrió una disminución del 50% de visitantes (registrando sólo 56 individuos). Esta baja frecuencia se debió al cambio parcial de las propiedades de atracción de la flor (cierre de la corola) y a la influencia de las condiciones ambientales, ya que los visitantes florales son sensibles ante variaciones en estos factores (Torres-Díaz *et al.*, 2007).

El cambio en la conducta floral de *A. retusus* y la disminución de visitantes florales derivadas del cambio, ha sido reportado para *Stenocactus multicostatus* en el municipio de García en Nuevo León, donde los autores establecen que la temperatura y nubosidad son factores ambientales determinantes en la apertura y cierre temprano de las flores, así como en la presencia y abundancia de insectos (Ramírez Freire *et al.*, 2010).

La longevidad de las flores de *A. retusus*, igualmente se ve influenciada por factores ambientales, como la radiación alta, que promueve el cierre prematuro apresurado de las flores (2 días). Cuando la radiación disminuye en el sitio de establecimiento del individuo, se pudo observar que la longevidad floral en *A. retusus* se prolonga hasta tres días; esta variación se debe a que las temperaturas bajas prolongan la floración y el tiempo cálido la aceleran (Reyes-Carrillo y Cano-Ríos, 2002). Un caso similar ocurre en *A. trigonus*, donde las flores viven dos días, aunque en algunos casos el periodo de vida se prolonga hasta tres días, cuando aumentan los días nublados y con lluvia (Martínez-Peralta y Mandujano, 2012).

El diámetro máximo de la corola (media 3.94 cm; intervalos: 2.7 a 4.88), la hora del día en la que las flores realizan el cierre (15:00 y 16:00 h) y cuando éstas alcanzan su máxima apertura (12:00 y 13:00 h) es similar a lo reportado por Martínez-Peralta y Mandujano (2012) para *A. retusus* en Coahuila. La máxima apertura floral registrada entre las 12:00 y 13:00 h coincide en horario, con el incremento en la frecuencia de visitantes florales. Aparentemente esto ocurre porque las flores que presentan una corola más grande,

atraen un mayor número de polinizadores (Stanton y Preston, 1988); es por ello que en *A. retusus* tras alcanzar la máxima apertura floral (gran tamaño) entre las 12:00 y 13:00 h, se puede registrar un mayor número de visitantes florales, igualmente para el mismo horario.

Por su parte, los patrones fenológicos de *A. retusus* en Tamaulipas, difieren con lo encontrado por Martínez-Peralta y Mandujano (2012) en Coahuila. La floración se presenta en temporadas distintas, esto puede deberse a que se trata de poblaciones que se encuentran bajo condiciones disímiles, ya que los resultados publicados en el 2012 se obtuvieron de una población de Coahuila (25° 23' 59'' norte y 101° 59' 17'' oeste) en la segunda semana del mes de septiembre, a diferencia de nuestro sitio de estudio que se localiza en el estado de Tamaulipas (23° 34' 39'' norte y 99° 46' 0'' longitud oeste), donde el pico de floración ocurre durante la primer semana del mes de octubre. Estas diferencias en los patrones fenológicos entre las poblaciones puede deberse al periodo en el que se realizaron ambos estudios (diferentes años), al ambiente, la latitud a la que se localizan las poblaciones, así como a las interacciones bióticas, que influyen en la respuesta morfológica o fisiológica de los individuos de acuerdo al ambiente en el cual se encuentran establecidas las poblaciones (e.g., Elzinga *et al.*, 2007; Bustamante *et al.*, 2010).

Un caso similar es, por ejemplo, *Stenocereus thurberi*, que presenta un cambio en el patrón de floración, en función del lugar donde se establece la especie. Esto se ha podido documentar en tres zonas (norte, central y sureña) a lo largo del estado de Sonora, donde se establece esta especie. En la zona norte (31° 48' norte) y central (29° 34' norte), el periodo dura alrededor de dos meses y en la sureña (26° 38' norte) dura hasta cuatro meses. El número de flores producidas por día por individuo reproductivo varía, presentándose una flor en la población del norte y más de dos para la zona central y sureña (Bustamante *et al.*, 2010).

Las flores de *A. retusus* posiblemente producen polen suficiente para los polinizadores durante el otoño, cuando este recurso es limitado. Esto ocurre, por ejemplo con las flores de *Baccharis trimera*, en Uruguay, que muestra una tasa de visitación muy alta de abejas a finales del verano y el otoño, ya que cuenta con abundante polen y néctar disponible, cuando las flores suelen ser escasas en otras especies, durante estos periodos (Santos *et al.*, 2009).

Comparado con otros cactus, el néctar se encuentra para esta especie en bajas cantidades, produciendo de 0 a 6.52 μ l por flor ($2.16 \pm e.e. 0.45$) como ocurre igualmente en *Mammillaria huiquilopochtli* donde la producción es escasa, en un porcentaje cercano a la tercera parte de las flores y con cantidad variable entre estructuras reproductivas (Flores-Martínez *et al.*, 2013). Esta producción baja del recurso en *A. retusus*, puede deberse a que el polen es la principal recompensa para los polinizadores (generalistas) y el néctar por tanto tiene una función secundaria (Flores-Martínez *et al.*, 2013). Si la reproducción de *A. retusus* requiriera de polinizadores especialistas que se ven atraídos específicamente por el néctar, probablemente la especie tendería a aumentar la producción de este recurso. Como ocurre con el cactus columnar *Pachycereus pringlei* (cactus columnar) que produce una gran cantidad de néctar (1.9 ± 0.34 ml de néctar por flor) para atraer al murciélago *Leptonicteris curasoae*, que es el principal polinizador de la especie (Medel Narváez, 2003).

