



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE ECOLOGÍA

ECOLOGÍA

Florivoría en *Opuntia cantabrigiensis* Lynch (Cactaceae), en Cadereyta de

Montes, Querétaro

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

Maestra en Ciencias Biológicas

PRESENTA:

Diana Cárdenas Ramos

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez

Instituto de Ecología, UNAM.

COMITÉ TUTOR: M. en C. Irene Pisanty Baruch

Facultad de Ciencias, UNAM.

Dr. Ernesto Vicente Vega Peña

Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, UNAM.

CD. MX. JUNIO, 2019.



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE ECOLOGÍA

ECOLOGÍA

Florivoría en *Opuntia cantabrigiensis* Lynch (Cactaceae), en Cadereyta de

Montes, Querétaro

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

Maestra en Ciencias Biológicas

PRESENTA:

Diana Cárdenas Ramos

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez

Instituto de Ecología, UNAM.

COMITÉ TUTOR: M. en C. Irene Pisanty Baruch

Facultad de Ciencias, UNAM.

Dr. Ernesto Vicente Vega Peña

Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, UNAM.

MÉXICO, CD. MX. JUNIO, 2019.

OFICIO CPCB/517/2019

Asunto: Oficio de Jurado para Examen de Grado.

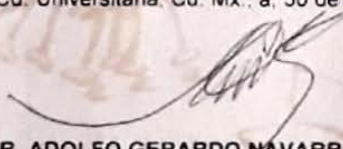
M en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted, que el Subcomité de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas, en su sesión ordinaria del día 11 de marzo de 2019, aprobó el jurado para la presentación del examen para obtener el grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**, a la alumna **CÁRDENAS RAMOS DIANA** con número de cuenta **308318010** con la tesis titulada: "**Florivoria en *Opuntia cantabrigiensis* Lynch (Cactaceae), en Cadereyta de Montes, Querétaro**", bajo la dirección de la **DRA. MARÍA DEL CARMEN MANDUJANO SÁNCHEZ**:

| | |
|-------------|---------------------------------|
| Presidente: | DR. PEDRO LUIS VALVERDE PADILLA |
| Vocal: | DRA. SILVIA CASTILLO ARGÜERO |
| Secretario: | DR. ERNESTO VICENTE VEGA PEÑA |
| Suplente: | DRA. EK DEL VAL DE GORTARI |
| Suplente: | DRA. ROCÍO SANTOS GALLY |

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a, 30 de abril de 2019


DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
COORDINADOR DEL PROGRAMA



AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México que hoy me permite obtener el título de Maestra en Ciencias Biológicas, y al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por ser mi sostén económico durante dos años.

A la Dra. M. C. Mandujano Sánchez por dirigir este trabajo y a mi comité académico M. en C. Irene Pisanty y Dr. Ernesto Vega.

Agradezco a la Dra. Mandujano por el apoyo financiero que me otorgó al incluirme dentro del proyecto CONACYT 221362 “Estrategias reproductivas en cactáceas; facilitación o interferencia” y al presupuesto operativo del Instituto de Ecología de la UNAM.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

Agradezco a mi segunda casa, “Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM)”, por seguir abriéndome las puertas, por permitirme crecer, aprender y sobre todo formar parte de la comunidad universitaria y científica que contribuye a mejorar a este país.

La conclusión de este trabajo no se hubiera logrado sin el apoyo, consejos y lecciones de la Dra. Mandujano. Meli mil gracias por guiarme no sólo en la maestría, sino a lo largo de mi vida académica, con tu apoyo he crecido muchísimo.

Agradezco a mi comité académico por su tiempo, paciencia, comentarios, excelentes consejos y por las charlas. Mil gracias M. en C. Irene Pisanty y Dr. Ernesto Vega. A mí jurado por su tiempo y valiosos comentarios Dr. Pedro Luis Valverde, Dra. Silvia Castillo, Dra. Ek del Val y Dra. Rocío Santos Gally.

Agradezco a la Dra. Cristina Mayorga y al Dr. Ismael Hinojosa, adjuntos al Instituto de Biología, de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), por ayudarme a identificar a los hemípteros e himenópteros de *O. cantabrigiensis*. Agradezco al Dr. Julio Estrada-Álvarez del Museo de Historia Natural "Dr. Manuel M. Villada", de la Universidad Autónoma del Estado de México (UAEMEX), por su amabilidad y por el tiempo que me brindó al identificar a los blatodeos que visitan a la especie de estudio.

Al Jardín Botánico Regional de Cadereyta por su colaboración, apoyo y facilidades. Especialmente a la coordinadora de investigación Beatriz Maruri-Aguilar y al director del jardín, Ing. Emiliano Sánchez.

A los profesores que me dejaron grandes enseñanzas y que son un ejemplo a seguir Dr. Ismael Hinojosa, Dr. Ricardo Ayala, Dra. Julieta Rosell, Dr. Víctor Arroyo y al Dr. Felipe

Melo, y a los dos profesores que me han alentado desde la licenciatura y me brindan su amistad Dr. Raúl Gío-Argáez y M. en C. Iván Castellanos.

Al laboratorio de Ecología de la Biodiversidad del Instituto de Ecología. Agradezco en especial a la Dra. Mariana Rojas Aréchiga por la asesoría que me brindó en los experimentos de germinación y por su apoyo en la logística de las salidas de campo. A Lic. Anabel Domínguez Reyes por su apoyo técnico en el laboratorio. Al Dr. Jordan Golubov por enseñarnos, ser paciente con nosotros y por ser la mejor compañía en campo.

A los famosos tomentosos del semidesierto, especialmente a mí querido team abeja que me acompañó y ayudó en mis salidas de campo, a Esteban (líder supremo), Jess, Isa y Linda. Pepillo gracias por ayudarme a resolver mis dudas estadísticas, de RStudio y por alegrar mis días en el laboratorio. A mi confidente y amigui Ilse. A Sandino y a Ceci por su amistad. A Chema y a Gerardo por su valiosa ayuda, por su compañía tan grata, por escucharme y aguantarme. A los que siempre me roban una sonrisa: Mariana garambullo, Omar, Moyers, Laura G. (Phenology), Sandra, Katya, Mariana Paola (Mapa), Yucel, Pedro, Bere y Cris.

Amigos de siempre, gracias por estar presentes aún a la distancia, los quiero muchísimo: Laura, Alma, Fermín, Eva, Sally, José Ra (Reimon) y Yeimi.

A mi familia. Papá gracias por apoyarme en todo, sin tu ayuda nunca hubiera llegado hasta donde me encuentro ahora. A mi mamá que se preocupa, está al pendiente y busca la forma de ayudarnos a mi hermana y a mí. Liliana hermana, gracias por acompañarme a muestrear, los resultados que obtuve fueron gracias ti. A mis tíos por siempre preguntar por mí y

preocuparse cada vez que salía de viaje (Jaime y Ceci). A mi compañero de vida desde hace 7 años, gracias por alentarme a cumplir mis sueños, te amo Luis.

ÍNDICE

| | |
|---|----|
| Resumen | 1 |
| Abstract | 2 |
| I. Introducción | |
| 1.1 Herbivoría | 3 |
| 1.2 Florivoría | 4 |
| 1.3 Mecanismos de defensa contra los florívoros | 10 |
| 1.4 Sincronía floral como estrategia | 11 |
| 1.5 Influencia de los factores abióticos en la florivoría | 12 |
| II. Justificación, objetivos e hipótesis | 14 |
| III. Materiales y métodos | |
| 3.1 <i>Opuntia cantabrigiensis</i> Lynch (Cactaceae) | 16 |
| 3.2 Sitio de estudio | 17 |
| 3.3 Fenología reproductiva y recompensas florales | 19 |
| 3.4 Sincronía floral | 20 |
| 3.5 Visitantes florales | 21 |
| 3.6 Frecuencia e intensidad de la florivoría | 21 |
| 3.7 Efecto indirecto | 26 |
| 3.8 Efecto directo | 28 |
| IV. Resultados | |
| 4.1 Fenología reproductiva y recompensas florales | 31 |
| 4.2 Sincronía floral | 37 |
| 4.3 Visitantes florales | 38 |
| 4.4 Frecuencia e intensidad de la florivoría | 45 |

| | |
|---|----|
| 4.5 Efecto indirecto | 53 |
| 4.6 Efecto directo | 59 |
| V. Discusión | |
| 5.1 Frecuencia e intensidad de florivoría en <i>Opuntia cantabrigiensis</i> | 66 |
| 5.2 Florivoría natural | 68 |
| 5.3 Efecto indirecto de la florivoría experimental | 70 |
| 5.4 Efecto directo de la florivoría experimental | 71 |
| 5.5 Mecanismos de defensa | 75 |
| 5.6 Visitantes florales | 80 |
| Conclusión | 86 |
| Anexos | 88 |
| Literatura citada | 92 |

RESUMEN

La florivoría es el consumo de cualquier parte de la flor antes del desarrollo de la cubierta de las semillas. El daño en los atributos florales podría modificar indirectamente el comportamiento de los polinizadores y reducir directamente la formación de frutos (*fruit-set*) y de semillas (*seed-set*) por la ausencia de gametos y escasez de polinizadores. En este trabajo se determinó el efecto directo e indirecto de la florivoría en *Opuntia cantabrigiensis* Lynch. Se evaluó la asociación de la florivoría con la fenología reproductiva y la sincronía floral por lo que se registró el número de estructuras con florivoría, la fase fenológica en la que ocurre el daño y el porcentaje de tejido removido de las flores, suponiendo alta florivoría en botones florales y menor efecto a mayor producción de estructuras reproductivas. Los tratamientos de florivoría realizados para evaluar su efecto en la frecuencia de polinizadores, el *fruit-set*, el *seed-set* y la capacidad germinativa de las semillas fueron: 1) eliminación del 50% del perianto, 2) eliminación del 50% de los estambres, 3) flores emasculadas, 4) flores sin estigma, perianto y estambres (daño estigma-perianto) y 5) flores control sin ninguna manipulación. Los florívoros y polinizadores se capturaron e identificaron. Los florívoros dañaron 41% (2017) y 28% (2018) de las estructuras florales. La eliminación del estigma, los estambres y el perianto de los botones es el patrón de florivoría más común y limitó la formación de frutos y semillas por el aborto prematuro de las estructuras. Los principales florívoros son roedores (Rodentia) y *Cactophagus spinolae* (Coleoptera: Curculionidae), plaga específica del género *Opuntia*. En este estudio, la disponibilidad de los botones florales covarió positivamente con la incidencia de florivoría, es decir, la florivoría es más frecuente e intensa con el incremento gradual de botones florales en la población. El daño experimental en el estigma-perianto repercutió en la frecuencia de visitantes florales, el *fruit-set* y el *seed-set*. La remoción experimental de estambres y del estigma-perianto, redujo la capacidad germinativa de las semillas. El aborto constante de las estructuras florales a causa de la florivoría reduce el despliegue floral por individuo. Un menor despliegue floral limita la producción de frutos y semillas reduciendo la adecuación de los individuos, evento que podría modificar el sistema de cruce, o influir en la dinámica poblacional de *O. cantabrigiensis*.

ABSTRACT

Florivory is the consumption of any flower part before the development of seeds. Floral damage indirectly modifies the behavior of pollinators and directly reduces *fruit-set* and *seed-set* by the absence of gametes and pollinator shortage. The aim was to determine the direct and indirect effects of florivory on *Opuntia cantabrigiensis* Lynch. The association of florivory with plant phenology and floral synchrony were evaluated by assessing the number of predated structures, phenological phase in which the damage occurred and percentage of tissue removed from flowers (25, 50, 75 and 100%) by florivores. We expected high florivory in flower buds and a reduction when reproductive structures had higher availability. Florivory treatments were applied with 1) elimination of 50% of the perianth, 2) elimination of 50% of the stamens, 3) emasculated flowers, 4) flowers without stigma, perianth and stamens (damage stigma-perianth) and 5) control flowers to evaluate the frequency of pollinators, *fruit-set*, *seed-set* and seed germination. Florivores and pollinators were captured and identified. Florivory was 41% in 2017 and 28% in 2018, being stigma consumption, stamens and perianth of floral buds the most common pattern, which limits the formation of fruits and seeds by abortion of floral structures. The main florivores were mice (Rodentia) and *Cactophagus spinolae* (Coleoptera: Curculionidae), a specific pest of the genus *Opuntia*. The availability of floral buds positively covaried with florivory, that is, predation was more frequent and intense with the gradual increase of floral buds in the population. The experimental damage caused on stigma-perianth affected the frequency of floral visitors, *fruit-set* and *seed-set*. Experimental removal of stamens and of stigma-perianth treatments reduced seed germination. Constant abortion of floral structures by florivory decreased individual floral display. This limited fruits and seeds that could potentially modify the mating system, decreasing plant fitness and thus affect population dynamics of *O. cantabrigiensis*.

I. INTRODUCCIÓN

1.1 Herbivoría

Una de las interacciones bióticas de mayor impacto en las comunidades naturales es la herbivoría, que consiste en el consumo total o parcial de una planta por parte de un animal vertebrado o invertebrado, que no necesariamente causa la muerte del individuo. Los efectos negativos de esta interacción, podrían reducir la eficacia biológica de una planta por limitar su crecimiento, habilidad competitiva, y su capacidad reproductiva, en este último caso, al afectar sus componentes masculinos o femeninos. Se ha demostrado que las plantas que son constantemente atacadas por herbívoros, destinan más recursos en la generación de mecanismos de defensa, lo que limita los recursos disponibles necesarios para producir suficientes flores y gametos de buena calidad (polen y óvulos) (Crawley, 1983; Marquis, 1992; Valverde *et al.*, 2005). En *Ribes magellanicum*, por ejemplo, el daño foliar que causa el ganado, puede modificar la estacionalidad de la fenología reproductiva y reducir el número de flores por planta. La ausencia casi total de flores en un individuo, influyó negativamente en la formación de frutos y de semillas, ya que se observó que en sitios sin exclusión del ganado, sólo dos individuos produjeron frutos con pocas semillas (De Paz y Raffaele, 2013). En *Loasa speciosa*, el incremento en el daño foliar reduce el número de óvulos en una flor y la producción de semillas por fruto, lo que reduce la descendencia potencial (Gramacho *et al.*, 2001).

Los efectos de la herbivoría pueden ser nulos o positivos bajo ciertas circunstancias, tal y como lo demostró Paige (1992), quien durante cinco años registró efectos positivos de la herbivoría en *Ipomopsis aggregata*. En 33% de los individuos que presentaron herbivoría de inflorescencias por ungulados, este autor observó la aparición promedio de cinco nuevos tallos con brotes laterales florales. El incremento del despliegue floral por individuo atrajo a

más visitantes que polinizaron exitosamente las flores, y al finalizar la cosecha, fue posible cuantificar más frutos y semillas por individuo. Bajo estas circunstancias la aptitud reproductiva de *I. aggregata* se vio favorecida. Además, los herbívoros, pueden contribuir a la reproducción de una planta, como es el caso de los frugívoros que dispersan las semillas, o bien los florívoros que potencialmente favorecen el proceso de polinización cuando se alimentan de las flores (McCall e Irwin, 2006).

Los efectos antagónicos o benéficos que la herbivoría tiene sobre un individuo, dependerán de los factores abióticos del medio en que se establecen las especies vegetales, de la intensidad y de la frecuencia en la que ocurre la herbivoría, del tamaño de la planta y de la fase del ciclo de vida en la que se produce el daño. Por ejemplo, en el ciclo de vida de una planta la fase de plántula es la más vulnerable a los herbívoros, lo que puede reducir el tamaño de una población debido al bajo reclutamiento de nuevos individuos (Crawley, 1983).

1.2 Florivoría

La florivoría es una interacción poco estudiada debido a la complejidad que implica el estudio de las flores, ya que en la mayoría de los casos son estructuras efímeras (McCall e Irwin, 2006). La florivoría se define como una lesión o daño causado por un consumidor, a cualquier estructura o tejido de un brote floral o flor en anthesis, antes del desarrollo de la cubierta de la semilla, por lo que incluye a las flores seniles con semillas inmaduras (Burgess, 1991; McCall e Irwin, 2006).

Grosso modo, la florivoría puede tener consecuencias negativas en 1) la degradación de las propiedades de atracción de una flor, es decir, el daño en las flores puede disminuir la visita de los polinizadores y a su vez, el número de semillas viables por fruto (Krupnick *et al.*,

1999); 2) remoción de los sumideros de recursos que permiten la sobrevivencia de una flor, y 3) efectos demográficos a largo plazo por reducir la cantidad de individuos que se reclutan de una generación a otra (McCall e Irwin, 2006). Estos efectos son el resultado del consumo total de las flores o de la remoción parcial de estructuras específicas como el perianto, androceo, gineceo, corola, cáliz o gametos de las flores, que ocasionan principalmente los insectos, el grupo de florívoros más diverso, aunque también la florivoría la pueden realizar otros grupos como los moluscos, peces, mamíferos, aves y reptiles (Burgess, 1991; McCall e Irwin, 2006).

Las actividades de los florívoros pueden tener efectos positivos, ya que potencialmente promueven la polinización exitosa de las flores, cuando estos se desplazan de una flor a otra y se alimentan de las estructuras reproductivas y accesorias de las flores, aunque los beneficios de polinización, deben ser mayores que los costos asociados con el daño en la flor (McCall e Irwin, 2006). Por ejemplo, entre las polillas del género *Tegeticula* y *Parategeticula* existe una relación mutualista obligada con individuos del género *Yucca*. Las polillas visitan las flores de yuca para obtener un sitio adecuado para ovipositar, simultáneamente recogen el polen de los estambres y las polinizan. Las larvas llevan a cabo su ciclo de vida dentro de la flor y se alimentan de los ovarios o de las semillas en pleno desarrollo. A pesar de que la florivoría de los óvulos y las semillas genera un costo reproductivo en las yucas, los beneficios son más altos, porque las polillas son el único polinizador documentado (Pellmyr y Huth, 1994).

Los efectos positivos o negativos de la florivoría en la reproducción de una planta, dependerán de factores como el sistema de cruce, características de historia de vida, cambios en la expresión sexual, temporada del año, el contexto de la comunidad de otros

antagonistas que interactúan, y el tipo y la cantidad de tejidos florales removidos (Valverde *et al.*, 2005; McCall e Irwin, 2006). Con respecto a este último aspecto, se ha observado que el daño específico de los gametos interviene en el *seed-set*, definido como la cantidad final de semillas formadas a partir del número inicial de óvulos por flor. Contrariamente, en escenarios donde la remoción total de los tejidos afecta por completo a la flor, se incrementa el aborto de las estructuras reproductivas lo que evita la formación de un fruto maduro. Bajo esta condición, la florivoría influye en el *fruit-set*, o en la producción final de frutos que se forman a partir del número inicial de flores en un individuo (McCall e Irwin, 2006). En Colombia, por ejemplo, las inflorescencias de la palma *Attalea insignis* son atacadas por escarabajos de al menos cinco especies diferentes que consumen los estigmas de las flores femeninas, y las anteras de las inflorescencias masculinas, daño que genera el aborto de las estructuras reproductivas. La baja disponibilidad de flores en la población limita los recursos, específicamente el polen que aprovechan diversos visitantes florales, incluidos los polinizadores. Además, existe un efecto colateral de la florivoría en *A. insignis* que afecta a la fauna silvestre de los sitios en los que se establece, ya que se observó que el aborto constante de las flores reduce la cantidad final de frutos, recurso que constituyen la base alimenticia de la fauna (Núñez Avellaneda, 2014).

Actualmente, el estudio de la florivoría se centra en conocer los efectos, directos e indirectos, los cuales pueden afectar la condición física de un individuo, de poblaciones e incluso de comunidades (McCall e Irwin, 2006).

Efecto directo de la florivoría

El efecto directo de la florivoría se presenta cuando los florívoros generan la desaparición total o parcial de gametos viables, estambres o pistilos de una flor, lo que reduce directamente la fecundidad de una planta (Krupnick *et al.*, 1999). El efecto directo

de la florivoría en la función masculina sucede cuando los florívoros reducen la cantidad de polen que se exporta y se recibe por las flores vecinas. En la función femenina, los florívoros se alimentan de los pistilos, ovarios u óvulos, lo que imposibilita la reproducción de una planta. En ambos escenarios, la consecuencia se traduce en una producción baja de frutos y en una frecuencia baja de óvulos fecundos o de semillas por fruto (Krupnick y Weis, 1999; Krupnick *et al.*, 1999).

Por ejemplo, en la cactácea columnar *Neobuxbaumia mezcalaensis*, las hormigas carpinteras que la visitan (*Camponotus rubrithorax*) generan la pérdida casi total de las flores porque se alimentan del pericarpelo, los tépalos, estambres, polen, estilo y estigma. Simultáneamente dípteros de la familia Muscidae ovipositan en las flores y sus larvas, durante su desarrollo, se alimentan del perianto, polen, anteras, filamentos, paredes del ovario, funículos y óvulos. Ante esta situación, la planta aborta la mayoría de los frutos o reduce hasta en un 23.59% el número de semillas por fruto (Ortega González, 2016). Un caso similar ocurre en las flores de *Ariocarpus retusus*, donde el 2% de las flores de la población quedan imposibilitadas para la reproducción, debido a que coleópteros de la subfamilia Cryptorhynchinae y orugas (Lepidoptera) se alimentan por completo de botones florales y de las flores enteras. En este caso, la florivoría impide el proceso de polinización y el desarrollo del fruto y de las semillas (Cárdenas-Ramos, 2015).

Efecto indirecto de la florivoría

El efecto indirecto sucede cuando el daño constante de los florívoros genera la degradación de los componentes de atracción de una flor como el color, la forma y el tamaño de la corola, el olor y la longevidad, esta última condición, restringe el tiempo en el que las recompensas florales están expuestas a los polinizadores (McCall e Irwin, 2006). La parcial o nula expresión de alguno de los componentes florales, puede disminuir la

frecuencia de visita de los polinizadores, el éxito reproductivo de una planta y el número de semillas por fruto debido a la baja deposición de polen en el estigma (Krupnick *et al.*, 1999; McCall e Irwin, 2006; Sánchez-Lafuente, 2007; Golubov y Mandujano, 2009).