5.3 Visitantes florales

Los polinizadores registrados por Martínez-Peralta y Mandujano (2012) se corroboran con esta investigación, observándose la presencia de *Apis mellifera*, y individuos de la tribu *Augochlorini* como colectores de néctar y polen para esta especie; como dato adicional se establece la presencia de ápidos del género *Exomalopsis* que cumplen la función de polinizador y que no habían sido reportados con anterioridad.

Todos los polinizadores registrados para *A. retusus* son generalistas. *A. mellifera* es una abeja social que mantiene una gran biomasa colonial por largos períodos y por esto, a diferencia de las abejas solitarias, no pueden ser especialistas; además, presentan características morfofuncionales, como corbícula y probóscide larga, que favorecen el hábito alimenticio generalista (Girón Vanderhuck, 1995). La tribu *Augochlorini* y el género *Exomalopsis* se han documentado como generalistas, ya que polinizan varios cultivos (Meléndez-Ramírez *et al.*, 2002).

Con este trabajo se logró determinar que la riqueza de especies con el potencial de polinizar a *A. retusus* en Miquihuana, Tamaulipas, México es de tres especies o morfoespecies. Comparada con otras especies de cactáceas se puede considerar una baja diversidad de polinizadores para *A. retusus* (Bustamante *et al.*, 2010; Piña *et al.*, 2010). Por

ejemplo en el género *Ferocactus*, se ha observado que los atributos florales que presentan, como las flores diurnas, con colores vistosos y tamaño mediano a grande con forma de embudo acampanado, provistas de néctar y en ocasiones fragantes, son características generalistas que no sólo atraen a abejas, sino a otros insectos, como escarabajos y hormigas que tienden a visitar a las flores para alimentarse de polen y néctar, respectivamente (Cota-Sánchez, 2008).

Pese a que existe un despliegue floral alto a nivel poblacional en *A. retusus* (flores abiertas al mismo tiempo), la diversidad de polinizadores es baja, quizá porque *A. retusus* se desarrolla dentro de una comunidad vegetal que cuenta en su mayoría con especies compuestas circundantes como *Chrysactinia mexicana* (florece de junio a octubre) que presentan flores durante el mismo periodo que *A. retusus*, lo que genera que los polinizadores prefieran otros recursos.

Por otra parte, los florívoros de *A. retusus* han sido identificados como depredadores para otras especies, tal es el caso de individuos de la familia Lygaeidae que son un grupo de chinches exclusivamente fitófagas que se alimentan principalmente de la savia de los tejidos vegetales de varias especies de *Asclepiadaceae*, *Asteraceae* y *Convolvulaceae*. Se sabe de varias especies que secuestran compuestos secundarios de sus huéspedes y algunas requieren de las semillas de sus plantas huéspedes para reproducirse adecuadamente (Cervantes-Peredo y Elizalde-Amelco, 2007).

En el caso de las orugas (Lepidópteros), durante su estadio larval poseen un aparato bucal masticador que les permite alimentarse de las hojas, flores, frutos, tallos y raíces (Rodríguez-Reynaga *et al.*, 2010). Además, para alcanzar un estadio adulto necesitan abastecerse de muchos recursos, por lo que la gran mayoría de ellas tienen que alimentarse de partes vegetativas (Baquero *et al.*, 2011). Un ejemplo de esto, ocurre en los botones de *Neoraimondia arequipensis* subsp. *roseiflora* (Cactaceae) que son atacados por una especie de Coleoptera y una especie de Lepidoptera. La constante depredación genera el aborto del 95% de los botones, ya que estos florívoros llevan a cabo todo su ciclo biológico dentro de los botones (Pacheco *et al.*, 2004).

Por su parte, los escarabajos de la familia Melyridae durante su desarrollo pueden encontrarse en el suelo, mantillo o debajo de la corteza cuando son larvas y presentarse en las flores, cuando son adultos (Nájera Rincon y Souza, 2010). Esto pudo ser observado con

esta investigación, ya que se registró una frecuencia alta de individuos reproductivos de esta familia, en las flores de *A. retusus*. Esto se debe a que este insecto concentra su actividad en sitios donde existe una alta disponibilidad de recursos florales (Sanzana *et al.*, 2012) o un pico de floración como el presente en *A. retusus*. Además como ha reportado Webber y Gottsberger (1993) estos insectos buscan las flores como un lugar de refugio para el apareamiento, lo que sí pudo ser observado durante esta investigación, en la que se registró esta actividad (agrupada en la categoría de otros).

En cuanto a las hormigas (sp. 1 Hymenoptera: Formicidae), no se ha reportado su presencia con anterioridad para esta especie, aunque en este estudio se observó que además de realizar actividades de colecta de néctar de *A. retusus*, depredan algunos segmentos de las flores (corola), así como estructuras reproductivas (anteras), cuando el recurso está disponible (cerca de un hormiguero). Estos individuos han sido catalogados igualmente como depredadores de pétalos y estambres en la cactácea *Echinocactus platyacanthus* (Eguiarte Fruns y Jiménez Sierra, 2000). Por su parte los individuos de la segunda especie de hormiga no identificada (sp. 2 Hymenoptera: Formicidae) realizan recorridos en las flores de *A. retusus* sin dañarlas ni depredarlas, ya que de acuerdo a su biología, las hormigas de esta familia no son buenas agentes polinizadoras (Fernández, 2003) y tienen hábitos omnívoros que las inclinan a depredar artrópodos muertos y exudados de plantas, como el néctar (Fuster, 2013; Rojas Fernández, 2001).