En particular, los daños generados en la corola pueden determinar la selección de flores por parte de los polinizadores. Esto se debe a que los polinizadores pueden asociar el deterioro floral con recompensas de menor cantidad o calidad, y desde el punto de vista del polinizador, las visitas están restringidas a encontrar los mejores recursos disponibles (Staton y Preston, 1988; Krupnick *et al.*, 1999; Golubov y Mandujano, 2009). Mothershead y Marquis (2000) realizaron un experimento en *Oenothera macrocarpa*, que presenta herbivoría de flores y hojas. Los autores seleccionaron plantas cuyas hojas ya habían sido devoradas por los herbívoros y, adicionalmente les removieron el 25% de la lámina foliar, sin causar daño en la vena principal de la hoja. Después de aplicar el tratamiento de herbivoría, contaron el número de flores de cada individuo, midieron el diámetro de la corola y la longitud del tubo de las flores, y registraron la frecuencia de visita de los polinizadores. Estas métricas se compararon contra plantas control o sin herbivoría. Los resultados mostraron que la remoción natural y artificial de la lámina foliar de las hojas, reduce el número de flores por individuo, el tamaño de la corola y la longitud de los tubos florales. El cambio en las características morfológicas de la flor, interfirió en la visita del polinizador “polilla halcón” (Sphingidae), aumentó la probabilidad de aborto floral y en los frutos se produjeron 33% menos semillas con respecto a las plantas sin herbivoría, cuyas flores exhiben corolas grandes.

La transformación de los patrones de señalización de una flor, tal como las guías de néctar, puede conducir a cambios en la frecuencia de visita de los polinizadores. Sánchez-Lafuente (2007) realizó un experimento de florivoría artificial en *Linaria lilacina* y usó

cuatro tratamientos: 1) remoción del labio superior, 2) remoción del labio inferior, 3) remoción de ambos labios y 4) tratamiento control. Tras contabilizar el número de polinizadores registrados por tratamiento, se estableció que las visitas exitosas se redujeron en aquellas flores a las que se removió el labio inferior, estructura que funciona como una guía de néctar que indica a los polinizadores la presencia de este recurso. Adicionalmente se evaluó el *fruit-set* y el *seed-set* por tratamiento. El estudio demostró que las plantas cuyas flores fueron modificadas, específicamente aquellas a las que se removió el labio inferior, produjeron menos frutos y semillas (Sánchez-Lafuente, 2007).

Los florívoros pueden generar daños en estructuras que proveen recompensas florales (nectarios y sacos polínicos), en respuesta, los polinizadores evitan estas flores por la ausencia de polen y néctar. Dohzono *et al.*, (2008), observaron que en el sur de Japón los abejorros invasores *Bombus terrestris* actúan como robadores de néctar, y disminuyen los niveles del recurso en las flores de *Corydalis ambigua*. Debido a la florivoría y a la pérdida de néctar, los polinizadores nativos *Bombus ardens* visitan en pocas ocasiones las flores con daño, y al final del periodo reproductivo existe un déficit en la producción de frutos y semillas.

El ataque de los florívoros genera indirectamente cambios en el sistema de cruce de una planta, al disminuir la cantidad, calidad y arreglo de las flores que se producen en el siguiente periodo reproductivo. Tales efectos modifican la calidad de la visita de los polinizadores, la exportación y la recepción de polen (Krupnick *et al.*, 1999; McCall e Irwin, 2006). Lo antes mencionado puede influir en la evolución floral de los sistemas sexuales de una planta, porque en condiciones desfavorables para los polinizadores, la autogamia asegurará la fecundación (Krupnick y Weis, 1999; McCall e Irwin, 2006).

Los efectos indirectos de la florivoría tienen costos en los sumideros de recursos. La destrucción o reducción del área de una flor en entornos con recursos limitados, especialmente cuando las plantas reabsorben nitrógeno y fósforo de los pétalos una vez que se ha producido la fertilización, reduce la cantidad de recursos disponibles para la maduración de frutos y de semillas (Ashman, 1994; Lowenberg, 1994; McCall e Irwin, 2006). El daño por florívoros también podría incrementar el estrés hídrico de una flor, ya que la planta es incapaz de reemplazar adecuadamente el agua que se pierde por una mayor transpiración y por la pérdida adicional de agua en los tejidos florales dañados. Por lo anterior, el efecto de estrés hídrico en flores dañadas, especialmente en ambientes secos o con viento se intensifica (Galen *et al.*, 1999).

1.3 Mecanismos de defensa contra los florívoros

A lo largo de la historia evolutiva de las plantas, éstas han desarrollado una serie de defensas físicas, fenológicas, de resistencia (químicas) y reproductivas que reducen, compensan o neutralizan el impacto de los herbívoros y garantizar la reproducción (Azorín y Gómez, 2008).

Un ejemplo de la respuesta mecánica es la presencia de estructuras de defensa como las espinas, aguijones, glándulas y pelos a partir de hojas, estípulas, brácteas y otras partes de la planta (Azorín y Gómez, 2008). En las cactáceas, las espinas les permiten rechazar a los insectos e incluso a herbívoros de gran tamaño como los mamíferos (Granados-Sánchez *et al.*, 2008). En cuanto a las estrategias fenológicas, algunas especies presentan sincronía floral, que incrementa el encuentro con los polinizadores y favorece el escape de los florívoros debido a las floraciones masivas o en cornucopia (Augspurger, 1983). La longevidad de las flores también es importante frente a la florivoría, ya que en las flores de vida larga aumenta la probabilidad de ataque de florívoros (Teixido *et al.*, 2011; Tsuji y

Ohgushi, 2018). Las defensas químicas están relacionadas con la liberación de metabolitos secundarios, que pueden ser tóxicos en algunos animales y que a las plantas les permite proteger sus flores y frutos (Azorín y Gómez, 2008; Granados-Sánchez *et al.*, 2008). Finalmente, las defensas reproductivas permiten la permanencia generacional del genotipo de una planta, esto a través de sus estrategias de reproducción (sexual o clonal). Por ejemplo, la reproducción sexual suele reducir la pérdida de individuos durante las primeras etapas de establecimiento, mediante la producción masiva de semillas o formación de un banco de semillas (Azorín y Gómez, 2008).

1.4 Sincronía floral como estrategia

La sincronía floral se refiere al número de flores que se encuentran abiertas al mismo tiempo en una población. Es una estrategia que permite concentrar la mayor cantidad de recompensas florales en un mismo tiempo y espacio, lo que podría representar una estrategia para garantizar la polinización exitosa de las flores (Martínez-Peralta y Mandujano, 2012). A través del estudio de la sincronía floral, se puede describir y entender la fenología reproductiva, y sus variaciones, ya que los cambios en el patrón de floración pueden interferir en la interacción planta-animal, maximizando o disminuyendo los efectos antagónicos de interacciones como la herbivoría (Augspurger, 1981). Los efectos negativos de la florivoría pueden reducirse cuando los individuos de una población sincronizan el periodo de floración e incrementan el encuentro con los polinizadores, o bien en el caso de los granívoros, la sincronía en la liberación de semillas podría mitigar los efectos antagónicos de esta interacción y garantizar el establecimiento de algunos individuos (Augspurger, 1981; Thomson, 2010; Ehrlén, 2015; González-Leiva, 2017). *Tillandsia deppeana* (Bromeliaceae) en Veracruz, México, garantiza la visita de los colibríes o

polinizadores efectivos y reduce el robo de semillas, al presentar sincronía tanto en la floración como en la dispersión de semillas (García-Franco *et al.*, 2001).

La evaluación de la sincronía floral en una población se puede calcular con diversos índices como los de Augspurger (1983), Marquis (1998) y Bolmgren (1998). Con el índice de Augspurger es posible establecer la sincronía floral de un par de individuos. El índice de Marquis evalúa la presencia de sincronía entre todos los individuos de la población, cuando se conoce el número de flores abiertas en un momento específico y de individuos que florecen por censo. Finalmente, el índice de Bolmgren no sólo determina la ausencia o presencia de sincronía floral en una población, sino que también la compara entre poblaciones de la misma o de diferente especie. El índice requiere conocer el número de individuos que florecen en cada censo y la desviación estándar del inicio de la floración (González-Leiva, 2017).

1.5 Influencia de los factores abióticos en la florivoría

Las plantas destinan recursos a las diferentes etapas del ciclo de vida: crecer, reproducirse y mantenerse. La distribución espacial y temporal de los recursos del suelo (agua y nutrientes), pueden ser limitados sobre todo en las regiones áridas y la asignación de recursos en una planta puede ser complejo. Las plantas que crecen en ambientes con presiones abióticas son más susceptibles a ser atacadas por herbívoros, debido a que los recursos con los que cuentan son poco abundantes y les impiden tener una eficaz respuesta compensatoria (Schlesinger *et al.*, 1981; Strauss y Agrawal, 1999). Piña *et al.*, (2010) evaluaron la respuesta de *Opuntia microdasys* a la florivoría de larvas de *Olycella* en función de la disponibilidad de recursos. Aleatoriamente aplicaron tratamientos combinados que añadían agua y fertilizantes a las plantas; durante el periodo de floración se registró la producción de flores y el número de estructuras abortadas. Los resultados

mostraron que el agua no tiene ningún efecto sobre la producción de primordios florales, sin embargo, las plantas que fueron fertilizadas tuvieron menos brotes y flores atacadas por larvas. De acuerdo con lo anterior, los factores abióticos pueden contribuir con el aumento en la frecuencia e intensidad de la florivoría de una población, ya que las variaciones drásticas de una temporada a otra pueden generar cambios en la sincronía del periodo de floración, en la intensidad y duración de las fenofases, en la disponibilidad de recompensas (néctar y el polen), y en el tamaño y abundancia de las estructuras reproductivas (Sánchez Núñez, 2009; Hernández Aroca, 2012). Es posible que, en un año bajo condiciones desfavorables en la reproducción, la cantidad de botones y flores por individuo sea baja, este suceso intensificaría la competencia por recursos entre florívoros y polinizadores (Aximoff y Freitas, 2009). Una investigación sobre las variaciones en la floración de *Erythrina falcata* en 2004 y 2005 en la zona del Atlántico de Montana (EUA), indicó que en 2004 las fuertes lluvias provocaron el aborto de un mayor número de recursos florales que ofrecían polen y néctar a un amplio grupo de visitantes florales. Las variaciones fenológicas en este año propiciaron que los tres principales polinizadores de esta especie (aves) sobrelaparan sus visitas en las flores disponibles, acontecimiento que además, incrementó la frecuencia de encuentros antagonistas con otros visitantes, entre ellos los florívoros (Aximoff y Freitas, 2009).

II. JUSTIFICACIÓN, OBJETIVOS E HIPÓTESIS

Justificación

Con este trabajo se pretende generar información sobre los efectos de la florivoría, ya que como se mencionó anteriormente, es una interacción biológica poco estudiada por la complejidad que implica el seguimiento de las flores, debido a que en la gran mayoría de las especies estas estructuras son efímeras. Además, es una interacción que puede ser tan amplia y tan extensa como la herbivoría foliar y puede generar cambios a nivel individual, poblacional y hasta de las comunidades.

Objetivo general

Determinar el efecto directo e indirecto de la florivoría en el éxito reproductivo de *Opuntia cantabrigiensis* Lynch.

Objetivos particulares

- Describir la fenología reproductiva y la producción de recompensas florales.
- Determinar la sincronía floral y si esta estrategia permite escapar de los florívoros a *O. cantabrigiensis*.
- Identificar a los visitantes florales de esta especie.
- Establecer la fase fenológica en la que ocurre la florivoría, las estructuras florales atacadas y la frecuencia de ataque.
- Determinar si el daño en la flor interfiere con la frecuencia de visita de los polinizadores.
- Establecer si la florivoría se presenta con la misma intensidad entre las diferentes densidades de botones florales, es decir, en el inicio, pico o final del periodo de reproducción.

- Determinar si la producción de frutos y semillas difiere entre flores con o sin daño por florívoros.
- Establecer si la florivoría experimental y natural influye en la capacidad germinativa de las semillas.

Hipótesis

1. Efecto indirecto: Si el daño que causan los florívoros en las propiedades de atracción de una flor, tales como la simetría y tamaño de la flor, reduce la frecuencia de visitantes florales, se espera que la frecuencia de polinizadores sea menor en flores dañadas que en flores intactas y que a su vez, esta reducción limite el éxito reproductivo de *O. cantabrigiensis*.

2. Efecto directo: Si los florívoros eliminan los gametos y órganos reproductivos de las flores, lo que influye negativamente en el éxito reproductivo de una planta, se espera que la incidencia de ataque en las estructuras reproductivas en *O. cantabrigiensis* impida la formación exitosa de frutos y semillas en individuos con flores dañadas.

3. Sincronía floral: Si la apertura simultánea de las flores en una población es una estrategia que favorece el encuentro con los polinizadores y reduce la incidencia de daño por florívoros, se espera que en *O. cantabrigiensis* la floración sea sincrónica y que esta característica reduzca los casos de florivoría en la población.

4. Fenofases: Si la frecuencia e intensidad de la florivoría depende de la disponibilidad de botones florales en la población, se espera que en *O. cantabrigiensis* la frecuencia de florivoría sea mayor al inicio y al final del periodo reproductivo, cuando existen pocas estructuras reproductivas por individuo.

III. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 *Opuntia cantabrigiensis* Lynch (Cactaceae)

La especie se distribuye en México en los estados de Guanajuato, Jalisco, San Luis Potosí, Querétaro e Hidalgo y al igual que otras especies del género *Opuntia*, se utiliza como forraje para el ganado (Elizondo *et al.*, 1987; Britton y Rose, 1919). Es una planta de crecimiento arbustivo que mide de 1 a 2 m de altura (Fig. 1a). Los cladodios son color verde azulado, tienen forma orbicular u ovalada, miden de 12 a 20 cm de largo y tienen areolas grandes, cubiertas de lana color marrón, con tres y hasta seis espinas aciculares de color amarillo con bases marrones o rojizas (Fig. 1b). Las flores son color amarillo y miden de 5 a 6 cm. Los lóbulos del estigma son color verde (Fig. 1c). Los frutos son color púrpura, miden 4 cm de diámetro y contienen numerosas semillas de 4 mm de diámetro. La floración comienza en marzo y concluye en junio, con un pico de floración que se presenta en abril; la fructificación comprende un periodo de cinco meses (de marzo a agosto) (Bravo-Hollis, 1978; Britton y Rose, 1919). Hernández-Peña (2016) informó que aves, borregos y caballos se alimentan de las flores de *O. cantabrigiensis*.

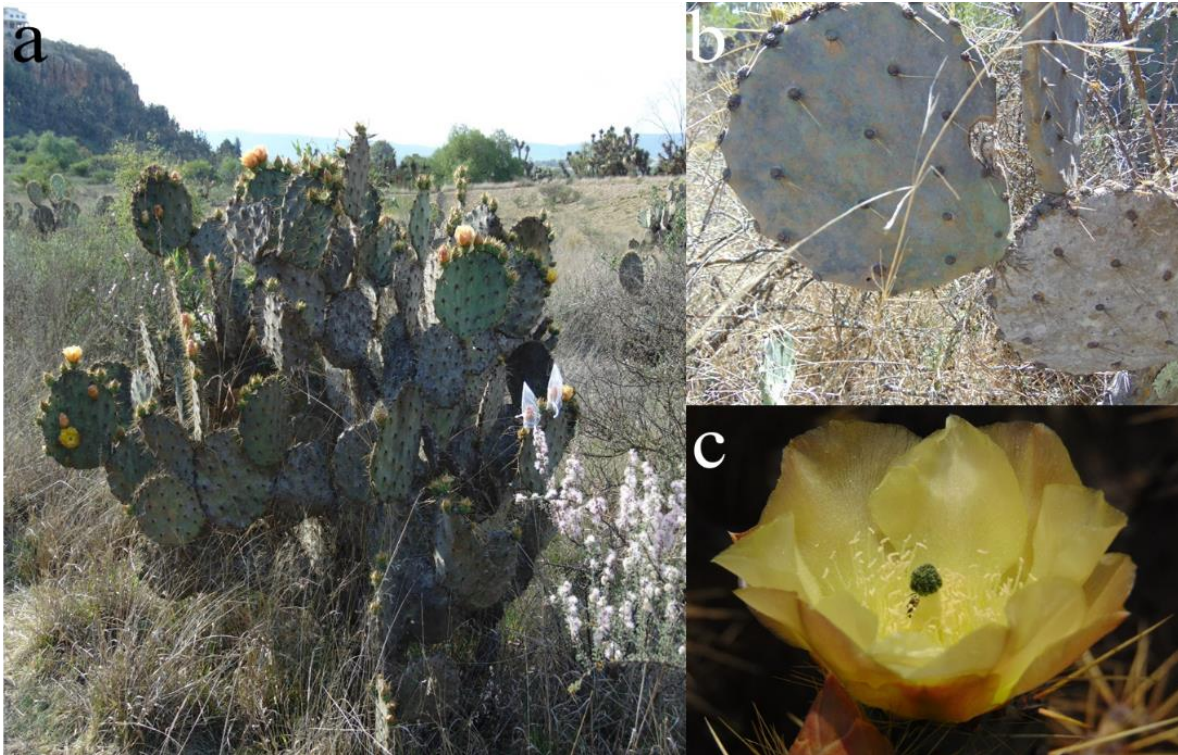


Figura 1. *Opuntia cantabrigiensis* Lynch en Cadereyta de Montes, Querétaro, México. (a) Forma arbustiva, (b) características morfológicas de los cladodios y (c) morfología de la flor. Fotos: D. Cárdenas-Ramos.

3.2 Sitio de estudio

El trabajo de campo se realizó en la zona silvestre del Jardín Botánico Regional de Cadereyta “Ing. Manuel González de Cosío”. El Jardín Botánico se localiza en el municipio de Cadereyta de Montes, Querétaro. Se encuentra en las coordenadas 20°41' 15.8"N y 99° 8'17.7"O, a 2046 m snm. El clima es semiseco-templado con lluvias en verano. La temperatura anual es de 16.7 °C, la máxima de 38 °C y la precipitación varía entre 309.3 y 798.5 mm (Chávez Martínez y Hernández Magaña, 2009).

La vegetación es del tipo matorral xerófilo dominado por especies del género *Opuntia*, *O. hyptiacantha*, *O. tomentosa*, *O. robusta* y *O. streptacantha*. Además, de las cactáceas *Cylindropuntia imbricata*, *Coryphantha radians*, *Echinocactus grusonii*,

Ferocactus latispinus, *Mammillaria magnimamma*, *Myrtillocactus geometrizans*, y *Stenocactus pentacanthus*. Otras especies vegetales son *Acacia farnesiana* (huizache), *Agave americana*, *Bouvardia ternifolia* (trompetilla), *Bursera fagaroides*, *Prosopis* sp. (mezquite) y *Yucca filifera*. La fauna silvestre incluye pequeños ratones de campo (Chávez Martínez y Hernández Magaña, 2009) y diversos artrópodos herbívoros. En Cadereyta de Montes, y en otros municipios del estado de Querétaro se reportan Hemipteros de la familia Coreidae que son considerados plaga de algunas especies de *Opuntia*, tal como la “chinche gris” *Chelenidia tabulata* que se alimenta de la savia de los cladodios de *Opuntia ficus-indica* y *O. robusta* (Vargas Mendoza *et al.*, 2008; Cervantes Mayagoitia y Huacuja Zamudio, 2017). El orden Orthoptera incluye al “chapulín diferencial” *Melanoplus differentialis* que causa daños en el follaje del frijol, el sorgo y el mezquite, y en las pencas de individuos del género *Agave*; y el “chapulín de la milpa” *Sphenarium purpurascens* que consume los cladodios de *Opuntia ficus-indica*. Además de un vasto grupo de picudos (Coleoptera) tal como el “picudo del agave” *Scyphophorus acupunctatus* que ataca a las especies del género *Agave*, el “picudo del nopal” *Cactophagus spinolae* que en un estadio larval barrena los cladodios basales, y en la fase de adulto consume el margen de los cladodios jóvenes de *Opuntia ficus-indica* y *O. streptacantha*, y el “tomayate” *Cotinis mutabilis*, coleóptero que se alimenta de los frutos de *Opuntia robusta* (Vargas Mendoza *et al.*, 2008; Barrales-Alcalá *et al.*, 2012; Cervantes Mayagoitia y Huacuja Zamudio, 2017).

En el año 2017 en la zona silvestre del Jardín Botánico Regional de Cadereyta, se mapearon 35 individuos reproductivos de *O. cantabrigiensis*. Cada individuo se marcó, y se contó el número de cladodios y de estructuras reproductivas (botones, flores y frutos) que presentaba. Debido a que en el año 2018 se encontraron dos individuos muertos y dos más

con alto porcentaje de tejido inerte, se adicionaron y marcaron ocho plantas nuevas para los experimentos de florivoría ($n = 40$ individuos).

3.3 Fenología reproductiva y recompensas florales

Visitas sucesivas al sitio de estudio se realizaron de febrero de 2017 a noviembre de 2018. El patrón fenológico se describió con el registro mensual de estructuras reproductivas: botones, flores y frutos ($n = 35$ individuos en 2017 y $n = 33$ individuos en 2018). Con los datos se construyó un fenograma con el paquete ggplot del programa estadístico R versión 3.4.1 (R Development Core Team, 2016). Se realizó una correlación no paramétrica de Spearman que relacionó la cantidad neta de botones florales producidos y la cantidad de estructuras reproductivas con florivoría en un individuo ($n = 190$ registros de florivoría y fenología registrados entre 2017 y 2018). El análisis sólo incluyó los registros fenológicos y de florivoría de marzo, abril y mayo, con el fin de evaluar si la frecuencia de florivoría difiere a lo largo del periodo reproductivo, es decir, en el inicio (marzo), pico (abril) o final (mayo), suponiendo que la disponibilidad de botones a lo largo del periodo reproductivo no es constante. El análisis se realizó con el paquete stats del programa estadístico R versión 3.4.1 (R Development Core Team, 2016).

La fenología floral de *O. cantabrigiensis* se estableció considerando como métricas la hora de apertura floral (i.e., momento de apertura del botón), la longevidad y el periodo de máxima apertura de la flor. Entre marzo y abril de 2017 y 2018 se realizaron visitas quincenales al sitio de estudio. En cada visita se eligieron flores en pre-antesis de diferentes individuos, la muestra fue de 47 flores en el año 2017 y de 38 flores en 2018. En cada flor se registró la hora en la que ocurrió la antesis y los días que transcurrieron hasta que las flores cerraran definitivamente a fin determinar la longevidad de cada una. Las variaciones

diurnas en el diámetro del perianto se midieron cada hora, desde la antesis de las flores (9:00) y hasta el cierre de las flores (18:00 h).

Con el objetivo de conocer la producción de polen por antera y la cantidad de polen que queda en las anteras después de haber estado expuestas a los polinizadores, en 2017 ($n = 43$ anteras de 43 flores) y 2018 ($n = 57$ anteras de 57 flores), se colectaron dos anteras por cada flor, la primera cuando ocurría la apertura floral (entre 9:00 y 13:00 h) y la segunda cuando la flor estuviera próxima a cerrar (17:00 a 18:00 h). Cada antera se colocó en un tubo eppendorf con 0.5 ml de alcohol al 70%. Se contabilizó el total de granos de polen de cada muestra en una cámara Neubauer.

En las flores abiertas y expuestas a los polinizadores, el néctar producido por flor se colectó cada hora desde la antesis de las flores (9:00) y hasta el cierre definitivo de las flores (18:00 h). El volumen se estimó al medir la columna de néctar en un capilar de 5 μ l (ver Hidalgo y Cabezado, 1995).

3.4 Sincronía floral

La sincronía floral de *O. cantabrigiensis* se evaluó con el índice de Marquis (1988), que considera el número de flores abiertas por censo (x_t) y la proporción que representan estas flores con respecto al total de flores ($\frac{x_t}{\sum_{t=0}^n x_t}$), el número de individuos que florecen en cada censo y la proporción que éstos representan del total de individuos censados (p_t) (Marquis, 1988; González-Leiva, 2017; Méndez, 2017). El índice de Marquis adquiere valores entre 0 y 1, siendo 1 indicativo de sincronía floral completa.

$$S = \sum_{t=0}^n \frac{x_t}{\sum_{t=0}^n x_t} * p_t$$

Para determinar si la sincronía floral permite escapar a *O. cantabrigiensis* de los florívoros, se realizó una correlación no paramétrica de Spearman. Se utilizaron como variables la sincronía floral y los casos de florivoría registrados en cada censo ($n = 26$ censos realizados entre 2017 y 2018 en la población). El análisis se realizó con el paquete stats del programa estadístico R versión 3.4.1 (R Development Core Team, 2016).

3.5 Visitantes florales

Se colectaron los polinizadores y los florívoros en visitas continuas en el sitio de estudio durante el periodo reproductivo de *O. cantabrigiensis* (de marzo a mayo de 2017 y 2018). Las colectas se llevaron a cabo entre las 9:00 y las 23:00 h con cámaras letales con acetato de etilo y redes entomológicas. Fueron considerados visitantes florales aquellos organismos que realizaban actividades de florivoría o de polinización en las flores. Los insectos capturados se etiquetaron, se montaron con alfileres entomológicos, y fueron identificados por investigadores de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) y de la Universidad Autónoma del Estado de México (UAEMEX) (ver agradecimientos). Debido a que se detectó la presencia de mamíferos nocturnos que se alimentaban de los botones florales de *O. cantabrigiensis*, se colocaron trampas Sherman. El cebo consistió en una mezcla de vainilla y avena que se colocó en cada una de las 15 trampas. Las trampas se instalaron bajo un individuo diferente de *O. cantabrigiensis* a las 20:00 h y se revisaron a las 9:00 h del día siguiente, cumpliendo un total de tres días de trampeo. Cada ejemplar capturado se pesó y con un vernier se midió el tamaño total del cuerpo y la longitud de la cola, y se tomaron registros fotográficos.

3.6 Frecuencia e intensidad de florivoría

Entre 2017 y 2018 se realizaron visitas al sitio de estudio. En cada visita se registró la presencia de florivoría en las estructuras reproductivas de *O. cantabrigiensis* ($n = 35$

individuos en 2017 y $n = 40$ individuos en 2018). Es importante mencionar, que durante los censos realizados en la población, sólo se registraron los casos nuevos de florivoría. Para cada estructura se estableció el estado fenológico en el que se encontraba en el momento del daño, es decir, si correspondía a un 1) botón floral (Fig. 2a), 2) flor abierta o en post-antesis (Fig. 2b y c), 3) flor senil o 4) fruto inmaduro. Las flores seniles presentaban restos florales secos en el ápice del pericarpelo, el marchitamiento completo de las flores se observó entre siete y 10 días después de la antesis floral (Fig. 2d). Dentro de la florivoría, también se incluyeron a aquellas estructuras sin restos florales y en las cuales se pudo observar una cicatriz floral en el ápice, estas estructuras se clasificaron como frutos inmaduros (Fig. 2e). Este tipo de daño aún no corresponde a frugivoría o granivoría puesto que el daño ocurrió en los primeros 15 días después de la antesis, y de acuerdo con Barbera *et al.*, (1992), la formación completa y posterior maduración de un fruto requiere en el primer caso de 20 a 30 días y en el segundo, hasta 106 días después de la antesis de la flor (Hernández-Peña, 2016). La formación de las semillas en especies de *Opuntia* requiere de 30 a 70 días posteriores a la antesis (Barbera *et al.*, 1992; Reyes-Agüero *et al.*, 2006).

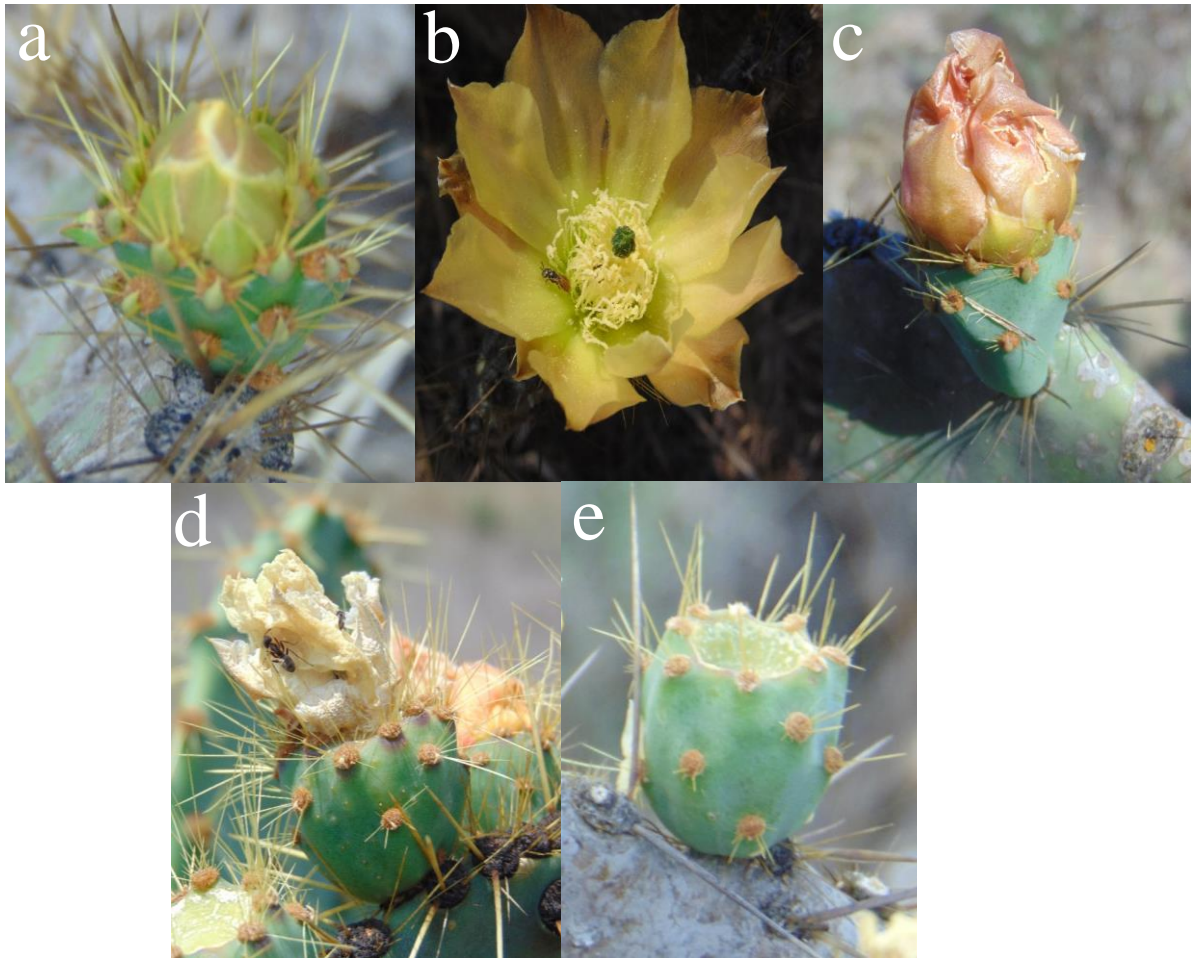


Figura 2. Estados fenológicos observados en *Opuntia cantabrigiensis* en Cadereyta de Montes, Querétaro, México. (a) Botón floral, (b) flor en anthesis, (c) flor en post-anthesis, (d) flor senil y (e) fruto inmaduro. Fotos: D. Cárdenas-Ramos.

El porcentaje de florivoría (F) en la población de *O. cantabrigiensis* se calculó considerando la mayor cantidad de botones florales que se cuantificó en cada año, y el número de estructuras florales atacadas (botones, flores y frutos inmaduros), durante cada evento reproductivo (2017 y 2018).

$$F = \frac{\text{Total de estructuras con florivoría} \times 100}{\text{Número de botones florales}}$$

La intensidad de la florivoría se describió a través de un estudio observacional en el que se asignaron cuatro categorías estándar de daño: 25, 50, 75 o 100% de tejido removido de cada estructura floral (pericarpelo, perianto, estambres y/o gineceo) (Fig. 3). Para determinar si existe un patrón de florivoría dominante, la frecuencia de cada patrón de florivoría observado se comparó con una prueba de bondad de ajuste con el estadístico χ^2 .

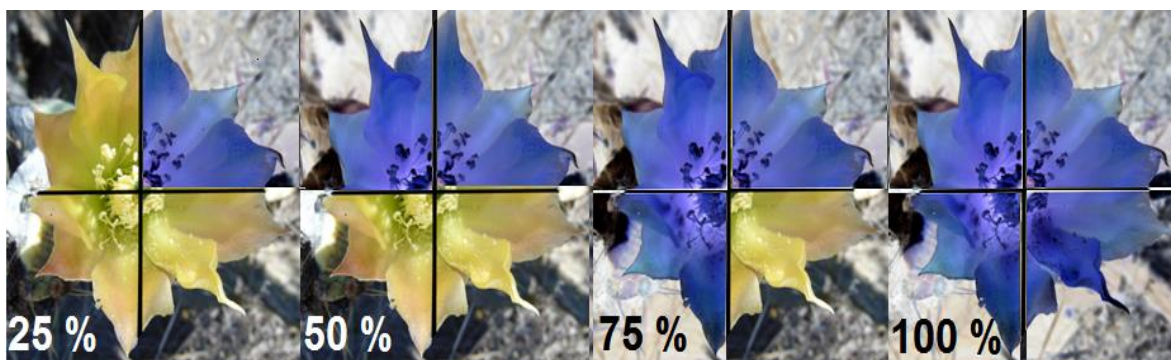


Figura 3. Intensidad de daño en estructuras florales de *Opuntia cantabrigiensis* en Cadereyta de Montes, Querétaro, México. En la imagen se observan las categorías estándar de daño consideradas para evaluar la florivoría (25, 50, 75 y 100%). El color azul simboliza el porcentaje de pérdida del perianto. Foto: D. Cárdenas- Ramos.

Fruit-set y seed-set de florivoría natural

A fin de establecer el efecto que tiene la florivoría de botones y de flores en la producción de frutos y de semillas, así como en la capacidad germinativa de las semillas, definida como el porcentaje máximo de semillas que germinan bajo condiciones óptimas. En 2017 y 2018 se embolsaron aleatoriamente 25 botones con florivoría natural en el gineceo (estigma, estilo, ovario y óvulos), perianto y estambres (denominado de aquí en adelante daño de gametos-perianto), 25 botones con daño en el perianto (en condiciones naturales) y 25 flores intactas (control) ($n = 75$ flores), es importante mencionar que las flores se cubrieron una vez que estuvieron expuestas a los polinizadores y que se encontraban cerradas.

En las visitas realizadas entre marzo y agosto de ambos años, se monitoreó cada estructura reproductiva y al finalizar el periodo de fructificación (cinco meses después de la floración), se cuantificó el total de frutos formados y se calculó el *fruit-set*, es decir, la proporción de frutos asentados o formados con respecto del número inicial de estructuras reproductivas embolsadas. La cantidad de frutos formados entre las dos condiciones de florivoría natural se analizó con un Modelo Lineal Generalizado con distribución binomial y comparaciones ortogonales posteriores (Crawley 1993; Anexo 1). El análisis se realizó con el paquete stats del programa R versión 3.4.1 (R Development Core Team, 2016).

El *seed-set* se estableció considerando la cantidad neta de semillas formadas por fruto y además, se estimó la proporción de semillas formadas a partir del número de óvulos disponibles que pueden ser polinizados. Debido a que en este trabajo no se estudió la relación polen/óvulo en las flores de *O. cantabrigiensis*, el *seed-set* se calculó considerando los datos publicados por Hernández-Peña (2016), que identificó en promedio 270 óvulos por flor. Los datos de la cantidad neta de semillas formadas por fruto, se analizaron con un Modelo Lineal Generalizado con distribución Poisson y comparaciones ortogonales posteriores (Crawley 1993; Anexo 1), para comparar la producción de semillas entre los frutos de los dos niveles de florivoría natural (perianto y gametos-perianto) y las flores sin daño. El análisis se realizó con el paquete stats del programa R versión 3.4.1 (R Development Core Team, 2016).

Peso de frutos y semillas

Se realizaron dos pruebas ANOVA de una vía, en el caso de haber diferencias significativas, pruebas de Tukey posteriores (Zar, 1984). En el primer análisis se comparó el peso de 15 frutos y en el segundo el peso de 50 semillas de cada condición de florivoría natural (perianto y gametos-perianto) y el grupo control.

Capacidad germinativa de las semillas

En el laboratorio del Instituto de Ecología de la UNAM se realizó un experimento para comparar la germinación de las semillas provenientes de estructuras con florivoría natural del perianto, gametos-perianto y flores sin daño. Las semillas de los frutos cosechados en 2017 se almacenaron durante siete meses; las semillas de los frutos colectados en 2018 se sembraron el mismo año de la cosecha, sin permitirles un periodo post-maduración. Las semillas se colocaron en un vaso de precipitados con una solución de cloro al 5% durante 15 minutos para limpiarlas y desinfectarlas. De cada condición de florivoría se sembraron 50 semillas en 5 cajas Petri (10 semillas por caja) en agar bacteriológico simple como sustrato. Las cajas se colocaron en una cámara de ambiente controlado (modelo Lab-line 844) con un fotoperiodo de 12 h luz/12 h oscuridad con una temperatura constante de 25 °C. Las semillas se revisaron durante 90 días o hasta que dejó de observarse germinación en por lo menos dos semanas; en cada visita se registró la emergencia de la radícula como evidencia de germinación. Con los datos se construyó una curva de germinación y se comparó la proporción de semillas germinadas con un Modelo Lineal Generalizado con distribución quasibinomial y comparaciones ortogonales posteriores (Crawley 1993; Anexo 2). El análisis se realizó con el paquete stats del programa R versión 3.4.1 (R Development Core Team, 2016).

3.7 Efecto indirecto

En *O. cantabrigiensis* la variación en la tasa de visita de los polinizadores, de acuerdo con la cantidad de tejido removido en una flor, se evaluó en 20 individuos en 2017 y 20 individuos en 2018 con un diseño experimental en bloques, donde se estratificó la asignación de todos los tratamientos a una planta. En 2017, cada individuo recibió simultáneamente tres tratamientos de florivoría experimental y se estableció un grupo

control, (a una flor se le asignó de manera aleatoria uno de los tratamientos, Fig. 4a-d). En el primer tratamiento se eliminó el 50% del perianto de la flor (Fig. 4b), en el segundo se removieron la mitad de los estambres de la flor (Fig. 4c), en el tercer experimento se emascularon las flores (Fig. 4d), y en el grupo control las flores permanecieron intactas (Fig. 4a). Debido a que en 2017 se observó que el patrón de florivoría más común en *O. cantabrigiensis* consistió en la remoción total del gineceo, el perianto y los estambres (denominado de aquí en adelante daño de estigma-perianto), en 2018 se incorporó este tratamiento y se sustituyó por el experimento de flores emasculadas (Fig. 4e).

Una vez que un individuo de *O. cantabrigiensis* presentaba cuatro flores abiertas, se aplicaba aleatoriamente un tratamiento a cada flor. La edad de las flores experimentales se controló y sólo se utilizaron flores que abrieron el mismo día, y cuyo tiempo de apertura entre una flor y otra no fuera mayor a una hora. Durante 30 minutos, en intervalos de 2 h, se registró la frecuencia, tiempo de permanencia, actividad y el grupo taxonómico al que pertenecían los visitantes observados en las flores del experimento. Para cada individuo de *O. cantabrigiensis* se realizaron de uno a tres periodos de observación a lo largo del día, debido a que el tiempo de apertura y cierre de las flores es muy variable y a que una vez que alguna de las flores se cerraba, se daba por terminado el experimento junto con ella. Con el paquete stats del programa R versión 3.4.1 (R Development Core Team, 2016) se realizó un Modelo Lineal Generalizado del tipo χ^2 , con distribución Poisson para comparar la frecuencia de visitas (Crawley, 1993). Se consideraron como factores fijos los tratamientos de florivoría aplicados y a la planta o individuo como factor aleatorio (Anexo 3). Debido a que el componente planta no fue significativo, se excluyó del modelo.

Se realizaron tres pruebas de bondad de ajuste con el estadístico χ^2 que compararon: 1) si la frecuencia de visitantes varió a lo largo del día, 2) entre especies visitantes y 3) de acuerdo con las actividades realizadas por los visitantes florales.

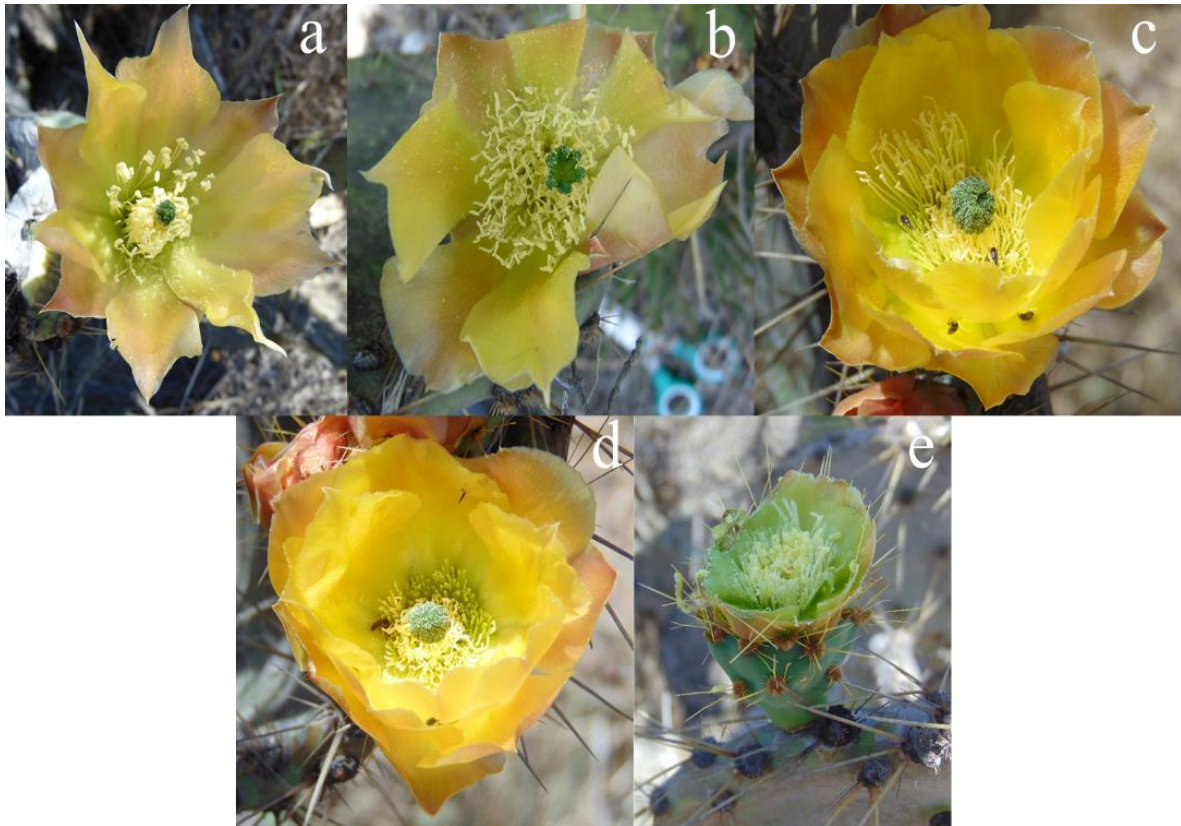


Figura 4. Tratamientos de florivoría experimental aplicados en las flores de *Opuntia cantabrigiensis* en Cadereyta de Montes, Querétaro, México. (a) Flor control sin daño, (b) remoción del 50% del perianto, (c) remoción parcial de estambres, (d) flor emasculada y (e) daño en el estigma-perianto. Fotos: D. Cárdenas-Ramos.

3.8 Efecto directo

Fruit-set y seed-set

Con el fin de determinar si la florivoría experimental influye en la producción de frutos y en la formación de semillas y germinación de las semillas, en ambos años se embolsaron con bolsas de tul 15 flores de cada tratamiento: 1) daño en el perianto, 2)

remoción parcial de estambres, 3) flores emasculadas, 4) florivoría estigma-perianto y 5) flores intactas (control).

El *fruit-set* se obtuvo considerando la cantidad de frutos formados a partir del número inicial de flores embolsadas. El *seed-set* se determinó como la cantidad neta de semillas formadas por fruto y además, se estimó la proporción de semillas formadas a partir del número de óvulos disponibles que pueden ser polinizados (ver Hernández-Peña). Los datos se analizaron con un Modelo Lineal Generalizado y comparaciones ortogonales posteriores (Crawley, 1993; Anexo 1). Se utilizó la distribución binomial para evaluar la producción de frutos entre los tratamientos experimentales de florivoría, y la distribución Poisson para comparar la cantidad neta de semillas entre los tratamientos experimentales de florivoría. El análisis se realizó con el paquete stats del programa R versión 3.4.1 (R Development Core Team, 2016).

Peso de frutos y semillas

Se realizaron dos pruebas ANOVA de una vía y las correspondientes pruebas Tukey posteriores (Zar, 1984). En el primer análisis se comparó el peso de 15 frutos, y en el segundo el peso de 50 semillas producidas bajo cada tratamiento de florivoría experimental que se aplicó a las flores de *O. cantabrigiensis*.

Capacidad germinativa de las semillas

Después de un periodo de almacenamiento seco de siete meses, en abril de 2018 se sembraron las semillas cosechadas en 2017 y se evaluó la germinación entre los tratamientos de florivoría experimental. Los frutos colectados en 2018 no tuvieron un periodo post-maduración y las semillas se sembraron el mismo año de la cosecha (agosto). Se colocaron aleatoriamente 50 semillas de cada tratamiento de florivoría experimental bajo las condiciones descritas en la sección anterior. Con el paquete stats del programa R

versión 3.4.1 (R Development Core Team, 2016) se realizó un Modelo Lineal Generalizado con distribución quasibinomial y contrastes ortogonales (post-hoc) que comparan la proporción de semillas que germinaron (Crawley, 1993; Anexo 2).