5.4 Efecto de la florivoría sobre los polinizadores

Aunque las visitas de los polinizadores aumentan, como ya se mencionó con respecto al diámetro de la corola, en la población de *A. retusus*, se observó que la depredación natural o artificial ejercida en la corola, no repercute drásticamente en la frecuencia de visitantes, esto puede deberse a que los visitantes de *A. retusus* no discriminan entre flores con o sin daño y por tanto el área dañada no es importante para la elección de la flor, o bien que los polinizadores no asocian la presencia de daño a recompensas de menor calidad o cantidad (Pohl Pohl, 2003). Sólo se podría presentar un efecto indirecto por florivoría (disminución del número de polinizadores), si el daño en la flor ocurre en estructuras que proveen recompensas, debido a que las visitas de los polinizadores están limitadas por la presencia o ausencia de recursos, lo que interviene directamente con el éxito reproductivo de un

individuo, al disminuir las visitas de polinizadores, evitando así procesos indispensables para la reproducción. Por lo que se recomienda establecer un análisis al respecto.

Los visitantes florales (florívoros y polinizadores) observados en *A. retusus*, pueden estar sujetos a presiones de selección diferenciales y determinantes sobre los caracteres florales que prefieren, de forma que no se establezca ninguna interacción biológica de competencia (Pohl, 2003). Por ejemplo, en las de *Calypstrogyne ghiesbreghtiana*, se observó que aquellas visitadas por herbívoros no presentaban visitas posteriores de polinizadores (Cunningham, 1995).

A. retusus brinda una gran cantidad de polen y en menor medida de néctar, se observó que la polinización es la actividad más frecuente dentro de las flores. La florivoría es un fenómeno que en la población de *A. retusus* de Miquihuana, Tamaulipas se presentó con baja frecuencia, esto puede explicarse debido a la presencia de un solo pico de floración (sincronía o cornucopia) que permite a los depredadores contar con una gran disponibilidad recursos, de forma que no compitan o intervengan en la polinización, por tanto el daño indirecto por depredadores a nivel poblacional resulta imperceptible. Esto ocurre dentro de las especies del género *Ariocarpus*, que presentan floración sincrónica, que permite a las poblaciones escapar de la depredación de los florívoros (Martínez-Peralta y Mandujano, 2012).

5.5 Tipo y frecuencia de florivoría

La florivoría en la población de *Ariocarpus retusus* es poco intensa, con una frecuencia baja de flores dañadas (10%); en la mayoría de los casos se observó una depredación parcial de la flor (corola, 69%) y una baja frecuencia de depredación total (estigma y anteras 31%). Este porcentaje es poco representativo si se compara la florivoría presente en *Ariocarpus kotschoubeyanus*, donde se registró la depredación de hasta el 56% de las flores monitoreadas (115), que trajo consigo la disminución de polinizadores.

Los bajos niveles de florivoría registrados para esta especie puede deberse a un conjunto de factores mencionados por Augspurger (1983), la presencia de sincronía floral puede incrementar por una parte, la eficacia de los recursos para los polinizadores y favorecer el escape frente a los depredadores cuando ocurren floraciones masivas o en cornucopia. Esto se ha observado en la especie *Eschweilera bogotensi*, donde se presenta

una constante depredación por muchos insectos, principalmente por larvas de coleópteros que depredan las flores de esta planta. Para contrarrestar los efectos negativos por florívoros, los individuos de *E. bogotensi* llevan a cabo la producción masiva de flores (Gamboa-Gaitán, 1997).

A. retusus, probablemente escapa a la depredación floral siguiendo un patrón similar al planteado en la hipótesis de saciedad del depredador, donde las especies ajustan sus periodos de fructificación para saciar el apetito de los depredadores de semillas, es decir, cuando la planta concentra su fructificación en un período de tiempo relativamente corto, los depredadores se sacian fácilmente dejando un excedente de frutos que sobrevive (Ponce Calderón, 2002); por tanto en *A. retusus* la disponibilidad de recursos (recompensas), en un periodo corto de tiempo (sincronía floral y corta longevidad floral) puede disminuir la depredación por florívoros, ya que estos sacian su apetito rápidamente, lo que genera en la población florivoría poco intensa e infrecuente.

En *A. retusus* se registró con mayor frecuencia daño en la corola, esto ocurre porque esta estructura es la más visible y expuesta para los herbívoros (López Contreras, 2013). Aunque el daño en este atractivo floral es frecuente, no intervienen con los procesos de polinización. Esto ocurre igualmente con *Ariocarpus scaphirostris*, donde la depredación no interviene con la visita de los polinizadores (efecto indirecto) independientemente de que ocurre una alteración en los segmentos del perianto, sin embargo, se presentan efectos directos por la florivoría a causa de la depredación de las estructuras reproductivas femeninas, generando una disminución del 20% en la producción de semillas (Álvarez-Lagunas *et al.*, 2011).

5.6 Efecto directo de la florivoría

Dentro de la investigación se pudo observar que los florívoros tienen efecto directo en el éxito reproductivo de algunos individuos de la población, ya que se logró establecer la presencia de depredación parcial y total de estructuras esenciales para llevar a cabo con éxito la reproducción, como es el caso del pistilo (botones) que imposibilita las visitas de polinizadores y en situaciones extremas, la depredación total de la flor. Pese a que las frecuencias de depredación, fueron relativamente bajas, sería conveniente en futuras investigaciones comprobar si existe o no producción de frutos, además sería óptimo comparar la viabilidad de las semillas, si es que estas llegan a formarse, con el fin de

establecer con certeza si la florivoría interviene a largo plazo en el crecimiento de la población, tras interferir en el reclutamiento de nuevos individuos en la población (efectos demográficos), tomando en cuenta que los estadios de crecimiento de un individuo de *A. retusus* son muy largos.