IV. Resultados

4.1 Fenología reproductiva y recompensas florales

Fenología

El periodo reproductivo de *O. cantabrigiensis* inició en febrero con la aparición de los primeros botones florales y culminó en octubre con la caída o remoción por frugívoros de los frutos maduros. En abril se registró el mayor número de botones florales y en junio ya no se observaron estas estructuras. La floración duró tres meses (abril-junio) y es unimodal, es decir, tiene un pico de floración en mayo. Se puede observar que la curva que representa a las flores se encuentra por debajo de la de los botones florales y de los frutos (Fig. 5), esto se debe a que en cada censo sólo se contabilizaron las flores abiertas, pero dado que las flores sólo permanecen en este estado un día, la antesis está necesariamente subestimada. La maduración de los frutos inició en abril y en junio hay un pico de fructificación (937 frutos en $n = 35$ plantas durante 2017 y 1,112 frutos en $n = 33$ plantas en 2018). Los ciclos fenológicos de floración y de fructificación de *O. cantabrigiensis* son muy marcados y no difirieron entre años. Sin embargo, en 2018 los primeros botones florales se presentaron 15 días antes que en 2017, además se incrementó 23.79% la producción de botones florales por individuo, ya que, en 2017, un individuo reproductivo de *O. cantabrigiensis* produjo en promedio 34.97 botones ($SE = 5.22$, $n = 35$ individuos reproductivos) y en 2018 43.29 botones en promedio ($SE = 6.78$, $n = 33$ individuos reproductivos) (Fig. 5).

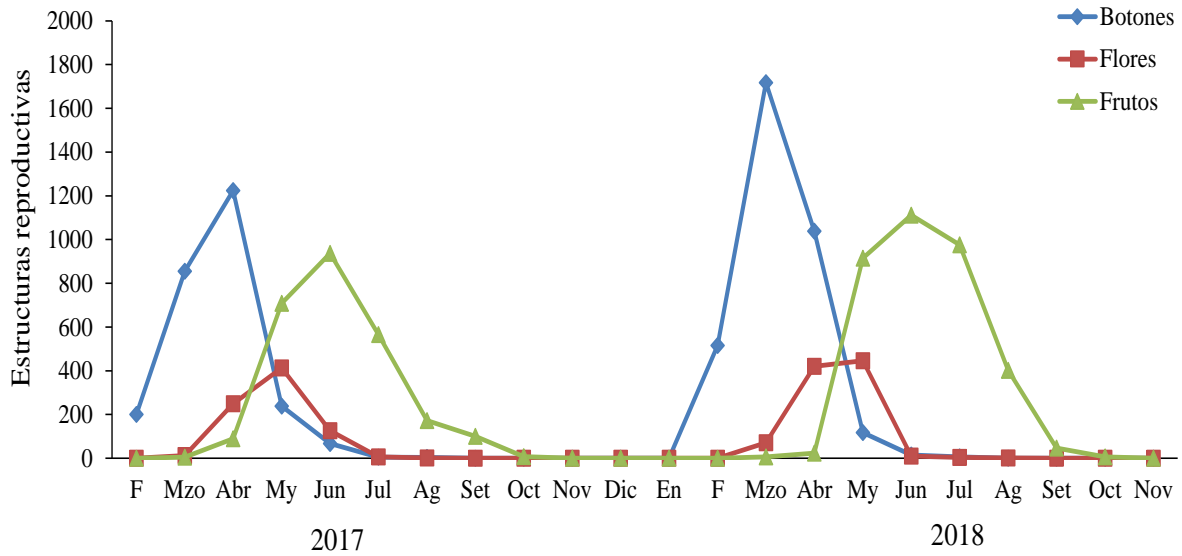


Figura 5. Fenología reproductiva de *Opuntia cantabrigiensis* en Cadereyta de Montes, Querétaro, México. Número de botones, flores abiertas y frutos contabilizados mensualmente. $n = 35$ individuos en 2017 y $n = 33$ individuos en 2018. Datos de febrero de 2017 a noviembre de 2018.

La incidencia de florivoría se correlacionó positivamente con el incremento gradual de los botones florales en un individuo ($r_s = 0.50$, $P < 0.0001$, $n = 190$ registros de fenología y florivoría realizados entre 2017 y 2018). Esto implica que en ambos años, los casos de florivoría son más recurrentes durante el pico, o mayor disponibilidad de botones que al inicio o final de esta etapa fenológica, cuando la abundancia de botones en la población es muy baja (Fig. 6).

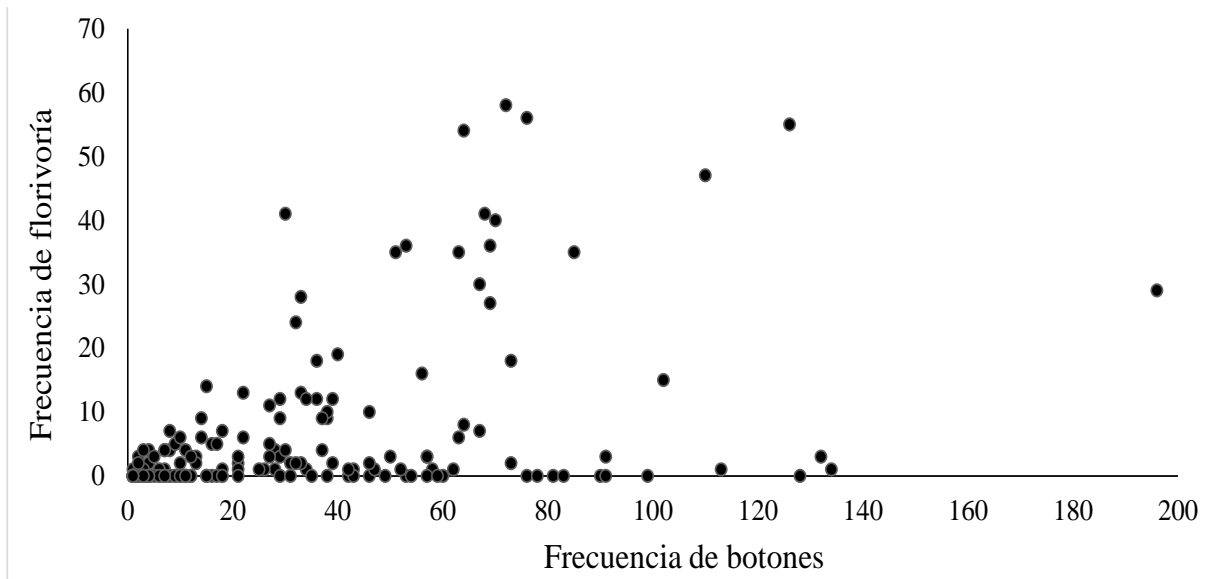


Figura 6. Correlación entre la cantidad de botones florales producidos y la frecuencia de florivoría observada en un individuo reproductivo de *Opuntia cantabrigiensis* en Cadereyta de Montes, Querétaro, México. $n = 190$ registros de fenología y florivoría realizados entre 2017 y 2018.

Fenología floral

La floración de *O. cantabrigiensis* es diurna. La antesis (i.e., momento de abrirse el botón floral) se presentó entre las 9:00 h y las 13:00 h y la mayor frecuencia de flores abiertas se registró a las 10:00 h (Fig. 7). Las flores observadas en 2017 alcanzaron la máxima apertura floral a las 12:00 h con un diámetro promedio de 3.96 cm ($SE = 0.17$, $n = 47$) (Fig. 8a), y permanecieron abiertas a los polinizadores en promedio 6.74 h ($SE = 0.20$ h, $n = 47$). En 2018 la apertura máxima del perianto se registró a las 14:00 h con un diámetro promedio de 4.08 cm ($SE = 0.18$, $n = 38$) (Fig. 8b), y se encontraron abiertas en promedio 7.37 h ($SE = 0.24$, $n = 38$). La longevidad floral fue de un día, sin embargo, la vida de la flor se prolongó hasta dos días en flores cuya antesis ocurrió alrededor de las 13:00 h. Durante el primer día, estas flores pueden encontrarse abiertas incluso hasta las

21:00 h, posteriormente se cierran y al día siguiente vuelven a abrir en las primeras horas de la mañana, para finalmente cerrarse entre las 13:00 y 18:00 h. En el primer día de antesis, las flores permanecieron abiertas en promedio 6.67 h ($SE = 0.73$ h, $n = 4$) y en el día dos, durante 8.5 h en promedio ($SE = 0.55$ h, $n = 4$). Este patrón floral sólo se registró en seis flores en 2017 y en tres flores en 2018.

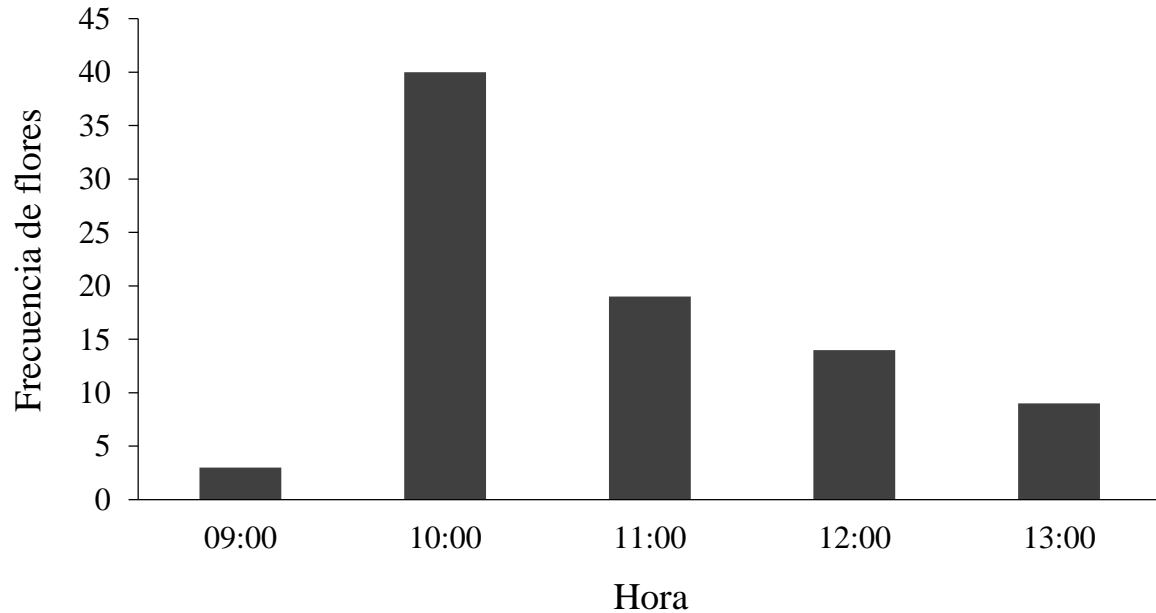


Figura 7. Frecuencia de la antesis floral de *Opuntia cantabrigiensis* a lo largo del día. Datos de marzo a abril de 2017 y 2018, $n = 85$ flores observadas, en Cadereyta de Montes, Querétaro, México.

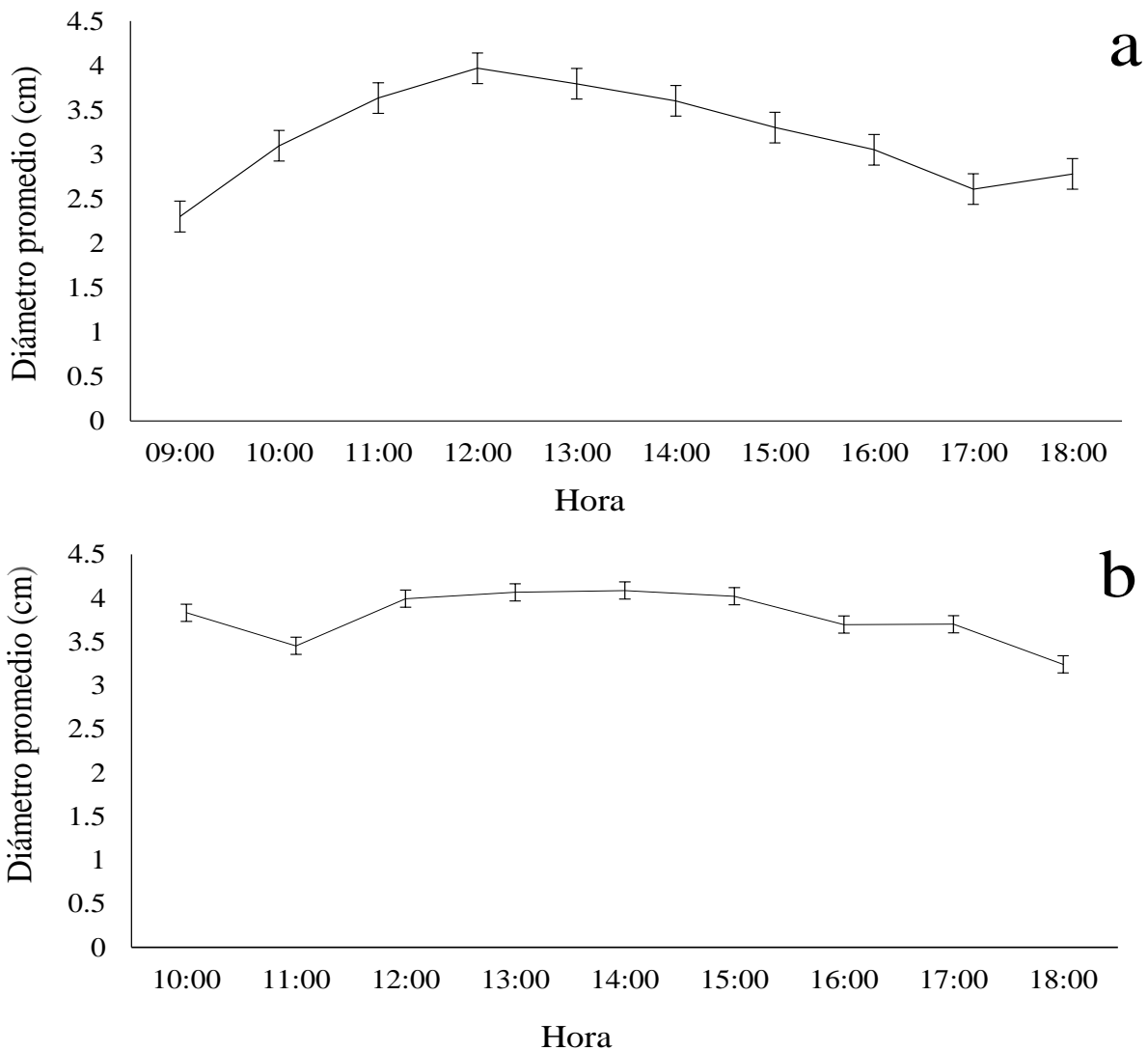


Figura 8. Variación diurna de la apertura floral de *Opuntia cantabrigiensis* observada en el periodo reproductivo del año (a) 2017 ($n = 47$ flores) y (b) 2018 ($n = 38$ flores) en Cadereyta de Montes, Querétaro, México. \bar{x} en $\text{cm} \pm SE$.

Recompensas florales

La producción promedio de granos de polen por antera fue de 319.67 ($SE = 38.37$, $n = 43$ anteras). En cada saco polínico se contabilizaron desde 9 y hasta 1005 granos de polen en anteras con liberación reciente de polen. Las anteras colectadas después de la visita de los polinizadores, cuando las flores estuvieron próximas a cerrar tuvieron en promedio 80.44 granos de polen ($SE = 15.74$, $n = 43$ anteras). Estas anteras registraron como máximo

501 gametos masculinos y en la mayoría de los casos se encontraron menos de 60 granos de polen por saco polínico (25 anteras). En 2018 se contabilizaron en promedio 305.21 granos de polen ($SE = 32.15$, $n = 57$ anteras). Se encontraron de 12 a 927 granos de polen por saco polínico. En las anteras expuestas a los polinizadores se cuantificó de 1 y hasta 620 granos de polen y en una antera se pueden encontrar 130.5 granos en promedio ($SE = 20.50$, $n = 57$ anteras).

En las muestras tomadas en 2017, el néctar total producido por una flor fue de 2.21 μl en promedio ($SE = 0.79$, $n = 47$ flores) y en 2018 de 2.23 μl ($SE = 0.81$, $n = 38$ flores) (Fig. 9a y b). La producción de néctar a lo largo del día fue muy variable, sin embargo, a las 12:00 h se colectó la mayor cantidad de esta recompensa con un promedio de 0.49 μl en 2017. En 2018 el volumen más alto de néctar se colectó en una muestra a las 10:00 h con un promedio de 0.28 μl y se presentaron dos picos de producción de néctar a lo largo del día, el primero a las 12:00 h (0.23 μl) y el segundo a las 15:00 h (0.14 μl). Cuando las flores estaban próximas a cerrar (18:00 h), se presentó la producción más baja de néctar con $\bar{x} = 0.034$ μl en 2017 (Fig. 9a) y $\bar{x} = 0.048$ μl en 2018 (Fig. 9b).

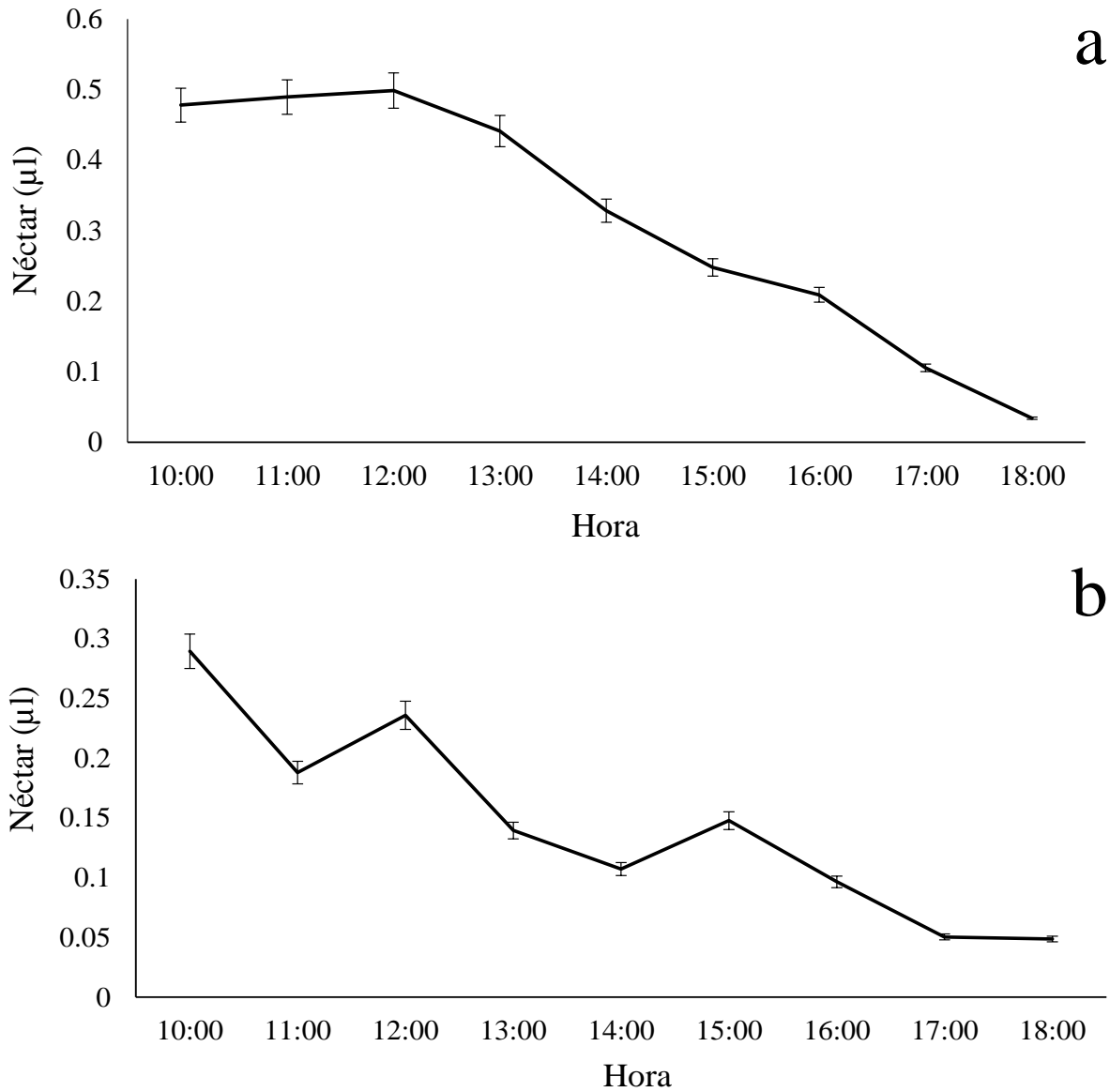


Figura 9. Néctar producido por las flores de *Opuntia cantabrigiensis* a lo largo del día. Datos de la temporada reproductiva de marzo a abril de (a) 2017 ($n = 47$ flores) y (b) 2018 ($n = 38$ flores), en Cadereyta de Montes, Querétaro, México. \bar{x} en $\mu\text{m} \pm SE$.

4.2 Sincronía floral

De acuerdo con el índice de Marquis (1988), en la población de *O. cantabrigiensis* la sincronía floral en el periodo de floración es intermedia ($S = 0.40$, $SE = 0.0040$) y no está correlacionada con la incidencia de florivoría ($r_s = 0.25$, $P = 0.24$).

4.3 Visitantes florales

Los visitantes de las flores de *O. cantabrigiensis* son herbívoros, polinizadores, nectarívoros, polinívoros y florívoros. En este estudio se identificaron los siguientes visitantes:

Cactophagus spinolae (Coleoptera: Curculionidae) e individuos de la familia Cerambycidae (Coleoptera) se alimentaron de los cladodios jóvenes de *O. cantabrigiensis* (Fig. 10a).

Dentro del grupo de los polinizadores se identificaron 5 especies (Hymenoptera): *Macrotera sinaloana* (Andrenidae), *Ashmeadiella opuntiae* (Andrenidae), *Apis mellifera* (Apidae), *Bombus pensylvanicus* (Apidae) y *Lithurgus apicalis* (Megachilidae). Además, se observaron individuos pertenecientes a cuatro géneros (Hymenoptera): *Ceratina* (Apidae), *Diadasia* (Apidae), *Melissodes* (Apidae) y *Augochlora* (Halictidae) (Fig. 10b). Estos insectos tocaron directamente los órganos reproductivos de las flores de *O. cantabrigiensis* cuando colectaban néctar y/o polen.

Se registró sólo un individuo de *Polistes canadensis* (Hymenoptera: Vespidae) que consumió exclusivamente néctar sin tocar el estigma y los estambres de las flores abiertas, por lo que fue considerado como nectarívoro (Fig. 10c). Las hormigas *Pseudomyrmex gracilis* (Hymenoptera: Formicidae) removieron el polen y consumieron el néctar de flores dañadas (Fig. 10d). En este estudio no se observó que los nectarívoros antes mencionados, atacaran o cazaran a otros visitantes florales de *O. cantabrigiensis*.

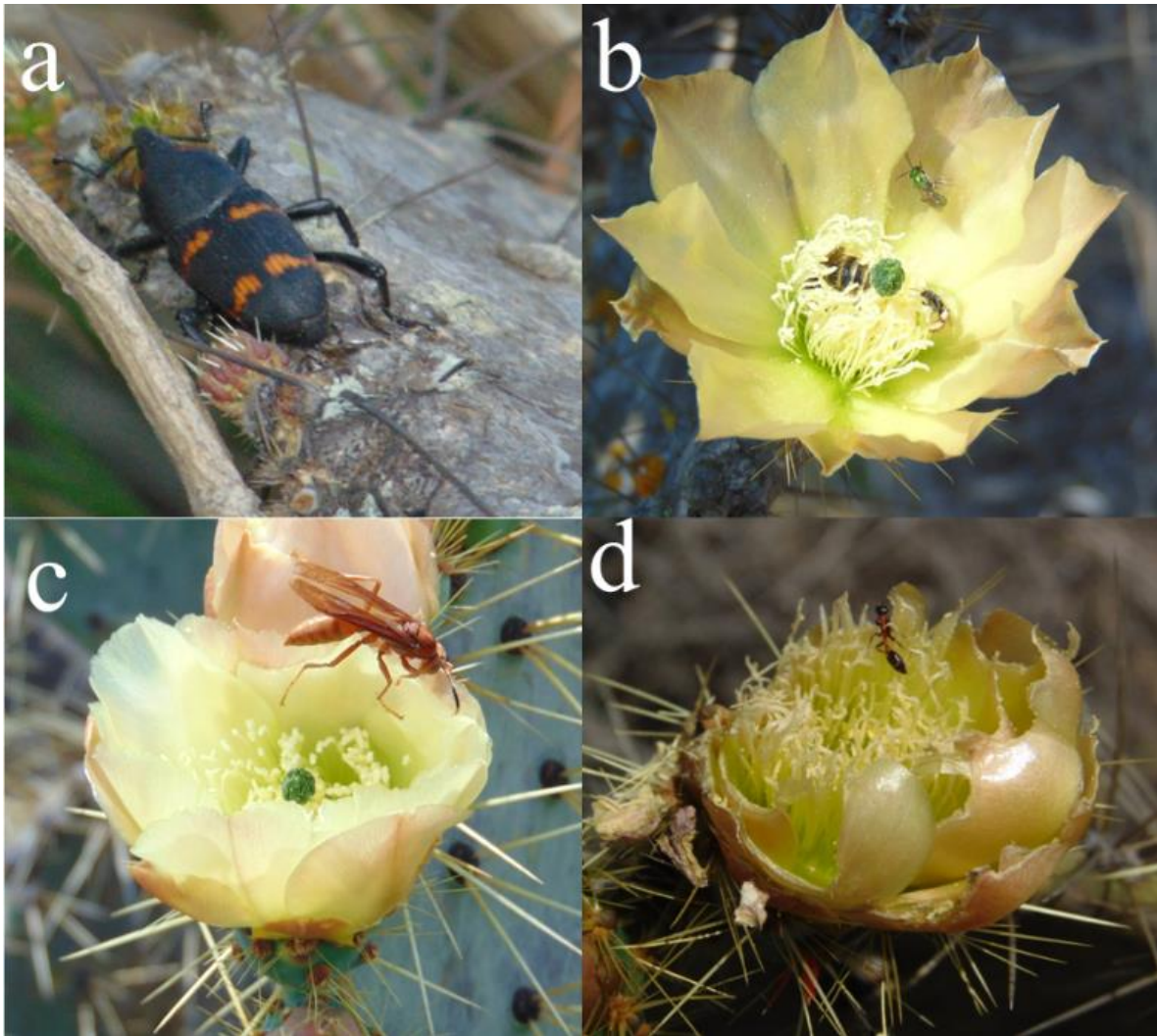


Figura 10. Visitantes florales observados en *Opuntia cantabrigiensis* en Cadereyta de Montes, Querétaro, México (a) *Cactophagus spinolae* alimentándose de un botón floral. (b) Polinizadores que colectan polen y néctar: *Macrotera sinaloana* (abeja roja), *Augochlora* sp. (abeja verde brillante posada en el perianto) y *Melissodes* sp. (abeja con rayas entre los estambres). (c) Véspido alejándose de una flor después de alimentarse del néctar y (d) visitante nectarívoro *Pseudomyrmex gracilis*. Fotos: D. Cárdenas-Ramos.

Los polinívoros de *O. cantabrigiensis* son (Fig. 11a-d): escarabajos de la subfamilia Dasytinae (Coleoptera: Melyridae) y de la tribu Acmaeoderini (Coleoptera: Buprestidae), un saltamontes (Orthoptera) y la cucaracha *Latiblattella tarasca* (Saussure, 1862)

(Blattodea: Blattellidae). Desde la apertura de las flores, e incluso después que cierran, se observó que los individuos de la subfamilia Dasytinae realizan recorridos en la base de los nectarios, en el perianto, los estambres y en algunas ocasiones en el estigma (Fig. 11a). Los escarabajos de la tribu Acmaeoderini colectaron únicamente polen de flores en antesis, sin hacer alguna otra actividad (Fig. 11b). El morfotipo 1 de ortóptero se alimentó del polen de las flores abiertas (Fig. 11d), mientras que las ninfas y adultos de la cucaracha *L. tarasca* visitaron las flores cerradas e iniciaron su actividad de forrajeo después de las 21:00 h (Fig. 11c).



Figura 11. Polinívoros de *Opuntia cantabrigiensis* en Cadereyta de Montes, Querétaro, México. (a) Individuos de la subfamilia Dasytinae que recorren el perianto, los estambres y la base de los nectarios, (b) coleóptero polinívoro, (c) ninfa de *Latiblattella tarasca* (Blattodea) que colecta polen de flores cerradas y (d) ortóptero que se alimenta del polen de flores abiertas. Fotos: D. Cárdenas-Ramos.

Se observaron ocho especies de florívoros (Fig. 12a-i): morfotipo 1 no identificado de escarabajo (Coleoptera), *Cactophagus spinolae* (Coleoptera: Curculionidae), chinches de la subfamilia Lygaeinae (Hemiptera: Lygaeidae), saltamontes (Orthoptera), las cucarachas *Latiblattella tarasca* (Blattodea: Blattellidae), hormigas del género *Liometopum*

(Hymenoptera: Formicidae), el roedor *Peromyscus maniculatus* (Cricetidae) y el ratón doméstico *Mus musculus* (Muridae). El morfotipo 1 no identificado de coleóptero se alimentó del perianto y el pericarpelo de los botones florales de *O. cantabrigiensis*. Las ninfas y los adultos de la subfamilia Lygaeinae (Hemiptera: Lygaeidae) colectaron estambres y segmentos del perianto de botones que ya han sido consumidos por florívoros de gran tamaño (roedores) (Fig. 12a y b). Las hormigas del género *Liometopum* consumieron el perianto de las flores abiertas (Fig. 12c). Las cucarachas *L. tarasca* tienen hábitos nocturnos y forrajearon el perianto de las flores seniles (Fig. 12d). El morfotipo 1 de ortóptero (también polinívoro) masticó los tejidos del perianto y dejó marcas de mordidas en la zona apical de las flores abiertas de *O. cantabrigiensis* (Fig. 12e). *Cactophagus spinolae* además de alimentarse de los cladodios jóvenes de *O. cantabrigiensis*, consumió areolas, primordios florales y la pulpa de los frutos maduros. En los botones florales inmaduros y maduros fue posible observar surcos que ocasiona al barrenar segmentos del perianto, el pericarpelo y al alimentarse por completo del estigma (Fig. 12f); este florívoro comienza su actividad de forrajeo después del atardecer (18:00 h). *Opuntia cantabrigiensis* es atacada por mamíferos pequeños que se desempeñan como florívoros de gran impacto. La evidencia indirecta sugiere que se trata de roedores (Rodentia) debido a que la florivoría de las estructuras reproductivas es nocturna, y en la zona apical de los botones florales maduros e inmaduros, son visibles las marcas que dejaron los incisivos cuando mastican y arrancan el estigma, el perianto y los estambres (Fig. 12g). Este tipo de daño pudo haberlo realizado el roedor *P. maniculatus* y el ratón casero *M. musculus* (Fig. 12i) que cayeron en las trampas Sherman. Específicamente cuando fue liberado *P. maniculatus*, se le observó desplazarse por encima de cactus y magueyes con abundantes espinas (Fig. 12h). En las trampas Sherman se capturaron dos

crías de *M. musculus* que pesaron en promedio 10.55 gr ($SE = 0.15$, $n = 2$ individuos), el tamaño del cuerpo fue de 2.37 cm en promedio ($SE = 1.34$, $n = 2$ individuos) y la longitud de la cola de 2.46 cm en promedio ($SE = 0.91$, $n = 2$ individuos). Los individuos adultos de *M. musculus* pesaron en promedio 101 gr ($SE = 4$, $n = 2$ individuos), el tamaño del cuerpo midió 8.54 cm en promedio ($SE = 0.44$, $n = 2$ individuos) y el largo de la cola fue de 3.76 cm en promedio ($SE = 2.13$, $n = 2$ individuos). Sólo fue posible tomar las medidas correspondientes de un individuo de *P. maniculatus* que peso 38.7 gr, el tamaño del cuerpo midió 9.12 cm y el largo de la cola 5.85 cm. *Cactophagus spinolae* en conjunto con los roedores, generan el aborto de la mayoría de las estructuras atacadas. En las flores de *O. cantabrigiensis* no se observó que los florívoros atacaran a otros visitantes florales.



Figura 12. Florívoros de *Opuntia cantabrigiensis* en Cadereyta de Montes, Querétaro, México. (a) Ninfa y (b) adulto de la subfamilia Lygaeinae que se alimentan de los botones con daño previo por roedores. (c) *Liometopum* consumió el perianto de una flor en antesis. (d) Cucaracha adulta *Latiblattella tarasca* y (e) ortóptero que se alimentan del perianto de flores seniles y abiertas, respectivamente. (f) *Cactophagus spinolae*, barrenador del pericarpelo y el estigma de un botón inmaduro. (g) Restos florales que dejan los roedores al masticar los botones florales, (h) *Peromyscus maniculatus* que se desplaza sobre los magueyes y (i) *Mus musculus* capturado en el sitio de estudio. Fotos: D. Cárdenas-Ramos, J. M. Casanova Celis y E. O. Munguía-Soto.

Finalmente se observaron chinches del género *Chelinidea* (Fig. 13a) y *Narnia* (Hemiptera: Coreidae) en todos los individuos de *O. cantabrigiensis* (Fig. 13b). Durante el día, los hemípteros recorrieron el perianto y el pericarpelo de las estructuras florales sin generar daño aparente, además utilizaron a las flores y los botones florales como sitio para la copulación. La familia Reduviidae (Hemiptera: Heteroptera) utilizó las flores abiertas con el fin de cazar a las abejas o coleópteros que visitaban las flores de *O. cantabrigiensis* (Fig. 13c) y las avispas del género *Ancistrocerus* sp. se posaron sobre el perianto y las anteras de las flores sin colectar polen o néctar.

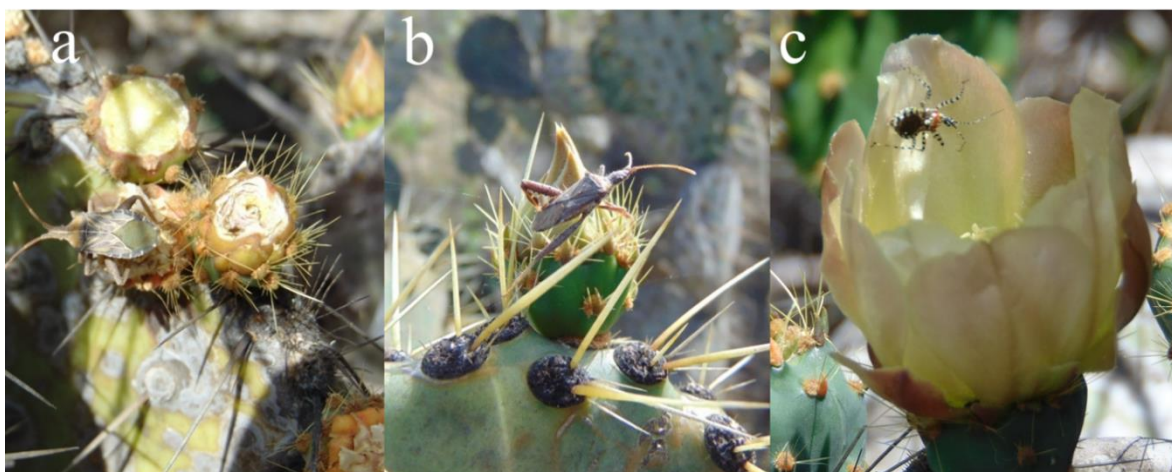


Figura 13. Hemípteros posados sobre las flores seniles (a) y los botones florales (b) de *Opuntia cantabrigiensis* en Cadereyta de Montes, Querétaro, México. (c) Individuo de la familia Reduviidae preparándose para cazar desde una flor. Fotos: D. Cárdenas-Ramos.

4.4 Frecuencia e intensidad de la florivoría

Al inicio del periodo reproductivo de *O. cantabrigiensis* en 2017 se cuantificaron 1,224 botones florales sin daño, viables, y con el potencial de desarrollar una flor y posteriormente formar un fruto ($n = 35$ plantas). Sin embargo, a medida que avanzó la temporada reproductiva, se observaron 500 estructuras reproductivas atacadas por florívoros (41% de daño anual), que corresponden a 361 botones florales dañados un día

antes de la antesis, 13 flores en antesis y 126 frutos inmaduros, no se observó daño en las flores en post antesis. La florivoría de los botones y de las flores abiertas se registró de marzo a mayo y el daño en los frutos inmaduros se observó entre abril y agosto. Al inicio de 2018 se cuantificaron 2,863 botones florales sanos en 40 individuos reproductivos de *O. cantabrigiensis*. De estas estructuras, los florívoros atacaron 860 a lo largo del periodo reproductivo, lo que constituyó el 28% del total de la población. Las estructuras dañadas corresponden a 798 botones florales inmaduros, 52 frutos inmaduros y 10 flores en antesis, no se observó florivoría en las flores en post antesis. La florivoría de los botones comenzó en febrero y finalizó en abril, el daño en las flores abiertas sólo se registró en abril, el daño de los frutos inmaduros ocurrió de abril a septiembre.

Durante los dos años de investigación se detectaron siete patrones distintos de florivoría en la población, que difieren significativamente entre sí (Fig. 14a-g; $\chi^2 = 3105.28$, *g.l.* = 6, $P < 0.0001$). La eliminación total del perianto, los estambres y el gineceo (daño gametos-perianto), de botones florales maduros e inmaduros, causado por consumidores del orden Rodentia, es el patrón de florivoría más frecuente en *O. cantabrigiensis* y difiere del resto de los patrones de florivoría ($P = 0.001$). Esto sugiere que la intensidad de la florivoría en *O. cantabrigiensis* es constante y frecuente (Fig. 14g). Este tipo de daño favorece a las hormigas, chinches y cucarachas (Fig. 14, a, b y e) que aprovechan esta fuente de alimento para coleccionar el perianto y los estambres de los restos florales de los botones.

El segundo patrón de florivoría se presentó en el 11% de los casos (148 estructuras) e implica la eliminación total del gineceo y la degradación del 75% del perianto de los botones florales. El ataque proviene mayoritariamente de roedores y en pocas ocasiones del coleóptero *Cactophagus spinolae*. El tercer patrón de florivoría afectó al 5% de las

estructuras reproductivas (68 casos). En este caso, *C. spinolae* eliminó el 25% de los tejidos del pericarpelo (Fig. 14f). En el 5% de los botones florales (63 casos) se registró el consumo del 25% del perianto por roedores (Fig. 14g). Sólo fue posible observar el daño de 23 flores en anthesis, a las cuales las hormigas y los ortópteros removieron segmentos pequeños del perianto (Fig. 14a y c). Se cuantificaron 126 (2017) y 52 frutos inmaduros (2018) con daño en el 25% del pericarpelo a causa de los escarabajos (morfotipo 1) (Fig. 14d). Entre los frugívoros se observaron aves y el coleóptero *C. spinolae* (Fig. 14f) que consumen el mesocarpo o pulpa, el pericarpelo y las semillas de los frutos maduros. En 2017 y 2018 se registraron 97 y 126 casos de frugivoría, respectivamente.

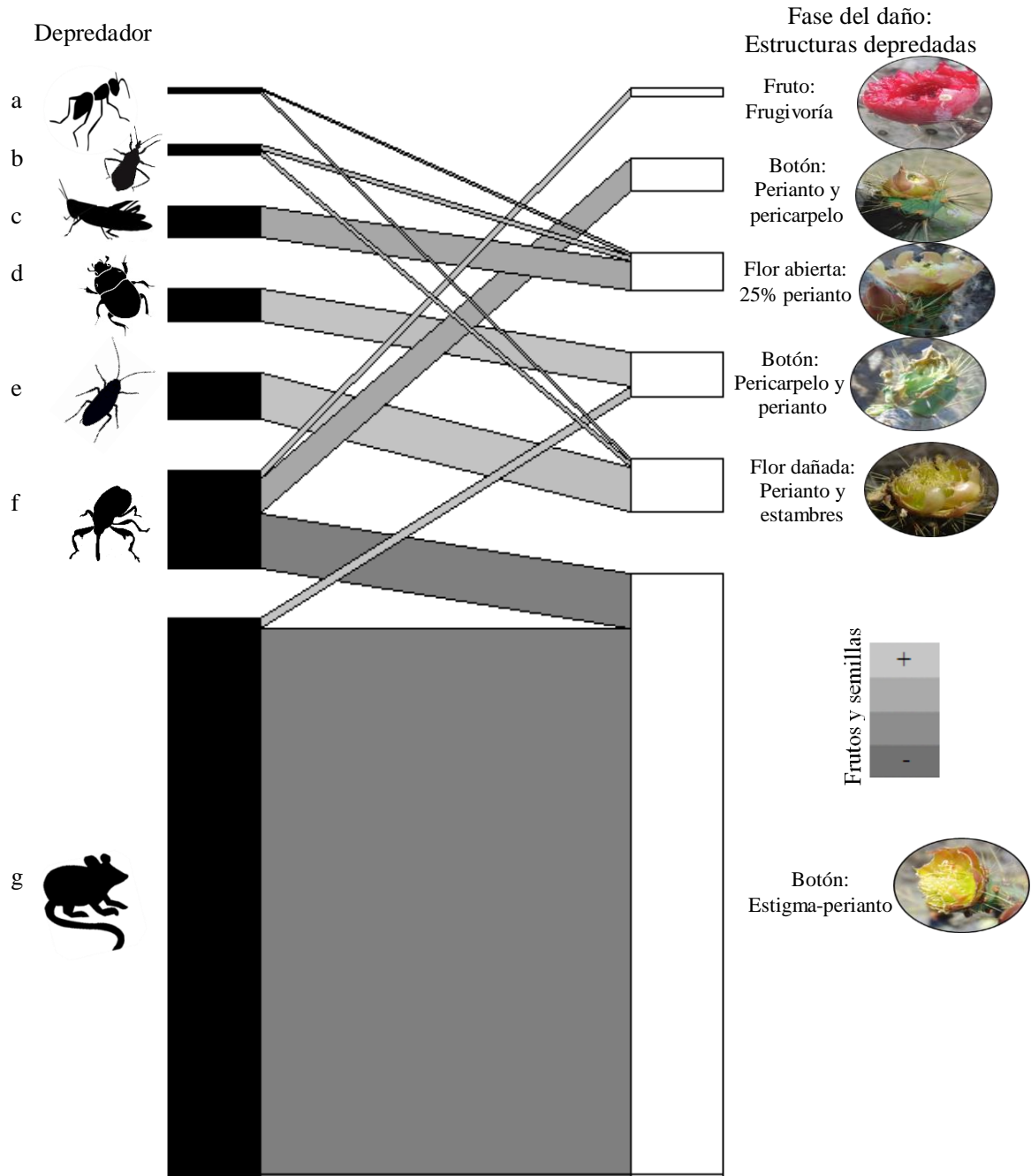


Figura 14. Red de interacción de florivoría de *Opuntia cantabrigiensis* en Cadereyta de Montes, Querétaro, México. Se muestra la frecuencia e intensidad de florivoría, así como los efectos negativos en el *fruit-set* y *seed-set* que ocasionan los florívoros: (a) hormigas (género *Liometopum*), (b) chinches (subfamilia Lygaeinae), (c) ortópteros, (d) escarabajos (morfotipo 1 no identificado), (e) cucarachas (*Latiblattella tarasca*), (f) *Cactophagus spinolae* (coleóptero) también de hábitos frugívoros, y (g) roedores (Rodentia).

Florivoría natural: Fruit-set y seed-set

Con el fin de evaluar si el daño que causan los florívoros influye en la formación de los frutos y de las semillas de *O. cantabrigiensis*, en 2017 se embolsaron 25 estructuras reproductivas con florivoría en el perianto, 25 con florivoría en los gametos-perianto y 25 sin daño por florívoros. Las estructuras embolsadas se monitorearon y en el periodo de fructificación, se cosecharon y contabilizaron los frutos maduros que lograron formarse y en el laboratorio, se contabilizó el número de semillas por fruto. El análisis estadístico de 2017 mostró que el ataque de los florívoros tuvo efectos significativos en la formación de frutos ($\chi^2 = 11.06$, *g.l.* = 2, $P = 0.003$), es decir, las flores o botones en los que los florívoros dañaron los gametos-perianto y el perianto, la formación de frutos se reduce hasta un 55% con respecto de las flores sin daño ($P = 0.016$) (Tabla 1). Este patrón se repitió en 2018, ya que el análisis estadístico indicó que la florivoría de las estructuras reproductivas y accesorias de una flor, reducen significativamente la producción de frutos en un individuo ($\chi^2 = 23.97$, *g.l.* = 2, $P < 0.0001$). Los contrastes ortogonales indicaron que la florivoría del perianto ($P = 0.0013$) y de gametos-perianto ($P = 0.0008$) limitan la formación de frutos maduros en un 80% y 87% respectivamente, en comparación con las flores intactas sin daño por florívoros.