Finalmente, con esta investigación, además, se pudo establecer que es imperceptible un efecto directo en las funciones masculinas (donación de polen) de las flores a causa de los depredadores, aunque se observó que tanto en flores dañadas por depredadores y en flores intactas, los polinizadores mantienen una tasa de visitación semejante, lo que puede mantener constante la dinámica de flujo de polen (Golubov y Mandujano, 2009), ya que además de constatar la gran disponibilidad de este recurso en *A. retusus*, se observaron visitas frecuentes, así como un persistente forrajeo por parte de los polinizadores en flores con o sin daño, y fue sumamente baja la depredación de anteras.

Por su parte, la función femenina de la flor (receptora de polen) de acuerdo a las observaciones, no permiten concluir el efecto de la florivoría, pues no fue posible evaluar la formación de frutos después del daño; aunque quizá no presente un efecto negativo en su función dado que no hubo diferencias en las visitas a las flores, no obstante, la identidad de los polinizadores podría tener una función relevante en la formación de frutos y el número de las semillas, por lo que es necesario completar esta investigación y evaluar la producción tanto de frutos, como de semillas.

5.7 Peligros que enfrenta *Ariocarpus retusus*

En la población de *A. retusus* en Miquihuana, Tamaulipas, los factores intrínsecos no generaban inestabilidad en la población, ya que contaba con un buen tamaño poblacional, presentaba individuos reproductivos y los depredadores florales no intervenían con la polinización cruzada. Proceso fundamental para la reproducción de la especie, que es auto-incompatible y que sólo se reproduce por vía sexual, a través de semillas.

Para esta especie existen factores extrínsecos a la población, como las actividades antrópicas, que sí generaron cambios en la estructura y dinámica de la misma. Las actividades más frecuentes son el pastoreo, la agricultura y ganadería, pero principalmente el cambio de uso de suelo que devastó por completo a la población. Esto se corroboró al observar el desmonte del terreno en donde se encontraba la población (Fig. 26), lo que

generó la pérdida total de la población. De acuerdo a lo anterior, queda claro lo vulnerables que son los individuos de esta y de otras especies de cactáceas, ante la destrucción del hábitat, cambio de uso de suelo y fragmentación (Goettsch *et al.*, 2015).

Para el caso específico de Miquihuana, se tiene contemplado elaborar un tríptico o folleto con las características de *Ariocarpus retusus* y otras especies de cactáceas de la zona, dar pláticas en la comunidad a los ejidatarios y en las escuelas, para sensibilizar a los pobladores sobre el valor económico, cultural y ornamental de sus recursos, de su flora y como una medida que se espera fomente la protección *in situ*, sugiriendo el establecimiento de unidades de manejo y producción de cactáceas amenazadas, con el fin de preservar a *A. retusus*, que se encuentra enlistada en la NOM-059-SEMARNAT-2010 bajo la categoría de riesgo 'Sujeta a protección especial'.



Figura 26. Sitio de estudio. En la imagen superior se observan las características iniciales del sitio en donde se establecía la población en estudio (3 de octubre 2013). En la imagen inferior se presenta el cambio de uso de suelo a causa de actividades antrópicas realizadas por la comunidad (4 marzo 2014). Fotos: D. Cárdenas Ramos y O. S. Guerrero Eloisa.

VI. CONCLUSIONES

En la población de *Ariocarpus retusus* sólo el 18% ($N = 1605$) son individuos reproductivos, esto se debe a que dentro del género, esta es la especie que presenta el crecimiento más lento y ello genera que alcancen tardíamente la madurez sexual. Por su parte, el número de estructuras reproductivas (botones y flores), se encuentra dentro de los parámetros normales registrados para el género, como en *A. kotschoubeyanus* y *A. fissuratus*, que producen igualmente entre uno y dos botones y/o flores por individuo, observándose una correlación positiva entre el tamaño del individuo y el número de estructuras reproductivas producidas por organismo.

Existe una baja diversidad de visitantes florales para esta especie, posiblemente porque *A. retusus* se encuentra rodeada por una gran cantidad de especies compuestas circundantes en el sitio de establecimiento (forma parte de un ecosistema), lo que genera que los polinizadores prefieran otros recursos.

La florivoría se presenta en un 10% de individuos reproductivos de la población, la florivoría no disminuyó las visitas de los polinizadores, es posible que no afecte negativamente los procesos de polinización o transporte de polen (efecto indirecto), ya que no se presenta defoliación severa o efecto negativo en las estructuras relacionadas con la producción de recompensas y aunque la producción de néctar es baja, el polen es un recurso que compensa esta limitante, porque su producción es muy abundante.

Por su parte el daño ejercido en el atractivo visual de la flor (*i.e.*, el perianto), no constituyó un factor que afecte la conducta de los polinizadores, porque se observó que los visitantes mantienen una frecuencia equiparable en flores con y sin daño, debido a que no existe discriminación por parte de los polinizadores, ante la lesión.

Los efectos directos de la florivoría no se pudieron establecer con certeza porque la población fue destruida antes del registro de la información de frutos, aunque sí se observó que en una frecuencia baja de individuos reproductivos, los florívoros tienen un efecto negativo en el éxito reproductivo de *A. retusus*, tras depredar totalmente los pistilos (Curculionido) y la totalidad de la flor (Lepidóptero), evitando así procesos como la polinización y generando la muerte de la flor, por lo que este daño impide la formación de frutos. Es posible que a largo plazo el establecimiento de nuevos individuos de este cactus se reduzca, considerando que esta especie se reproduce únicamente por vía sexual

(semillas), por lo que se sugiere para aceptar o rechazar esta aseveración, comparar en investigaciones posteriores, el número frutos y de semillas de individuos que han sido afectados por florivoría.

LITERATURA CITADA

Álvarez, R., Godínez-Álvarez, H., Guzmán, U. y Dávila, P. 2004. Aspectos Ecológicos de dos Cactáceas Mexicanas amenazadas, implicaciones para su conservación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 75: 7-16.

Álvarez-Lagunas, M. N., Mandujano, M. C. y Martínez-Peralta, C. 2011. Florivoría en el cactus *Ariocarpus scaphirostris* y sus consecuencias en la fertilidad. III Congreso Mexicano de Ecología, Boca del Río, Veracruz.

Arroyo-Cosultchi, G., Cárdenas Ramos, D., Martínez-Ramos, M. y Hernández Ávila, S. 2014. Desaparición de una población de *Ariocarpus retusus* Scheidw. por la destrucción de su hábitat en Miquihuana, Tamaulipas, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 59 (2): 52-63.

Ashman T-L. 1994. A dynamic perspective on the physiological cost of reproduction in plants. *The American Naturalist* 144 (2): 300-316.

Aximoff, I. y Freitas, L. 2009. Composición y comportamiento de aves nectarívoras en *Erythrina falcata* (Leguminosae) durante dos florales consecutivas con intensidades diferentes. *Revista Brasileira de Ornitologia* 17 (3-4): 194-203.

Azorín, J. y Gómez, D. 2008. Estrategias de las plantas frente al consumo por los herbívoros. Disponible en: https://jolube.files.wordpress.com/2008/06/azorin_gomez_2008_hervbivoros.pdf. Fecha de la última consulta: 29/abril/2015.

Baquero, E. Moraza, L., Ariño, A. y Jordana, R. 2011. Mariposas diurnas de Pamplona. Departamento de Zoología y Ecología, Universidad de Navarra, Pamplona, España.

Bermúdez Torres, K. y Figueroa Brito, R. 2014. Evaluación de los efectos de alcaloides quinolizidinicos presentes en *Lupinus campestris*, en larvas y pupas de *Aedes aegypti*. Jornada Científica de la Maestría en Ciencias en Desarrollo de Productos Bióticos, Instituto Politécnico Nacional, México.

Bravo–Hollis, H. y Sánchez–Mejorada, H. 1991. *Las Cactáceas de México*. Vol 3. Universidad Nacional Autónoma de México, México.

Buergess, K. H. 1991. *Florivory: the ecology of flower feeding insects and their host plants*. Harvard University Press, Cambridge.

Bustamante, E., Casas, A. y Burquez, A. 2010. Geographic variation in reproductive success of *Stenocereus thurberi* (Cactaceae): effects of pollination timing and pollinator guild. *American Journal of Botany* 97 (12): 2020–2030.

Cervantes-Peredo, L. y Elizalde-Amelco, E. 2007. Estados de desarrollo y biología de tres especies de Lygaeinae (Hemiptera-Heteroptera: Lygaeoidea: Lygaeidae). *Revista Mexicana de Biodiversidad* 78 (2): 339-350.

CITES, The Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora. 2010. Manual de identificación de especies de fauna y flora incluidas en los apéndices cites. Disponible en: [http://www.caftadr-environment.org/outreach/publications/EI%20Salvador%20Species%20Identification%20Guide%20\(Spanish\).pdf](http://www.caftadr-environment.org/outreach/publications/EI%20Salvador%20Species%20Identification%20Guide%20(Spanish).pdf). Fecha de la última consulta: 25/abril/2015.

Comité de Flora Langkawi (Malasia). 2001. Convención sobre el comercio internacional de especies amenazadas de fauna y flora silvestre. Disponible en: <http://www.cites.org/esp/com/pc/11/S-PC11-21-02.pdf>. Fecha de la última consulta: 26/enero/2015.

Cota-Sánchez, H. 2008. Evolucion de Cactáceas en la region del Golfo de California, México. Universidad Autónoma de Sinaloa-Gobierno del Estado de Sinaloa-Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, México.

Crawley, M. J. 1983. *Herbivory*. University of California Press, Berkeley.

Cuevas-García, E., Alcalá-Guerra, A., Baños-Bravo, Y. y Flores-Palacios, A. 2013. Biología reproductiva y robo de néctar en *Salvia gesneriflora* (Lamiaceae) y sus consecuencias en el éxito reproductivo. *Botanical Sciences* 91 (3): 357-362.

Cunningham, S. A. 1995. Ecological constraints on fruit initiation by *Calyptrogyne ghiesbreghtiana* (Arecaceae): floral herbivory, pollen availability, and visitation by pollinating bats. *American Journal of Botany* 82 (12): 1527-1536.

Delgado Alvarado, E. A. 2007. Significancia taxonómica de los perfiles fenológicos de algunas especies de la familia Cactaceae. Tesis profesional. Instituto Politécnico Nacional, Victoria de Durango, Durango.

Dicht, R. y Lüthy, A. 2004. *Coryphanta: Cacti of Mexico and Southern USA*. Springer-Verlag, Berlín.

Eguiarte Fruns, L. E. y Jiménez Sierra, C. 2000. Análisis de la distribución y estructura de las poblaciones de *Echinocactus platyacanthus* Link et Otto, en el Valle de Zapotitlán, Puebla. Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Ecología, México.