En 2017, las flores sin daño produjeron en promedio 117.95 semillas ($SE = 11.72$, $n = 20$ frutos formados), y la proporción de semillas formadas corresponde a 0.43, resultado obtenido de dividir el promedio de semillas formadas (117.95 semillas), entre el promedio de óvulos disponibles para ser fecundados en una flor (270 óvulos) (Tabla 1). Las flores a las que los florívoros dañan el perianto producen en promedio 94.88 semillas por fruto ($SE = 15.05$, $n = 9$ frutos formados), y la proporción de semillas formadas es 0.35 (Tabla 1). La florivoría de gametos-perianto permite la formación exitosa de 65.11 semillas en promedio

($SE = 12.76$, $n = 9$ frutos formados), y la proporción de semillas formadas es de 0.24 (Tabla 1). El *seed-set* de 2017 mostró que existen diferencias significativas entre la cantidad neta de semillas formadas en flores con florivoría (perianto y gametos-perianto) y flores intactas ($\chi^2 = 50.19$, $g.l. = 2$, $P < 0.0001$). La eliminación de gametos-perianto produjo 44% semillas menos que las flores sin daño ($P = 0.001$) y un 31% menos semillas con respecto a las flores con perianto dañado ($P = 0.001$) (Tabla 1).

En 2018, las flores sin daño produjeron en promedio 140.72 semillas por fruto ($SE = 13.35$, $n = 15$ frutos formados) y la proporción de semillas formadas es 0.52 (Tabla 1). Las flores con daño en el perianto producen en promedio 125 semillas por fruto ($SE = 2.33$, $n = 3$ frutos formados) y la proporción de semillas formadas es 0.46. Las flores en las que los florívoros eliminan los gametos-perianto no produjeron semillas. En 2018, únicamente se comparó la producción de semillas de flores sanas y flores con daño en el perianto, debido a que la florivoría de gametos-perianto impidió completamente la formación de semillas. Las flores intactas produjeron frutos con más semillas que aquellos con florivoría del perianto ($\chi^2 = 4.56$, $g.l. = 1$, $P = 0.03$) (Tabla 1).

Tabla 1. Efecto de la florivoría natural en la producción de frutos y semillas de *Opuntia cantabrigiensis*. Datos de la temporada reproductiva de 2017 ($n = 25$ flores embolsadas) y 2018 ($n = 20$ flores embolsadas) en Cadereyta de Montes, Querétaro, México.

| Tratamiento | Frutos formados | <i>Fruit-set</i> | Promedio de semillas formadas | <i>Seed-set</i> |
|-----------------------------|-----------------|------------------|-------------------------------|-----------------|
| 2017 | | | | |
| Control | 20 | 0.80 | 117.95 | 0.43 |
| Florivoría perianto | 9 | 0.36 | 94.88 | 0.35 |
| Florivoría gametos-perianto | 9 | 0.36 | 65.11 | 0.24 |
| 2018 | | | | |
| Control | 15 | 0.75 | 140.72 | 0.52 |
| Florivoría perianto | 3 | 0.15 | 125 | 0.46 |
| Florivoría gametos-perianto | 2 | 0.10 | 0 | 0 |

Peso de frutos y de semillas

En 2017, las flores con florivoría de gametos-perianto y del perianto, produjeron frutos de igual peso que aquellas sin daño ($F = 0.17$, $g.l. = 2$, $P = 0.83$). En 2018, se observó que, por el contrario, el peso de los frutos de *O. cantabrigiensis* varió en función del tejido floral removido ($F = 5.09$, $g.l. = 2$, $P = 0.01$). Específicamente cuando se eliminan los gametos-perianto, se formaron frutos de menor peso que los formados de la florivoría del perianto ($P = 0.03$) y con aquéllos provenientes de flores sanas ($P = 0.01$) (Tabla 2). La florivoría del tipo gametos-perianto tiene efectos significativos en el peso de las semillas ($F = 4.24$, $g.l. = 2$, $P = 0.016$), ya que forman semillas de mayor peso que las flores sin perianto y las flores sanas ($P = 0.01$). En 2018 no hubo diferencias significativas entre el peso de las semillas de flores intactas y con daño en el perianto ($F = 0.12$, $g.l. = 1$, $P = 0.9$) (Tabla 2).

Tabla 2. Peso promedio de frutos y semillas de *Opuntia cantabrigiensis* que se desarrollaron a partir de flores con y sin daño por florívoros. Datos de 2017 ($n = 27$ frutos) y 2018 ($n = 20$ frutos). Unidades (gr).

| Temporada reproductiva | 2017 | 2018 |
|-------------------------------|-------------------------|-------------------------|
| Nivel de florivoría | Peso de frutos | Peso de frutos |
| | $\bar{x} \pm SE$ | $\bar{x} \pm SE$ |
| Control | 11.17 ± 2.60 | 13.78 ± 1.14 |
| Florivoría perianto | 3.76 ± 0.96 | 14.56 ± 3.72 |
| Florivoría gametos-perianto | 9.55 ± 2.56 | 3.05 ± 0.25 |
| Nivel de florivoría | Peso de semillas | Peso de semillas |
| | $\bar{x} \pm SE$ | $\bar{x} \pm SE$ |
| Control | 0.0077 ± 0.0002 | 0.0076 ± 0.0002 |
| Florivoría perianto | 0.0071 ± 0.0003 | 0.0076 ± 0.0002 |
| Florivoría gametos-perianto | 0.0084 ± 0.0002 | - |

Capacidad germinativa de las semillas

Las semillas colectadas en 2017 de flores sin daño germinaron 11 días después de haber iniciado el experimento y el porcentaje máximo de germinación después de 55 días fue de 46% (23 semillas). Las semillas provenientes de flores con florivoría del perianto y gametos-perianto alcanzaron 48% y 20% de germinación total (24 y 10 semillas respectivamente), ocho y 13 días después de la siembra. De acuerdo con lo anterior, la florivoría natural de *O. cantabrigiensis* redujo la capacidad germinativa de las semillas ($\chi^2 = 1.09$, $g.l. = 2$, $P = 0.006$). La prueba post-hoc sugiere que la florivoría de gametos-perianto reduce la emergencia de la radícula con respecto a las semillas de flores intactas ($P = 0.025$) y con daño en el perianto ($P = 0.015$) (Fig. 15).

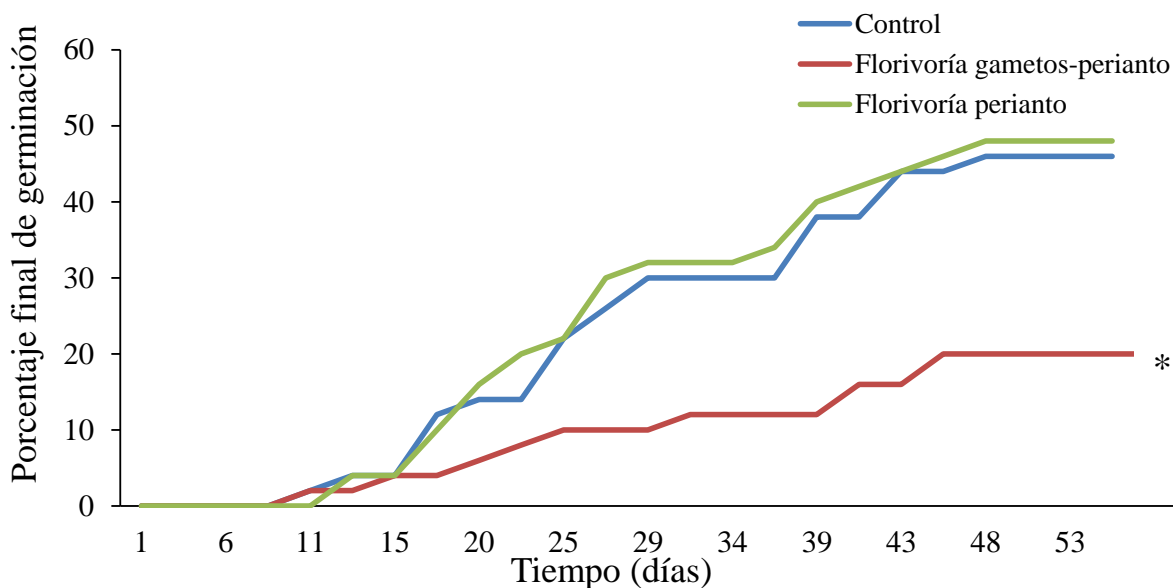


Figura 15. Porcentaje máximo de germinación que alcanzaron las semillas cosechadas en 2017 de *Opuntia cantabrigiensis* cuando provienen de flores sin y con florivoría natural del perianto y gametos-perianto. $n = 5$ cajas Petri (10 semillas en cada caja por tratamiento). * Grupo que difiere significativamente del resto.

En 2018 no se encontraron diferencias significativas en la capacidad germinativa entre las semillas de flores sanas y con florivoría del perianto ($\chi^2 = 0.67$, $g.l. = 1$, $P = 0.10$). La ausencia de florivoría permitió la germinación máxima del 24% de las semillas (12 semillas) después de 93 días, y la emergencia de la radícula se registró a los 17 días de haber iniciado el experimento. La florivoría del perianto permitió la germinación máxima del 6% de las semillas (3 semillas) después de 93 días, y la emergencia de la radícula se presentó a los 24 días de siembra.

4.5 Efecto indirecto

En los tratamientos de florivoría experimental, aplicados en 2017, se contabilizaron 960 visitantes florales en total. El grupo control recibió 215 visitas que en promedio permanecieron en las flores 14.86 s ($SE = 2.06$, $n = 20$ flores). Las flores con daño en el

perianto registraron 273 visitas que permanecieron en las flores en promedio 12.15 s ($SE = 0.93$, $n = 20$ flores). Las flores con eliminación parcial y total de estambres recibieron 254 y 218 visitantes, respectivamente y el tiempo de la visita promedio fue de 19.40 s ($SE = 4.17$, $n = 20$ flores) y 11.63 s ($SE = 1.29$, $n = 20$ flores). De acuerdo con el modelo (GLM), no existen diferencias significativas en la frecuencia de visita entre los tratamientos ($\chi^2 = 6.72$, $g.l. = 3$, $P = 0.081$) (Fig. 16a). Los polinizadores mantuvieron una tasa de visita equiparable entre las flores sin daño y las flores que corresponden a los tres niveles de florivoría experimental: eliminación parcial del perianto, remoción parcial de estambres y flores emasculadas.

En el año 2018 se registraron 821 individuos en las flores del experimento. El grupo control recibió 300 insectos y el tiempo de visita en las flores fue de $\bar{x} = 16.77$ s ($SE = 1.75$, $n = 20$ flores). Se observaron 257 individuos en las flores con daño parcial del perianto y las actividades se realizaron en $\bar{x} = 16.80$ s ($SE = 2.18$, $n = 20$ flores). Se registraron 178 individuos en las flores con remoción parcial de estambres y los visitantes permanecieron $\bar{x} = 12.82$ s ($SE = 1.58$, $n = 20$ flores), finalmente las flores sin estigma-perianto recibieron 86 visitantes con un promedio de visita de 14.82 s ($SE = 3.70$, $n = 20$ flores).

El análisis estadístico indica que existen diferencias significativas en la frecuencia de visitantes florales entre los tratamientos de florivoría experimental aplicados en 2018 ($\chi^2 = 136.13$, $g.l. = 3$, $P < 0.0001$). El contraste ortogonal entre tratamientos mostró que el daño en la función masculina reduce la visita de los polinizadores si se compara contra flores intactas ($P = 0.001$). La eliminación total del estigma-perianto difiere significativamente del resto de las flores del experimento ($P = 0.001$), ambos casos sugieren que la frecuencia de visita de los polinizadores se reduce cuando la florivoría es intensa y específica de las estructuras reproductivas (estambres y estigma) (Fig. 16b).

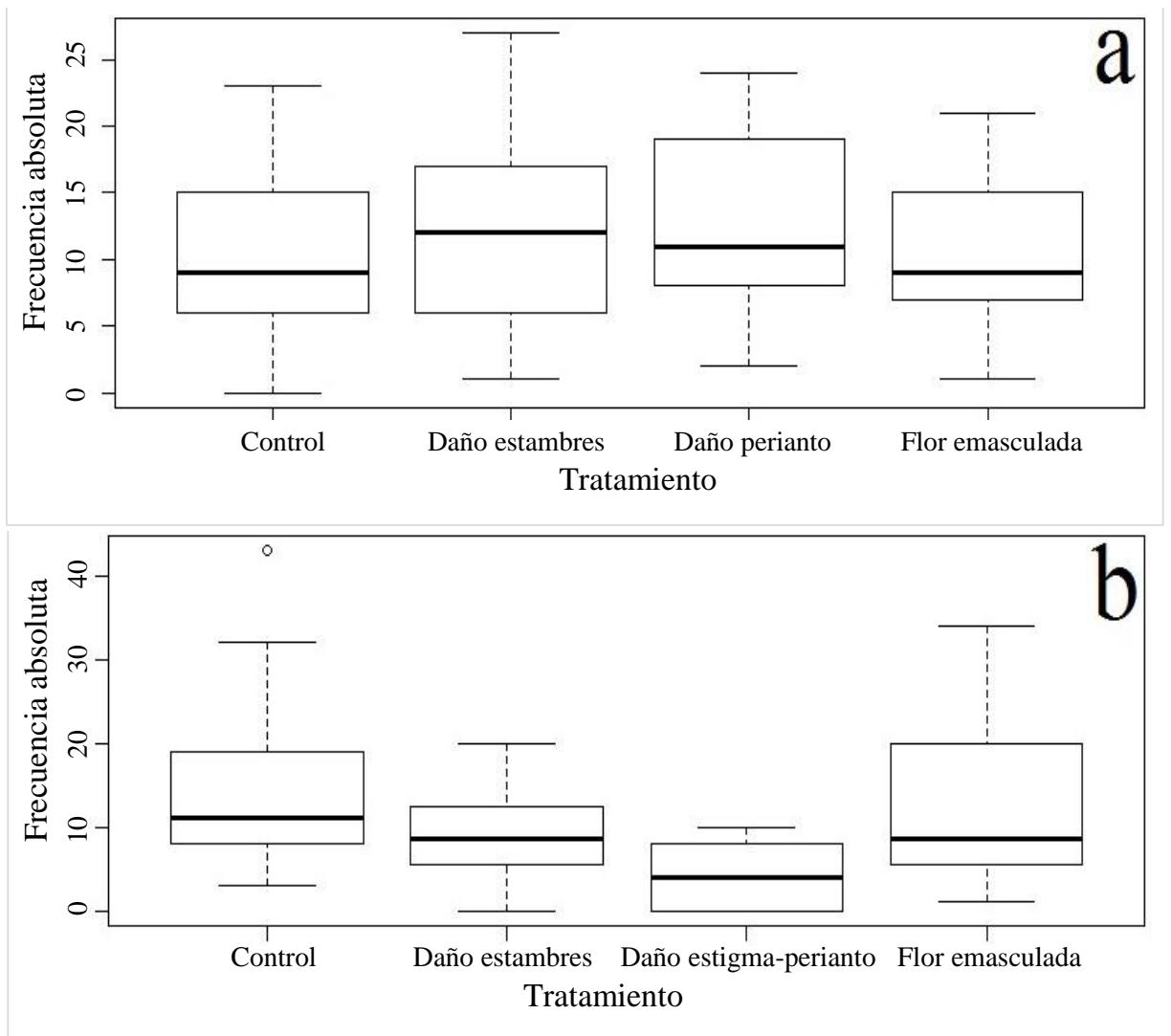


Figura 16. Frecuencia de visitantes florales de *Opuntia cantabrigiensis* observados en 2017 (a) y 2018 (b) en flores con tratamientos de florivoría experimental en Cadereyta de Montes, Querétaro, México. $n = 20$ individuos por año.

La variación diurna en la frecuencia de visitas fue significativa en ambos años ($\chi^2 = 702.4$, $g.l. = 7$, $P < 0.0001$, 2017 y $\chi^2 = 249.67$, $g.l. = 7$, $P < 0.0001$, 2018) e indica que, en las flores manipuladas la frecuencia de visita a lo largo del día no es equiparable. Los residuos estandarizados muestran que en 2017 la frecuencia más alta de polinizadores se

presenta a las 13:00 h ($z = 274.01$, $P < 0.0001$) y la más baja a las 10:00 h ($z = -5.98$, $P < 0.0001$). En 2018 la frecuencia máxima y mínima de visitantes florales fue 14:00 h ($z = 8.02$, $P < 0.0001$) y 17:00 h, respectivamente ($z = -8.72$, $P < 0.0001$) (Fig. 17).

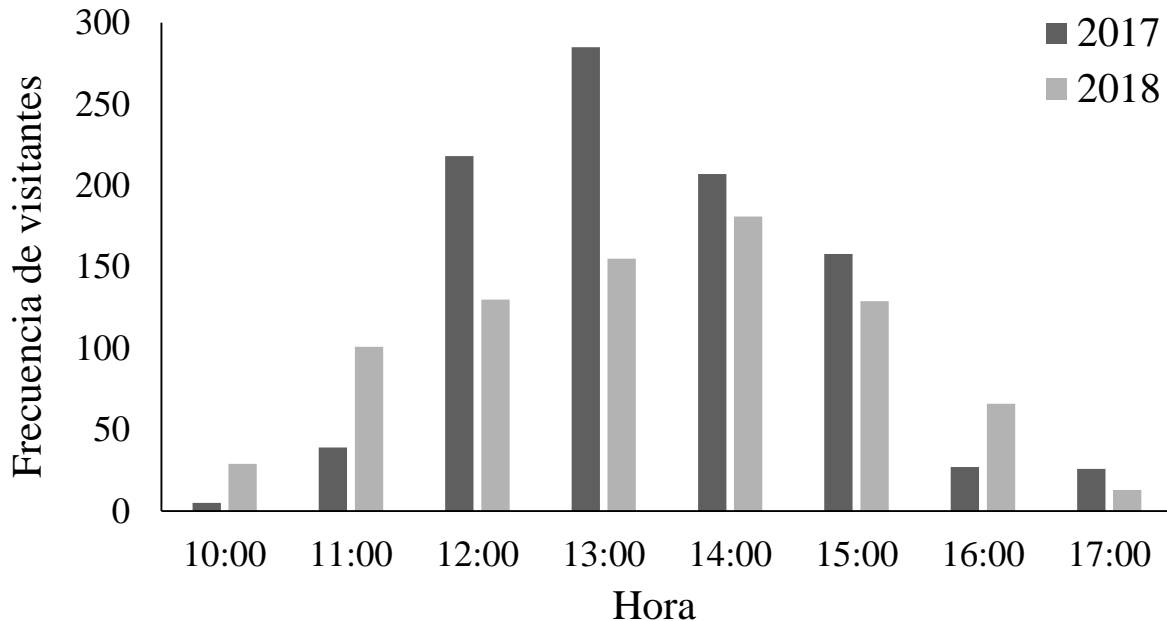


Figura 17. Variación diurna de visitantes en flores de *Opuntia cantabrigiensis* con tratamientos de florivoría experimental en Cadereyta de Montes, Querétaro, México. Datos de la temporada reproductiva de 2017 y 2018. $n = 40$ flores.

En los visitantes florales de *O. cantabrigiensis*, existen diferencias significativas en el número de individuos por especie ($\chi^2 = 2442.82$, $g.l. = 20$, $P < 0.0001$, 2017; $\chi^2 = 1559.79$, $g.l. = 20$, $P < 0.0001$, 2018). Los organismos más abundantes en las flores de *O. cantabrigiensis* son: 1) *Macrotera sinaloana* (Hymenoptera) que colectó polen y néctar (2017 $z = 41.51$, $P < 0.0001$; 2018 $z = 19.81$, $P < 0.0001$), escarabajos de la subfamilia Dasytinae (Coleoptera) que permanentemente se encontraron en las flores abiertas y cerradas (2017 $z = 14.27$, $P < 0.0001$; 2018 $z = 20.45$, $P < 0.0001$) y *Diadasia* sp. (Hymenoptera) que buscó polen de las flores abiertas de *O. cantabrigiensis* (2017 $z = 7.57$,

$P < 0.0001$; 2018 $z = 13.22$, $P < 0.0001$) (Tabla 3). Las actividades realizadas por los visitantes florales difieren entre sí en ambos años ($\chi^2 = 477.19$, $g.l. = 3$, $P < 0.0001$). La principal actividad en las flores fue la búsqueda de polen con 428 registros ($z = 13.22$, $P < 0.0001$). 289 individuos utilizaron a la flor como sitio de descanso, refugio y/o apareamiento ($z = -8.75$, $P < 0.0001$). La colecta simultánea de néctar y polen la realizaron 193 individuos ($z = -2.33$, $P < 0.0001$). Las actividades de florivoría se observaron directamente en cuatro ocasiones cuando una hormiga (Formicidae), un ortóptero (Orthoptera) y dos chinches (Hemiptera) consumían el perianto de las flores de *O. cantabrigiensis* ($z = -14.84$, $P < 0.0001$).

Tabla 3. Frecuencia absoluta de especies que visitan las flores de *Opuntia cantabrigiensis* ($n = 40$ flores observadas). Registros de la temporada reproductiva de 2017 y 2018, en Cadereyta de Montes, Querétaro, México. * Grupo con más registros

| Orden: Familia | Especie | 2017 | 2018 |
|-----------------------|-------------------------------|-------------|-------------|
| Coleoptera | | | |
| Melyridae | Dasytinae (Subfamilia)* | 137 | 166 |
| Buprestidae | Acmaeoderini (Tribu) | 13 | 6 |
| - | Morfotipo 1 (no identificado) | 1 | 0 |
| Hymenoptera | | | |
| Andrenidae | <i>Macrotera sinaloana</i> * | 316 | 162 |
| Apidae | <i>Apis mellifera</i> | 55 | 65 |
| | <i>Bombus pensylvanicus</i> | 1 | 0 |
| | <i>Ceratina</i> sp. | 67 | 12 |
| | <i>Diadasia</i> sp.* | 93 | 121 |
| | <i>Melissodes</i> sp. | 45 | 57 |
| Formicidae | <i>Pseudomyrmex gracilis</i> | 6 | 9 |
| | <i>Liometopum</i> sp. | 3 | 17 |
| Halictidae | <i>Augochlora</i> sp. | 40 | 13 |
| Megachilidae | <i>Ashmeadiella opuntiae</i> | 54 | 92 |
| | <i>Lithurgus apicalis</i> | 55 | 83 |
| Vespidae | <i>Ancistrocerus</i> sp. | 3 | 12 |
| Hemiptera | | | |
| Lygaeidae | Lygaeinae (Subfamilia) | 4 | 0 |
| Orthoptera | Morfotipo 1 (no identificado) | 1 | 2 |

4.6 Efecto directo

Florivoría experimental: fruit-set y seed-set

Con el fin de evaluar si la florivoría experimental influye en la formación de los frutos y de las semillas de *O. cantabrigiensis*, en 2017 y 2018 se embolsaron 15 estructuras reproductivas de cada condición de florivoría artificial: eliminación parcial del perianto, remoción parcial de estambres, flores emasculadas y daño de estigma-perianto. Las estructuras embolsadas se monitorearon y en el periodo de fructificación, se cosecharon y contabilizaron los frutos maduros que lograron formarse y en el laboratorio, se contabilizó el número de semillas por fruto. En el año 2017, la florivoría experimental no tuvo efecto significativo en el *fruit-set* ($\chi^2 = 2.49$, *g.l.* = 3, $P = 0.47$) y sugiere que el daño en la función masculina o donadora de polen y la reducción parcial del perianto no intervino en el desarrollo de los frutos. Contrariamente, el *seed-set* entre los tratamientos experimentales sí difirió significativamente ($\chi^2 = 39.04$, *g.l.* = 3, $P < 0.0001$) (Tabla 4). La eliminación parcial del perianto y de los estambres redujo la formación de semillas si se compara con flores emasculadas ($P < 0.0001$) y flores sin daño ($P < 0.0001$). Las flores control produjeron en promedio 126.2 semillas por fruto ($SE = 15.90$, $n = 10$ frutos formados) y la proporción de semillas formadas es 0.45, resultado que se obtiene al dividir el promedio de semillas (126.2 semillas), entre el promedio de óvulos disponibles para ser fecundados (270 óvulos por flor) (Tabla 4). Las flores con florivoría experimental del perianto producen en promedio 110.91 semillas en un fruto ($SE = 18.31$, $n = 12$ frutos formados), y la proporción de semillas formadas es 0.41 (Tabla 4). La florivoría parcial de los estambres permite la formación de en promedio 103.07 semillas ($SE = 16.40$, $n = 13$ frutos formados), y la proporción de semillas formadas es de 0.38 (Tabla 4). En las flores emasculadas se forman

en promedio 128.10 semillas ($SE = 15.86$, $n = 10$ frutos formados) y la proporción de semillas formadas es 0.47 (Tabla 4).