Elzinga, J. A., Atlan, A., Biere, A., Gigord, L., Weis, A. E. y Bernasconi, G. 2007. Time after time: flowering phenology and biotic interactions. *Trends in Ecology and Evolution* 22 (8): 432-439.

ET, Estado de Tamaulipas. 2010. *Enciclopedia de los municipios y delegaciones de México*. Disponible en: <http://www.e-local.gob.mx/work/templates/enciclo/EMM28tamaulipas/municipios/28026a.html>. Fecha de la última consulta: 28/agosto/2013.

Fernández, F. 2003. Introducción a las Hormigas de la Región Neotropical. Instituto de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Colombia.

Fernández, M., Lobo, J., Chacón, E. y Quesada, M. 2008. Curculionid beetles in aborted flower buds and immature fruits of *Ceiba petandra* (Bombacaceae). *Plant Ecology* 194 (1): 1-4.

Flores, A. 2001. Guía de Cactáceas del Estado de Coahuila. Disponible en: <http://www.sema.gob.mx/descargas/manuales/cactus.pdf>. Fecha de la última consulta: 5/septiembre/2013.

Flores-Martínez, A., Manzanero, G. I., Golubov, J. y Mandujano, M. C. 2013. Biología floral de *Mammillaria huitzilopochtli*, una especie rara que habita acantilados. *Botanical Sciences* 91 (3): 349-356.

Fuster, A. 2013. Hormigas (Hymenoptera: Formicidae), indicadoras de perturbación en un ecosistema forestal, en el Chaco Semiárido Argentino. Facultad de Ciencias Forestales “Néstor René Ledesma”, Universidad Nacional de Santiago del Estero, Santiago del Estero, Argentina.

García-Franco, J. G. 1990. Biología reproductiva de *Tillandsia deppeana* Steudel (Bromeliaceae). Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.

Galen, C., Sherry, R. A. y Carroll, A. B. 1999. Are flowers physiological sinks or faucets? Costs and correlates of water use by flowers of *Polemonium viscosum*. *Oecologia* 118 (4): 461-470.

Gamboa-Gaitán, M. A. 1997. Biología Reproductiva de *Eschweilera bogotensis* (Lecythidaceae), en la Cordillera Occidental de Colombia. *Caldasia* 19(3): 479-485.

García, M. B. y Ehrlen, J. 2002. Reproductive effort and herbivory timing in a perennial herb: fitness components at the individual and population levels. *American Journal of Botany* 89 (8): 1295-1302.

Gibson, A.C. y Nobel, P.S. 1986. The Cactus Primer. Harvard University Press, Massachusetts, EE.UU.

Girón Vanderhuck, M. 1995. Análisis palinológico de la miel y la carga de polen colectada por *Apis mellifera* en el suroeste de Antioquia, Colombia. *Boletín del Museo de Entomología de la Universidad del Valle* 3 (2): 35-54.

Goettsch, B., Hilton-Taylor, C., Cruz-Pinon, G., Duffy, J., Frances, A., Hernandez, H. M., Inger, R., Pollock, C., Schipper, J., Superina, M., Taylor, N. P., Tognelli, M., Abba, A. M., Arias, S., Arreola-Nava, H. J., Baker, M. A., Barcenas, R. T., Barrios, D., Braun, P., Butterworth, C. A., Burquez, A., Caceres, F., Chazaro-Basanez, M., Corral-Diaz, R., del

Valle Perea, M., Demaio, P. H., Duarte de Barros, W. A., Duran, R., Faundez Yancas, L., Felger, R. S., Fitz-Maurice, B., Fitz-Maurice, W. A., Gann, G., Gomez-Hinostrosa, C., Griffith, M. P., Guerrero, P. C., Hammel, B., Heil, K. D., Hernandez-Oria, J. G., Hoffmann, M., Ishiki Ishihara, M., Kiesling, R., Larocca, J., Leon-de la Luz, J. L., Loaiza, C. R., Lowry, M., Machado, M. C., Majure, L. C., Martinez Avalos, J. G., Martorell, C., Maschinski, J., Mendez, E., Mittermeier, R. A., Nassar, J M., Negron-Ortiz, V., Oakley, L. J., Ortega-Baes, P., Pin Ferreira, A. B., Pinkava, D. J., Porter, J. M., Puente-Martinez, R., Roque Gamarra, J., Saldivia Perez, P., Sanchez Martinez, E., Smith, M., Sotomayor J. M., Stuart, S. N., Tapia Munoz, J. L., Terrazas, T., Terry, M., Trevisson, M., Valverde, T., Van Devender, T. R., Veliz-Perez, M. E., Walter, H. E., Wyatt, S. A., Zappi, D., Zavala-Hurtado, J. A. y Gaston, K. 2015. High proportion of cactus species threatened with extinction. *Nature Plants* 15142: 1-7.

Gorostiague, P., Sühring, S. y Ortega Baes, P. 2013. Biología reproductiva de la cactácea endémica *Echinopsis haematantha*. VI Jornadas de Comunicación de la Facultad de Ciencias Naturales, Salta, Argentina.

GMM, Gobierno del Municipio de Miquihuana. 2008-2010. Miquihuana. Administración Municipal. Disponible en: <http://www.miquihuana.gob.mx/geografia.htm>. Fecha de la última consulta: 10/ septiembre/2013.

GT, Gobierno de Tamaulipas. 1993. Anuario Estadístico del Estado de Tamaulipas. Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática. Disponible en: http://www.inegi.org.mx/prod_serv/contenidos/espanol/bvinegi/productos/integracion/pais/anuario_est/tamp/1993/aeet93i.pdf. Fecha de la última consulta: 9/mayo/2013.

GT, Gobierno Tamaulipas. 2011. Tamaulipas. Disponible en: <http://tamaulipas.gob.mx/tamaulipas/municipios/miquihuana/>. Fecha de la última consulta: 17/mayo/2013.

Golubov, J. y Mandujano, M. C. 2009. ¿Porque los polinizadores visitan las flores? *Casa del Tiempo* 21: 39-41.

Hernández Aroca, M. D. 2012. Respuestas al cambio climático en la fenología de plantas y animales desde 1945 hasta 2009 en la Región de Murcia. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Católica San Antonio, Murcia, España.

Hernández, H. M. y Godínez, H. 1994. Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. *Acta Botanica Mexicana* 26: 33-52.

Hidalgo, M. I. y Cabezudo, B. 1995. Producción de néctar en matorrales del Sur de España (Andalucía). *Acta Botanica Malacitana* 20: 125.

INEGI. 2009. Prontuario de Información Geográfica Municipal de los Estados Unidos Mexicanos. Miquihuana, Tamaulipas. Disponible en: <http://www3.inegi.org.mx/sistemas/mexicocifras/datos-geograficos/28/28026.pdf>. Fecha de la última consulta: 18/marzo/2015.

Inouye D.W. 1980. The terminology of floral larceny. *Ecology* 61(5):1251-1253.

Irwin R.E. 2000. Hummingbird avoidance of nectar-robbled plants: spatial location or visual cues. *Oikos* 91(3):499-506.

Irwin R.E. y Brody A.K. 1998. Nectar robbing in *Ipomopsis aggregata*: effects on pollinator behavior and plant fitness. *Oecologia* 116:519-527.

Jiménez Sierra, C. L. 2011. Las cactáceas mexicanas y los riesgos que enfrentan. *Revista Digital Universitaria* 12 (1): 1067-6079.

Kessler, R. y Stuppy, W. 2006. Semillas: La vida en cápsulas de tiempo. Turner, Madrid, España.

Krupnick, G. A., Weis, A. E. y Campbell, D. R. 1999. The consequences of floral herbivory for pollinator service to *Isomeris arborea*. *Ecology* 80 (1): 125-134.

López Contreras, M. Y. 2013. Florivoría en *Ariocarpus kotschoubeyanus* (Cactaceae). Tesis profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.

- Mandujano, M. C., Golubov, J. y Huenneke, L. 2013. Reproductive Ecology of *Opuntia macrocentra* (Cactaceae) in the Northern chihuahuan Desert. *The American Midland Naturalist* 169 (2): 274-285.
- Marín-Gómez, O. H. 2011. Muchas flores, pocos frutos: El papel de la herbivoría floral en la producción de frutos de *Inga ornata* Kunth. *Revista de la Asociación Colombiana de Ciencias Biológicas* 23: 144-149.
- Márquez, C., Vargas, H., Snell, H., Mauchamp, A., Gibbs, J. y Tapia, W. 2003. ¿Por qué tan pocas *Opuntia* en las Isla Española-Galápagos? *Ecología Aplicada* 2 (1): 21-29.
- Márquez Luna, J. 2005. Técnicas de colecta y preservación de insectos. *Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa* 37: 396.
- Martínez-Peralta, C. y Mandujano, M. C. 2012. Biología de la polinización y fenología reproductiva del género *Ariocarpus* Scheidweiler (Cactaceae). *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 57 (4): 119-122.
- Martínez-Ávalos, J. G. 1999. Determinación del estado actual de cinco especies de cactáceas amenazadas del estado de Tamaulipas, México. Universidad Autónoma de Tamaulipas. Instituto de Ecología y Alimentos. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. H149. D.F., México.
- McCall, A. C. y Irwin, R. E. 2006. Florivory: the intersection of pollination and herbivory. *Ecology Letters*, 9 (12): 1351-1365.
- Medel Narváez, A. 2003. Biología floral y estructura poblacional de Cardón [*Pachycereus pringlei* (S. Wats.) Britton y Rose (Cactaceae)] en el Comitán, Baja California Sur. Tesis profesional. Centro de Investigaciones Biológicas del Noreste, La Paz, Baja California Sur, México.
- Meléndez-Ramírez, V., Magaña-Rueda, S., Parra-Tabla, V., Ayala, R. y Navarro, J. 2002. Diversity of native bee visitors of cucurbit crops (Cucurbitaceae) in Yucatan, Mexico. *Journal of Insect Conservation* 6 (3): 135-147.

Meza Nivón, M. V. 2011. Cactáceas Mexicanas: Usos y Amenazas. Disponible en: http://www.inecc.gob.mx/descargas/con_econo/2011_Cact_mex_usos_amenazas.pdf. Fecha de la última consulta: 28/abril/2015.

Nájera Rincon, M. B. y Souza, B. Insectos Benéficos: Guía para su identificación. 2012. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias (INIFAP), Campo Experimental Uruapan, Michoacán, México.

Pacheco, M., Carrera, C., Redolfi, I., Ceroni, A. y Castro, V. 2004. La comunidad de insectos en los botones abortados de *Neoraimondia arequipensis* spp. *roseiflorae* (Wedermann & Backeberg) Ostolaza (Cactaceae) en el valle del río Chillón. Lima. XLVI Convención Nacional de Entomología, Arequipa, Perú.

Paige, K. N. y Whitham, T. G. 1987. Overcompensation in response to mammalian herbivory: the advantage of being eaten. *The American Naturalist* 129 (3): 407-416.