Tabla 4. Frutos y semillas producidos a partir de flores experimentales de *Opuntia cantabrigiensis* en Cadereyta de Montes, Querétaro, México. Datos de 2017 ($n = 15$ flores embolsadas)

| Tratamiento | Frutos formados | <i>Fruit-set</i> | Promedio de semillas formadas | <i>Seed-set</i> |
|-----------------|-----------------|------------------|-------------------------------|-----------------|
| Control | 10 | 0.66 | 126.2 | 0.45 |
| Daño perianto | 12 | 0.80 | 110.91 | 0.41 |
| Daño estambres | 13 | 0.86 | 103.07 | 0.38 |
| Flor emasculada | 10 | 0.66 | 128.10 | 0.47 |

En 2018 se encontraron diferencias significativas en la producción de frutos entre los tratamientos de florivoría experimental aplicados en las flores de *O. cantabrigiensis* ($\chi^2 = 33.82$, $g.l. = 3$, $P < 0.0001$). La eliminación del estigma-perianto redujo drásticamente el desarrollo y maduración de los frutos con respecto al daño en los estambres ($P = 0.0016$), en el perianto ($P = 0.0023$) y el grupo control ($P = 0.011$). El número de semillas formadas difirió entre los tratamientos de florivoría experimental ($\chi^2 = 46.92$, $g.l. = 2$, $P = 0.001$). Las flores sanas produjeron frutos con más semillas que las flores sin perianto ($P < 0.0001$) y estambres ($P < 0.0001$). Las flores sin estigma-perianto no produjeron semillas (Tabla 5). Las flores control produjeron en promedio 129.72 semillas por fruto ($SE = 16.80$, $n = 11$ frutos formados) y la proporción de semillas formadas es 0.48, resultado que se obtiene al dividir el promedio de semillas (129.72 semillas), entre el promedio de óvulos disponibles para ser fecundados (270 óvulos por flor) (Tabla 5). Las flores con florivoría experimental del perianto producen en promedio 102.07 semillas en un fruto ($SE = 19.39$, $n = 13$ frutos

formados), y la proporción de semillas formadas es 0.37 (Tabla 5). Las flores emasculadas producen en promedio 105.14 semillas ($SE = 14.45$, $n = 14$ frutos formados), y la proporción de semillas formadas es de 0.38 (Tabla 5).

Tabla 5. Frutos y semillas formados a partir de flores experimentales de *Opuntia cantabrigiensis* en 2018. Datos de 2017 ($n = 15$ flores embolsadas)

| Tratamiento | Frutos formados | <i>Fruit-set</i> | Promedio de semillas formadas | <i>Seed-set</i> |
|-----------------------|------------------------|-------------------------|--------------------------------------|------------------------|
| Control | 11 | 0.73 | 129.72 | 0.48 |
| Daño perianto | 13 | 0.86 | 102.07 | 0.37 |
| Daño estambres | 14 | 0.93 | 105.14 | 0.38 |
| Daño estigma-perianto | 1 | 0.03 | 0 | 0 |

Peso de frutos y de semillas

El peso de los frutos (Fig. 18a) y de las semillas (Fig. 18b) entre el grupo control y los tratamientos de florivoría experimental de 2017 no difirió entre sí ($F = 1.02$, $g.l. = 3$, $P = 0.39$ y $F = 1.39$, $g.l. = 3$, $P = 0.24$).

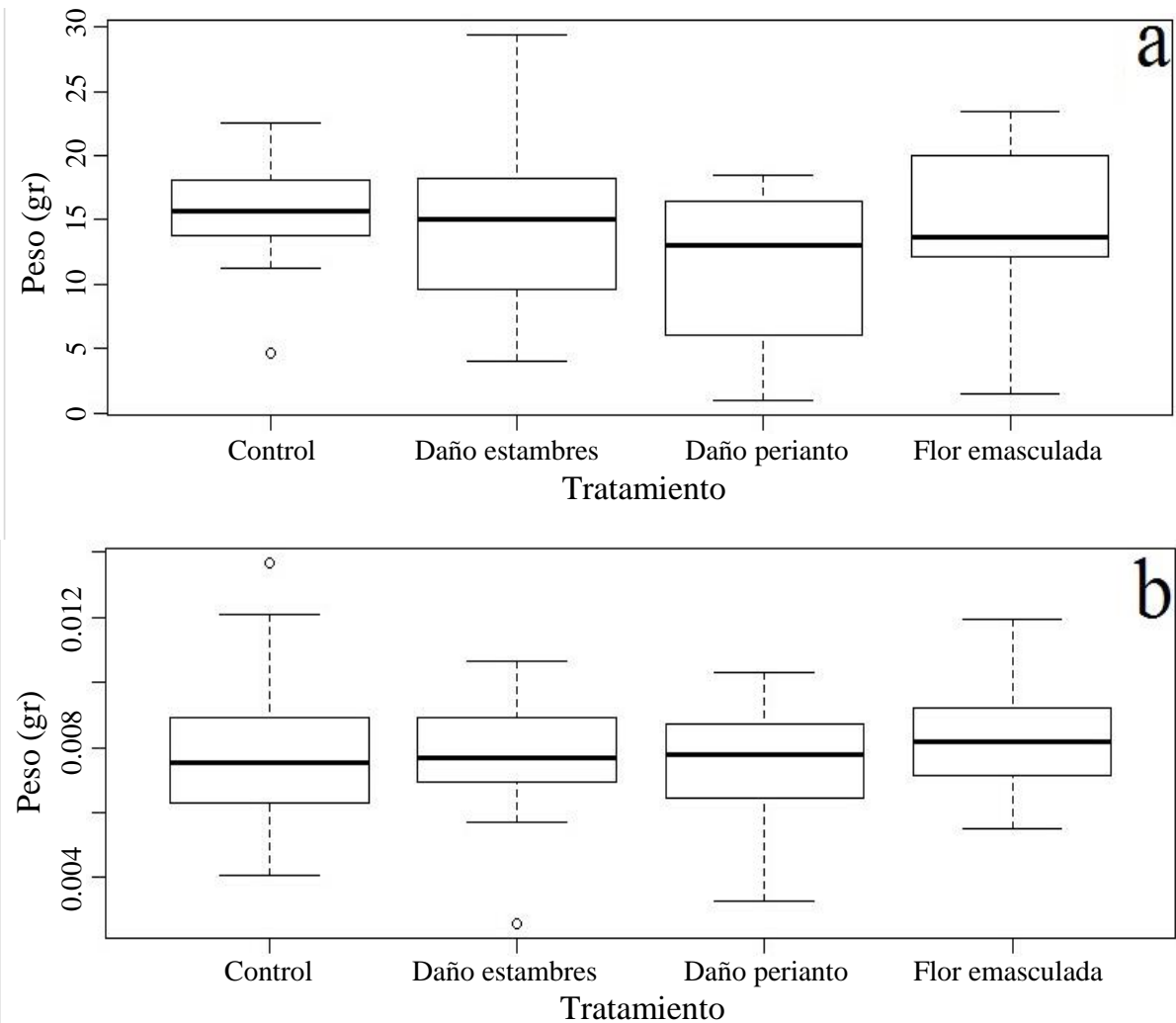


Figura 18. Peso promedio de los frutos maduros (a) y de las semillas (b) de flores intactas (control) y de flores con tres niveles de florivoría experimental de *Opuntia cantabrigiensis*. $n = 48$ frutos y $n = 200$ semillas. Datos del año 2017.

Los frutos de 2018 que corresponden a los tratamientos de florivoría experimental del perianto, flores emasculadas y flores sin daño no presentaron variaciones significativas en el peso de los frutos ($F = 0.88$, $g.l. = 2$, $P = 0.42$) (Fig. 19a) y de las semillas ($F = 1.71$, $g.l. = 2$, $P = 0.18$) (Fig. 19b).

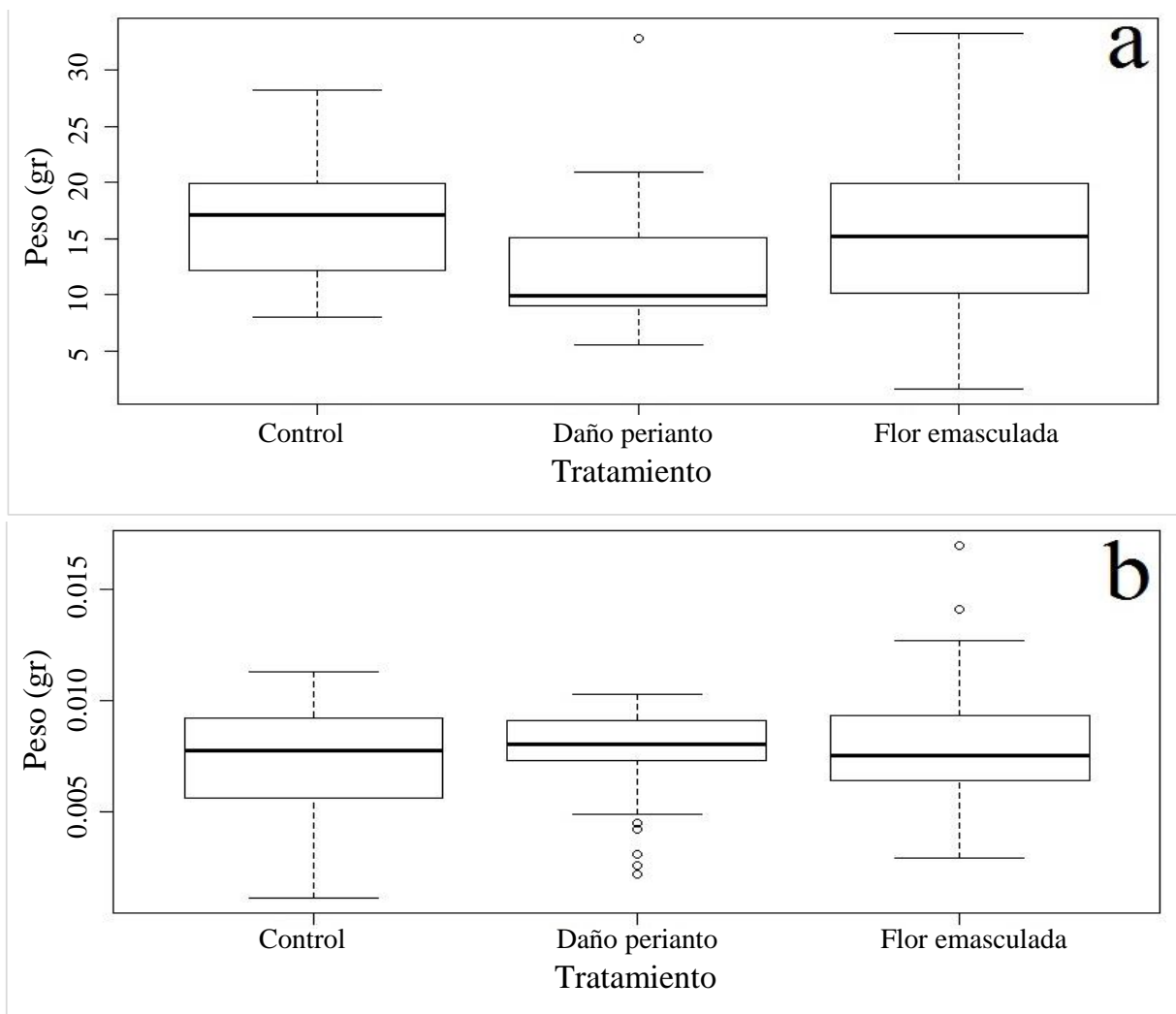


Figura 19. Variación en el peso de los frutos (a) y de las semillas (b) de *Opuntia cantabrigiensis* bajo condiciones experimentales de florivoría. Datos de 2018.

Capacidad germinativa de las semillas

Los tratamientos de florivoría experimental aplicados en 2017 en las flores de *O. cantabrigiensis* influyeron en la germinación de las semillas ($\chi^2 = 2.28$, *g.l.* = 3, $P = 0.0002$). La germinación del grupo control difirió significativamente (52% de germinación máxima, $n = 5$ cajas Petri con 10 semillas por caja) de la remoción parcial de estambres (germinación máxima de 20%, $n = 5$ cajas Petri con 10 semillas por caja) ($P = 0.058$). A su vez la eliminación total de los estambres redujo el porcentaje de germinación (16% de

germinación máxima, $n = 5$ cajas Petri con 10 semillas por caja), con respecto a la florivoría experimental del perianto ($P = 0.0040$) y el grupo control ($P = 0.019$) (Fig. 20a). La germinación de las semillas del grupo control y del tratamiento de remoción del perianto se observó a los 11 días de siembra y en las flores con daño parcial y total de estambres a los 13 días.

El porcentaje de germinación de las semillas que se cosecharon en 2018 no difirió entre los tratamientos de florivoría experimental del perianto, flores emasculadas y flores control ($\chi^2 = 0.302$, $g.l. = 2$, $P = 0.37$) (Fig. 20b) y la germinación inició a los 14, 24 y 19 días, respectivamente.

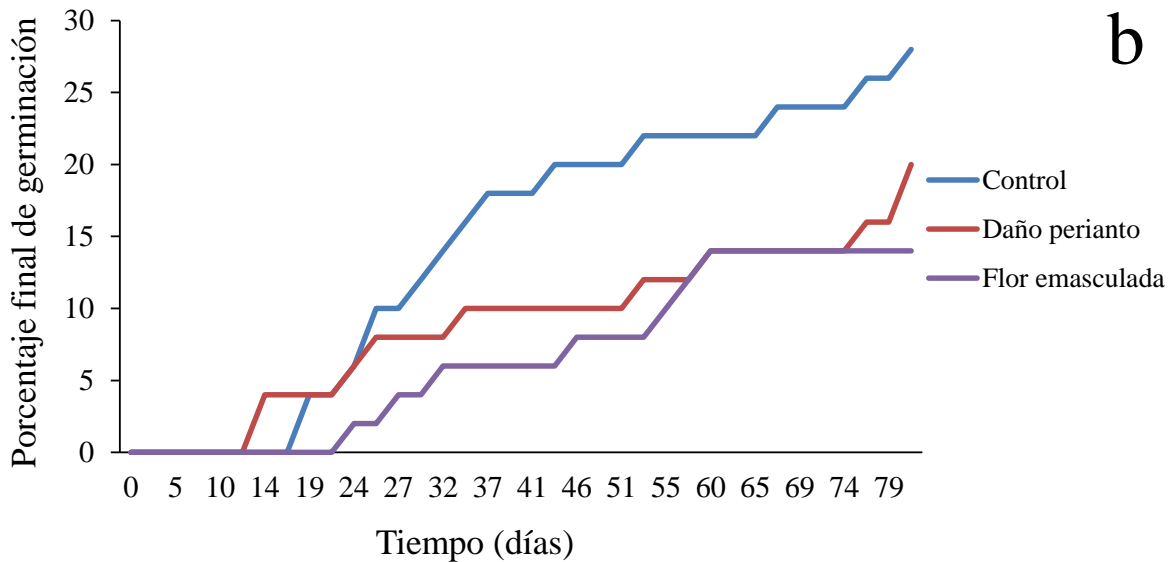
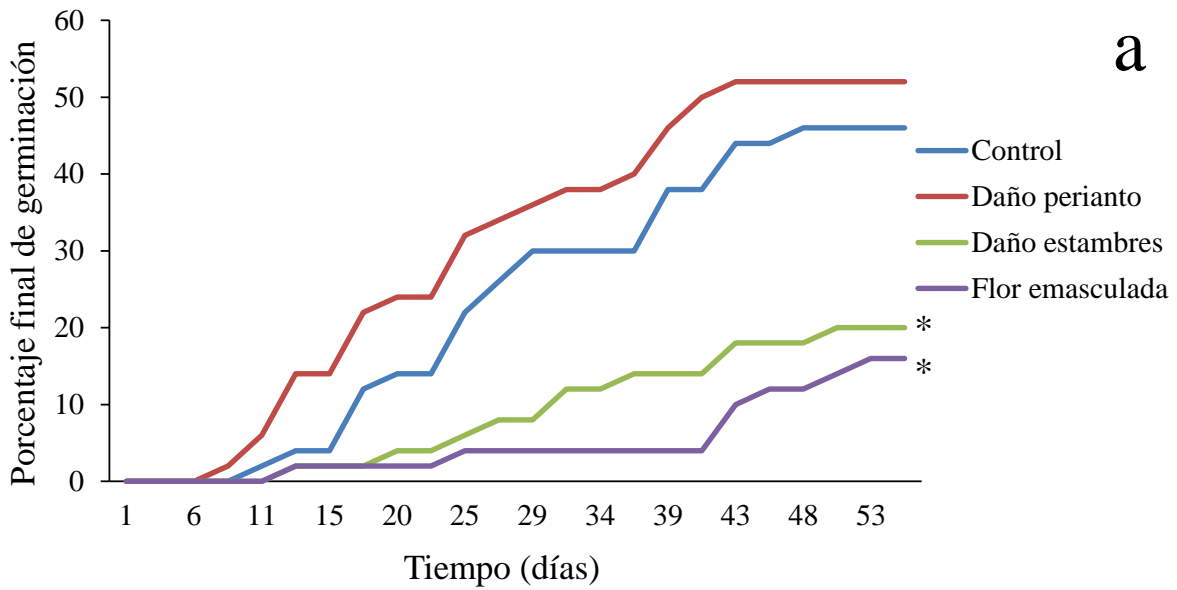


Figura 20. Porcentaje máximo de germinación que alcanzaron las semillas de *Opuntia cantabrigiensis* cuando provienen de flores con tratamientos de florivoría experimental. (a) Semillas colectadas en 2017 (55 días de observación). (b) Cosecha de semillas de 2018 (80 días de observación). * Grupo que difiere significativamente del resto.

V. Discusión

5.1 Frecuencia e intensidad de florivoría en *Opuntia cantabrigiensis*

La florivoría es una interacción muy frecuente e intensa en la población de *O. cantabrigiensis*. Se presentó en el 41% (2017) y 28% (2018) de las estructuras florales y la eliminación casi total de los botones florales fue el patrón de florivoría más común (daño gametos-perianto). En *Ariocarpus kotschoubeyanus* (López Contreras, 2013) la florivoría es igual de intensa y frecuente que la observada en *O. cantabrigiensis*. Los florívoros de *A. kotschoubeyanus* atacan 46% de flores abiertas y de este porcentaje el 38% de las flores son consumidas por completo, sin embargo, el daño no interfiere en la formación de frutos dada la longevidad floral corta y el desarrollo rápido de los tubos polínicos que, permiten la fecundación de los óvulos, incluso antes de que ocurra la florivoría. El caso contrario se observa en *O. cantabrigiensis*, donde la florivoría redujo la producción de frutos y de semillas porque se presentó en las etapas tempranas del ciclo reproductivo, es decir, en los botones florales, que en la mayoría de los casos son abortados por la planta antes de la antesis. Consecuencias similares afectan a *Ariocarpus retusus* cuando coleópteros de la subfamilia Cryptorhynchinae y lepidópteros se alimentan por completo de los botones florales. En este caso, la florivoría impide la polinización debido a que se elimina el estigma y los estambres antes de la antesis. La baja producción de frutos es el resultado de la florivoría (Cárdenas-Ramos, 2015).

En *O. cantabrigiensis* existe preferencia de florivoría hacia los botones florales y el principal florívoro aparentemente es un roedor que eliminó el perianto, el gineceo y los estambres. Los roedores posiblemente buscan alimentarse de las estructuras reproductivas de las flores (androceo y gineceo), porque representan una buena fuente de alimento. Amela García (1999) realizó una investigación en la que demostró que en las flores de

Passiflora sp., los órganos reproductivos de una flor, constituyen una fuente alimenticia importante por su alto contenido proteico. Por otro lado, la florivoría concreta de los botones florales pudo deberse a: 1) la especialización de los herbívoros por alimentarse de una estructura o fase reproductiva específica (Valverde *et al.*, 2005), 2) la aparición de los primeros botones florales inicia aún en la temporada del año en la que el alimento es escaso (invierno) por lo que representa un recurso inmediato que aprovechan los florívoros, y 3) posiblemente la obtención de botones florales le resulte más conveniente a los florívoros porque la competencia por este recurso podría ser menos intensa, ya que sólo se produce entre individuos que pertenecen al mismo grupo funcional (florívoros). Contrariamente, la competencia por las flores de *O. cantabrigiensis* podría ser más intensa porque en ellas se observaron distintos grupos funcionales, tales como florívoros, nectarívoros, polinívoros y polinizadores que sobreponen sus nichos alimenticios, lo que seguramente incrementaría la competencia por interferencia (Aximoff y Freitas, 2009). Por ejemplo, en *Erythrina falcata* se observaron variaciones fenológicas entre el año 2004 y 2005. En 2004, las fuertes lluvias provocaron el aborto de un mayor número de estructuras reproductivas, esto con respecto a los datos fenológicos de 2005. La poca disponibilidad de botones, flores y de recompensas florales limitó el nicho de alimentación de los polinizadores y florívoros, evento que causó el solapamiento de las visitas y la intensidad de competencia interespecífica (Aximoff y Freitas, 2009).