Pellmyr, O., Segraves, K. A., Althoff, D. M., Leebens-Marck, J., Balcázar-Lara, M. 2007. Phylogeny of the pollinating yucca moths, with revision of Mexican species (*Tegeticula* and *Parategeticula*; Lepidoptera, Prodoxidae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 157: 297.

Piña, H., Montaña, C. y Mandujano M. C. 2010. *Olycella* aff. *junctolineella* (Lepidoptera: Pyralidae) florivory on *Opuntia microdasys*, a Chihuahuan Desert endemic cactus. *Journal of Arid Environments* 74 (8): 918-923.

Pohl Pohl, N. B. M. 2003. Importancia de la guía de néctar en la interacción entre herbivoría floral y polinización en *Mimulus luteus*. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago, Chile.

Ponce Calderón, M. E. 2002. Patrones de caída de frutos en *Mauritia flexuosa* L. f. y fauna involucrada en los procesos de remoción de semillas. *Acta Botánica Venezuelica* 25 (2): 119-142.

Ramírez Freire, L., Alanís, G., Alvarado, M. A., Quiroz, H. y Velazco, C. G. 2010. Polinización de *Stenocactus multicosatus* (Hildmann ex K. Schumann) A. Berger en el municipio de García, N.L. *Ciencia-UANL* 13 (2): 184-190.

Reyes-Carrillo, J. L. y Cano-Ríos, P. 2002. Manual de Polinización Apícola. Disponible en:

<http://web.archive.org/web/20060615061040/http://www.culturaapicola.com.ar/apuntes/flo-raapicola/manual%20polinizacionapicola.pdf>. Fecha de la última consulta: 28/abril/2015.

Rodríguez-Garza, R. G., González-González, G. M., Verde-Star, M. J., Morales Rubio, M. E., Rivas Morales, C., Oranday Cárdenas, A., Núñez-González, M. A. y Treviño-Neávez, J. F. 2011. Bioprospeccion de la actividad antimicótica de extractos metanólicos de *Ariocarpus Kotschoubeyanus* y *Ariocarpus retusus*. *Polibotánica* 31: 143-155.

Rodríguez-Reynaga, F., Villalobos Sosa, M. y Pozo de la Tijera, M. C. 2010. Lepidópteros Diurnos. Biodiversidad y Desarrollo Humano en Yucatán, México.

Rojas Fernández, P. 2001. Las hormigas del suelo en México: diversidad, distribución e importancia (Hymenoptera: Formicidae). *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)*: 189-238.

Salvador, A. 2006. Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Disponible en: <http://www.vertebradosibericos.org/reptiles/podlil.html>. Fecha de última consulta: 15/marzo/2013.

Sánchez Núñez, D. A. 2009. Patrones de floración, polinización y producción de frutos de tres especies neotropicales de mangle presentes en humedales de San Andrés Isla, Caribe Colombiano. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia.

Sánchez-Ramos, G., Dirzo, R. y Balcázar-Lara, M. 1999. Especificidad y herbivoría de Lepidoptera sobre especies pioneras y tolerantes del bosque mesófilo de la reserva de la biosfera el cielo, Tamaulipas, México. *Acta Zoológica* 78: 103-118.

- Santos, E., Invernizzi, C., García, E., Cabrera, C., Di Landro, R., Saadoun, A. y Daners, G. 2009. Contenido de proteína cruda del polen de las principales especies botánicas utilizadas por las abejas melíferas en Uruguay. *Agrociencia Uruguay* 13 (2): 9-13.
- Sanzana, M. J., Parra, L. E., Benítez, H. A. y Espejo, J. 2012. Entomofauna polinizadora de *Eucalyptus nitens* en huertos semilleros del centro sur de Chile. *Bosque (Valdivia)* 33 (1): 25-31.
- Staton, M. L. y Preston, R. E. 1988. Ecological consequences and phenotypic correlates of petal size variation in wild radish, *Raphanus sativus* (Brassicaceae). *America Journal of botany* 75 (4): 528-539.
- Tamsitt, J. R. y Valdivieso, D. 1961. Notas sobre actividades nocturnas y estados de reproducción de algunos quirópteros de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 9 (2): 219-225.
- Torres-Díaz, C., Cavieres, L. A., Muñoz-Ramírez, C. y Arroyo, M. T. K. 2007. Consecuencias de las variaciones microclimáticas sobre la visita de insectos polinizadores en dos especies de *Chaetanthera* (Asteraceae) en los Andes de Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural* 80 (4): 455-468.
- Valiente-Banuet, A., Rojas-Martínez, A., Casas, A., Arizmendi, M.C. y Dávila, P. 1997. Pollination biology of two winter-blooming giant columnar cacti in the Tehuacán Valley, central Mexico. *Journal of Arid Environments* 37 (2): 331-341.
- Valverde, T., Meave, J. A., Carabias, J. y Cano-Santana, Z. 2005. Ecología y Medio Ambiente. Pearson, México.
- Villavicencio Gutierrez, E., López González, J. J., Martínez Burciaga, O. U. y García Ponce, G. 2006. Distribución digitalizada y características ecológicas del género *Ariocarpus* spp. en Coahuila. *Instituto Nacional de Invertigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias* (8): 41-49.
- Webber, A. C. y Gottsberger, G. 1993. Floral biology and pollination of *Cymbopetalum euneurum* (Annonaceae) in Manaus, Amazonia. *Annonaceae Newsletter* 9: 25-28.

Zimmermann, H. G. y Granata, G. 2002. Insect pests and diseases. En Nobel, P.S. (ed.).
Cacti: Biology and Uses. University of California Press, Berkeley, pp. 235-254.