En el sitio en el que se establece *O. cantabrigiensis* existen otras especies de cactáceas, incluidas algunas del género *Opuntia*: *O. robusta*, *O. streptacantha* y *O. tomentosa*. A lo largo de la investigación se observó que las cuatro especies coinciden en alguna fase del periodo reproductivo, sin embargo, la florivoría es exclusiva de *O. cantabrigiensis* y *O. robusta*, aunque en esta última los casos son poco habituales. La

especificidad de ataque en la especie de estudio puede deberse a la ausencia de nectarios extraflorales. Estas estructuras producen néctar fuera de la flor para atraer a las hormigas que protegen a su hospedero de herbívoros y florívoros a cambio del recurso. La relación mutualista denominada mirmecofilia, es característica de *O. robusta* y *O. streptacantha* (Gómez-Otamendi *et al.*, 2018). No existe información que confirme la presencia de nectarios externos en *O. tomentosa*, sin embargo, las hormigas se reconocen como visitantes florales de la especie (Mandujano *et al.*, 2014) y son abundantes en la mayoría de los botones florales y cladodios de los individuos (observaciones personales). De acuerdo con lo anterior, la protección que brindan las hormigas frente a los florívoros se restringe a ciertas especies y probablemente no incluye a *O. cantabrigiensis*, que registró la visita de pocas hormigas que se dedican exclusivamente a realizar actividades de florivoría al coleccionar restos florales.

5.2 Florivoría natural

En ambos años la producción de frutos y semillas se redujo en flores con florivoría del perianto y de los gametos-perianto, sin embargo, el efecto de la florivoría en la producción de frutos y semillas fue más evidente en 2018. La variación entre años se debe a que en 2017, la florivoría se centró en el ataque de botones florales maduros, que debido a su estado de desarrollo avanzado y a que posiblemente la planta ya había invertido más recursos en ellos, fueron abortados con poca frecuencia. En 2018, la florivoría fue más intensa ya que los florívoros removieron más tejido de las estructuras reproductivas, y atacaron los botones florales inmaduros que se encontraban en un estado de desarrollo aún prematuro, esto incrementó la probabilidad de aborto de las estructuras antes de la anthesis floral. La constante aborción de estas estructuras pudo ocurrir porque *O. cantabrigiensis* no invierte sus recursos en estructuras no viables, por el contrario, los reasigna a estructuras

que continuarán su desarrollo hasta formar un fruto maduro (Pellmyr y Huth, 1994; Figueroa Castro, 2001). Por ejemplo, las especies del género *Yucca* garantizan la formación exitosa de semillas a través de la maduración selectiva de flores, en las que el número de huevecillos de polillas florívoras es muy bajo (Pellmyr y Huth, 1994).

El aborto de la mayoría de los botones florales con daño de gametos-perianto podría representar una estrategia de la planta que evita la formación de semillas apomícticas que producen algunas especies del género *Opuntia*. La apomixis es un sistema de reproducción asexual en el que se producen semillas en ausencia de meiosis y de polinización, es decir, no hay transferencia de polen al estigma de la misma flor donadora (autocruza) o al estigma de las flores de individuos distintos (entrecruza) (Mondragón Jacobo y Bordelón, 2002). Las semillas poseen el mismo material genético que la planta madre, lo que permite la expansión de un genotipo de éxito ya probado, pero les confiere ciertas desventajas frente a las semillas de origen sexual, entre ellas, poca variabilidad genética, cambios en la morfología de las semillas y reducción en el tiempo de emergencia de la radícula y porcentaje de germinación (Mondragón Jacobo y Bordelón, 2002; Espinosa Henríquez, 2017). En *O. cantabrigiensis* es posible que los botones florales a los que se eliminaron los gametos-perianto y que no se abortan, continúen el desarrollo hasta formar un fruto maduro, sin embargo, las semillas posiblemente sean de origen asexual ya que aparentemente no hay polinización al eliminarse el estigma antes de la antesis de las flores. Sin embargo, experimentos de polinización con restos de estigma de *Opuntia tomentosa* permiten la fertilización y algunos frutos muestran el desarrollo de algunas semillas (L. Martínez-Ramos, datos no publicados). En las semillas del tratamiento de gametos-perianto además, se redujo la capacidad germinativa, esto si se compara con las semillas de flores sanas, y se modificó la morfología de las semillas, ya que estas son más pesadas que las

semillas cuyas flores sufren daño en el perianto o en ausencia de florivoría. En la literatura se establece que el peso y el número de semillas dependen de la asignación diferencial de los recursos. En escenarios donde la florivoría es de bajo impacto, la planta apuesta por formar pocas semillas, pero similares entre sí. Por el contrario, si la florivoría es muy intensa, los recursos se concentran en algunas semillas que modifican su tamaño y llegan a ser incluso más pesadas que aquellas provenientes de flores intactas (Figuroa Castro, 2001; Garrido *et al.*, 2005). Las causas e impacto de la formación de semillas y su germinación derivado de la florivoría quedan como preguntas abiertas. Los resultados obtenidos son indicadores de que la florivoría tiene efectos en diversas etapas del ciclo de vida de las especies afectadas.

5.3 Efecto indirecto de la florivoría experimental

Las principales características florales que determinan la visita y el tiempo de permanencia en las flores son la simetría, el olor, el color y la forma, además de la disponibilidad de recompensas florales (Golubov y Mandujano, 2009; Verela *et al.*, 2010). En 2017 no se observaron diferencias significativas en la frecuencia de polinizadores entre flores con daño experimental del perianto, remoción parcial y total de estambres y flores sanas. En *O. cantabrigiensis*, la florivoría experimental del perianto no interfirió con la producción de polen y néctar y sólo modificó la forma y la simetría de la flor. Los visitantes florales probablemente no asocian el daño del perianto con recompensas de menor calidad o cantidad (Staton y Preston, 1988; Krupnick *et al.*, 1999; Golubov y Mandujano, 2009). Aunque las visitas de los polinizadores están limitadas a encontrar recursos, se observó que la remoción parcial y total de estambres tampoco redujo las visitas en las flores. Esto puede deberse a que independientemente de la ausencia de polen, las flores de *O. cantabrigiensis* tienen néctar a lo largo del día, recurso del cual se alimentan las abejas que son sus

principales visitantes (González-Vanegas *et al.*, 2018). Además, *O. cantabrigiensis* comparte polinizadores y su fenología floral se traslapa con las tres especies de *Opuntia* que se encuentran en el Jardín Botánico Regional de Cadereyta: *O. robusta*, *O. tomentosa* y *O. streptacantha*, pero principalmente coincide con *O. robusta* que es una especie dioica (Munguía-Soto, 2016; A. Galicia-Pérez, datos no publicados). Es posible que los polinizadores que visitan ambas especies no discriminen las flores femeninas de *O. robusta* de las flores emasculadas de *O. cantabrigiensis* y mantengan una tasa de visita equiparable entre las flores del experimento.

En 2018 las flores a las que se eliminó por completo el perianto, los estambres y el gineceo, la frecuencia de polinizadores fue muy baja con respecto a los tratamientos de remoción parcial del perianto, flores emasculadas y flores sin daño. La ausencia casi total del perianto podría evitar la localización de la flor y la ausencia de polen reducir la visita de los polinizadores por falta de recompensas florales (McCall e Irwin, 2006).

5.4 Efecto directo de la florivoría experimental

Anteriormente se mencionó que la florivoría natural del perianto interfiere en el *fruit-set*, sin embargo, el daño experimental no tuvo estos efectos negativos. La diferencia en los resultados pudo deberse a que el tratamiento no reflejó la intensidad con la que atacan naturalmente los florívoros. Por ejemplo, en las flores de *Eurya japonica* se removieron los estigmas de las flores en 2012 y 2013. En el primer año algunos frutos lograron formarse y en el año siguiente no. Los autores sugieren que la remoción manual no se realizó correctamente y la intensidad de florivoría experimental fue diferente entre años (Tsuji y Ohgushi, 2018). En *O. cantabrigiensis* la florivoría natural y experimental además, se presentó en etapas de floración distintas. Los florívoros atacaron los botones florales, lo que produjo el aborto de la mayoría de las estructuras reproductivas antes de que estas

maduraran en una flor. Contrariamente, la remoción manual del perianto se realizó en la antesis, cuando las flores estuvieron expuestas a los polinizadores y, por tanto, existía una probabilidad mayor de que ocurriera la fecundación exitosa de los óvulos, y el posterior desarrollo de un fruto maduro independientemente del daño.

El tratamiento que elimina por completo a los estambres tampoco interfirió en el *fruit-set* y no modificó el peso de los frutos y las semillas. Existe una probabilidad alta de que los polinizadores no discriminaran entre las flores emasculadas de *O. cantabrigiensis* y las flores femeninas de *O. robusta* y mantuvieran una tasa de visita constante que garantiza la fecundación del mismo número de flores intactas o con florivoría experimental (Staton y Preston, 1988; Krupnick *et al.*, 1999; Golubov y Mandujano, 2009). Si bien, la visita constante de los polinizadores entre flores de *O. cantabrigiensis* y *O. robusta* aumentaría la cantidad de polen conoespecífico que se deposita en el estigma de ambas especies, la formación de frutos no se vio afectada. Esto ocurre porque entre *O. cantabrigiensis* y *O. robusta* la probabilidad de formar un fruto por hibridación es alta (Bravo-Hollis, 1978; Hernández-Peña, 2016).

La remoción parcial del perianto y de los estambres no detuvo la formación de frutos, pero sí de las semillas. En ambos tratamientos se observó un ligero incremento en la frecuencia de visita de polinizadores con respecto a las flores antes mencionadas (sin daño y flores emasculadas), aunque no es significativo. Debido a que *O. cantabrigiensis* forma parte de una comunidad vegetal que incluye a otras especies de la familia Cactaceae que traslapan sus periodos de floración y por tanto, comparten polinizadores entre sí, es posible que el aumento en la frecuencia de polinizadores se relacione positivamente con la cantidad de polen exógeno que se deposita en el estigma. Es decir, las flores con daño de *O. cantabrigiensis* no sólo recibieron polen de *O. robusta*, especie con la que puede ocurrir la

formación exitosa de semillas por hibridación, sino posiblemente de *O. tomentosa*, *O. streptacantha* y *Cylindropuntia imbricata*. De acuerdo con lo anterior, la incompatibilidad reproductiva por polen interespecífico, además del aumento en la deposición de polen inviable, intrafloral o geitonogámico, repercutiría en el conjunto de óvulos fecundos o de semillas por fruto (Campbell, 1985; Hernández-Peña, 2016). La segunda hipótesis podría referirse a la ausencia de recursos que la planta destina a la reproducción o a la incapacidad que tienen las flores atacadas para reasignar correctamente los recursos para la formación y maduración exitosa de las semillas (McCall e Irwin, 2006).

Otro efecto antagónico de la florivoría experimental se observó en la capacidad germinativa de las semillas, ya que se redujo drásticamente cuando se removieron parcial o totalmente los estambres de las flores abiertas. Este patrón es similar en *Salvia gesneriflora* en la que los robadores de néctar atacan el cáliz de las flores. La florivoría no influye en la producción de frutos y semillas, aunque reduce la tasa de visita de los polinizadores en flores abiertas y al finalizar el periodo de fructificación las semillas exhiben peso y tasas de germinación menores que las semillas de flores intactas. Cuevas-García *et al.*, (2013) sugieren que la presencia de robadores de néctar en las flores compromete los recursos que la planta asigna a las semillas. La consecuencia son semillas pequeñas con bajas tasas de germinación.

El tratamiento que consistió en eliminar el perianto, el gineceo y los estambres de las flores (daño estigma-perianto) influyó en el *fruit-set*. Posiblemente la florivoría redujo considerablemente la cantidad de tejido de las flores y se ha establecido que los tejidos florales contienen fósforo y nitrógeno que las plantas reabsorben, y que les permiten continuar con el desarrollo del fruto (Ashman, 1994; Lowenberg, 1994; McCall e Irwin, 2006). La florivoría quizá, intervino en la reabsorción de los elementos y condujo a la

planta a abortar las estructuras florales con alta intensidad de daño, porque los reasigna a aquéllas que garantizarán la reproducción a través de la formación exitosa de frutos. Además, existen factores extrínsecos a la planta que promueven el aborto de las estructuras florales, tal es el caso de los patógenos que atacan fácilmente al encontrarse expuestos los tejidos tras el daño de las flores (Pellmyr y Huth, 1994; Figueroa Castro, 2001; McCall e Irwin, 2006). El tratamiento daño estigma-perianto también influye negativamente en el *seed-set* de *O. cantabrigiensis*. La formación baja de semillas por fruto pudo deberse a que la florivoría elimina parcialmente o por completo el gineceo de las flores. Esto evita la deposición de polen por la ausencia de un estigma o bien, a través de la vía indirecta, los polinizadores evitan las flores dañadas que han perdido sus propiedades de atracción, lo que reduce la cantidad de polen depositado en los estigmas dañados o ausentes (Krupnick *et al.*, 1999). La florivoría experimental de la función masculina también influyó en la formación de semillas. Se ha demostrado que el daño constante en los estambres reduce la disponibilidad de polen que se exporta a las flores vecinas. La consecuencia se traduce en una baja proporción de óvulos fecundos o de semillas por fruto (Krupnick *et al.*, 1999; Krupnick y Weis, 1999).

En las especies del género *Opuntia*, la capacidad germinativa de las semillas de especies silvestres es muy baja, esto debido a factores abióticos tales como condiciones desfavorables, o por falta de un sitio que actué como microclima que proteja el desarrollo de las plántulas (Bravo-Hollis, 1978). Los factores intrínsecos a las semillas que también limitan su germinación son las barreras fisiológicas, físicas, morfológicas o morfofisiológica (Orozco-Segovia *et al.*, 2007). Muchas especies de *Opuntia* silvestres tienen semillas longevas y con mecanismos de latencia primaria y secundaria complejos que, impiden la germinación aunque las semillas estén vivas (Mandujano *et al.*, 1997;

2005; Montiel y Montaña, 2005; Delgado-Sánchez *et al.*, 2011; Rojas-Aréchiga *et al.*, 2011). En *O. cantabrigiensis* es posible que exista latencia fisiológica, es decir, que se requiera un periodo posterior a la liberación de las semillas para que el embrión madure (Mandujano *et al.*, 1997; 2005; Orozco-Segovia *et al.*, 2007). Esto se puede inferir porque el porcentaje de germinación de 2017 fue más alto que en 2018. Las semillas cosechadas en 2017 se almacenaron durante siete meses y las semillas del año siguiente se sembraron inmediatamente después de la cosecha, lo que evitó la maduración del embrión (Montiel y Montaña, 2005). La latencia de las semillas es una estrategia que además, permite formar un banco de semillas para reducir la pérdida de individuos durante las primeras etapas de establecimiento (Azorín y Gómez, 2008).

Aunque en *O. cantabrigiensis* la respuesta germinativa fue baja, la florivoría experimental y natural aparentemente redujo la capacidad germinativa. Esto podría deberse a dos factores: 1) los polinizadores restringen sus visitas a flores sin daño. El cambio en la conducta, frecuencia y la calidad de las visitas podría influir positiva o negativamente en el éxito de las semillas (López Contreras, 2013); 2) aún en ausencia de estigma, existe formación de semillas con ciertas desventajas entre ellas el aumento en el tiempo de emergencia de la radícula y reducción en el porcentaje de germinación (Mondragón Jacobo y Bordelón, 2002; Espinosa Henríquez, 2017).

5.5 Mecanismos de defensa

En *O. cantabrigiensis* la sincronía floral es intermedia (0.40), lo cual es evidente para las flores y frutos por que presentan un único pico con diferencia de un mes entre ellos. Sumado a lo anterior, las fases reproductivas que corresponden a botón, flor y fruto tienen una duración de entre tres y siete meses, esto permite observar en un sólo individuo

botones, flores abiertas o cerradas, frutos inmaduros, y en menor medida frutos maduros simultáneamente, lo que genera un traslape de los estados fenológicos y baja el índice de sincronía. El desfaseamiento en los estados fenológicos es considerado por algunos autores como un evento asincrónico de la fenología reproductiva, característica cualitativa que se sugiere como una estrategia que tienen las plantas para reducir la pérdida de estructuras florales frente a variaciones climáticas adversas como las sequías, o factores bióticos dentro de los que se incluyen a los florívoros (Pimienta-Barrios y Nobel, 1995; Hernández-Peña, 2016). Sin embargo, en esta investigación no se evaluó la asincronía, y se sugiere hacer estudios que corroboren dicho mecanismo fenológico, ya que es posible que en la población de *O. cantabrigiensis* intervenga en la relación flor-florívoro y flor-polinizador y su relación con la disponibilidad de recursos que tienen las plantas.

La sincronía en la antesis de las flores (momento en el que se presenta la apertura de las flores), no se determinó en este estudio, sin embargo, se observó que la antesis floral de *O. cantabrigiensis* es variable a lo largo del día y se registró entre las 9:00 y 13:00 h. A diferencia de las flores de *Opuntia tomentosa* donde la antesis ocurre a las 10:00 h y sólo es posible observar flores abiertas entre las 13:00 y 14:00 h cuando las condiciones ambientales son adversas (Mandujano *et al.*, 2014). La variación en la antesis floral podría ser una estrategia que reduzca la florivoría sólo de flores abiertas, ya que este tipo de daño es poco común en la población de *O. cantabrigiensis*. Un ejemplo, se presenta en *Dahlia coccinea* que regula la apertura diferencial de las flores con el fin de evitar la pérdida de polen. Las lígulas de las flores se encuentran abiertas durante el día y se cierran en la noche, esto impide que los visitantes nocturnos, que son polinizadores poco efectivos consuman el polen de las flores (Figuroa Castro, 2001).

El efecto de la fenología reproductiva en *O. cantabrigiensis* es complejo. Por un lado, la presencia de sincronía floral en la población, o un mayor número flores abiertas simultáneamente disponibles para ser polinizadas o depredadas, es una estrategia que, en este caso, no reduce o incrementa la florivoría, ya que no existe relación entre la sincronía floral y los casos registrados de florivoría en la población ($r_s = 0.25$, $P = 0.24$). Por otro lado, se observó una correlación alta entre la producción de los botones florales y la florivoría, e indica que, durante el pico o mayor disponibilidad de botones florales, la florivoría de las estructuras reproductivas se incrementa ($r_s = 0.50$, $P < 0.0001$). Es posible que en *O. cantabrigiensis* el ataque de los florívoros sea un mecanismo denso-dependiente que requiere de un umbral de disponibilidad de estructuras reproductivas para atacarlas (Silvertown, 1980; López Contreras, 2013).

Aunque el ataque de los florívoros se incrementa con la aparición de los botones florales, podría ser una estrategia de *O. cantabrigiensis* para dejar un excedente de botones que sobreviven y formarán un fruto maduro. Esto se puede explicar a través de la hipótesis de saciedad del depredador (Janzen, 1971), la cual plantea que la oferta de semillas debe ocurrir en un periodo corto de tiempo para que sacien rápidamente el apetito de los granívoros. A través de este mecanismo, las plantas garantizan un excedente de semillas que sobrevive (Silvertown, 1980; Kelly, 1994; Ponce Calderón, 2002). En la población de *O. cantabrigiensis* en 2018 la florivoría se redujo en un 13% con respecto a 2017, posiblemente porque en 2017 los individuos produjeron menos estructuras reproductivas que en 2018, año en el que además la aparición de los botones florales comenzó 15 días antes (enero) que en 2017 (febrero). Las variaciones fenológicas pueden explicarse a través de factores abióticos, específicamente la temperatura máxima, ya que en enero de ambos años se registraron 28.3 °C en 2017 y 25 °C en 2018 (CEA-CONCYTEQ, 2016), esto

implica una reducción de 3.8 °C de un año a otro. Se ha establecido que las especies que comienzan a reproducirse en el invierno, en algunas ocasiones se ven favorecidas por las bajas temperaturas, ya que les permite retener el frío en sus tejidos, a diferencia de aquellas de sitios más cálidos, lo que promueve el desarrollo prematuro de los botones florales y favorece la producción de más estructuras reproductivas por individuo (Nobel y Castañeda, 1998; Gudiño y De la Barrera, 2014). Es posible que las temperaturas no extremas del 2018 permitieran que *O. cantabrigiensis* tuviera una ventana de oportunidad, con condiciones más favorables para invertir sus recursos en la producción de más botones florales, con el fin de reducir la incidencia de florivoría.

Las flores de *O. cantabrigiensis* viven de uno a dos días. En el primer caso, la antesis es matutina (entre las 10:00 y 12:00 h), el cierre definitivo de las flores se registró entre las 17:00 y 18:00 h y permanecieron abiertas a los polinizadores en promedio de seis a siete horas. En las flores con longevidad de dos días, la antesis fue vespertina, entre las 12:00 y 13:00 h. Aunque en estas flores existe un retraso en la hora en la que ocurrió la antesis, lo compensan al permanecer abiertas hasta el anochecer (21:00 h). Sin embargo, las flores abren al día siguiente quizá, porque no son polinizadas exitosamente durante la noche debido a que la polinización es específica de abejas de hábitos diurnos, o bien, que los posibles visitantes nocturnos sean poco efectivos, tal es el caso de los coleópteros de la familia Dasytinae, también reportados por Hernández-Peña (2016), que permanecen siempre en las flores de las que consumen el polen o néctar, y en raras ocasiones tocan el estigma. De acuerdo con lo anterior, las flores que no son “polinizadas”, podrían prolongar su ciclo de vida a dos días con el fin de garantizar la fecundación exitosa de los óvulos. Tal y como ocurre en *Ariocarpus trigonus*, especie en la que existe variación en el tiempo de vida de una flor debido a factores ambientales como la radiación o bien, las flores que

durante el primer o segundo día de antesis no son polinizadas, pueden vivir hasta tres días (Martínez-Peralta y Mandujano, 2012). La longevidad floral variable de *O. cantabrigiensis* también fue reportada por Hernández-Peña (2016) y se presenta en otras especies del género *Opuntia* tal como *O. microdasys* (Martínez-Peralta y Mandujano, 2012), sin embargo, la frecuencia de flores de antesis nocturna es muy baja, ya que sólo se presenta en dos de cada 20 flores. Probablemente la longevidad corta de las flores podría jugar un papel importante ante la florivoría, ya que se ha documentado que en las flores de vida larga se incrementa la probabilidad de ataque por florívoros (Teixido *et al.*, 2011). Por ejemplo, en las flores de *Cistus ladanifer* existen patrones de longevidad floral variable. Las flores de vida corta escapan a la florivoría de pétalos, estambres y polen con más frecuencia que las flores que extienden su longevidad al doble de tiempo (Teixido *et al.*, 2011).

Aunque la antesis floral de *O. cantabrigiensis* es variable a lo largo del día, la máxima apertura floral del perianto se observó entre las 13:00 y 14:00 h, y coincidió con la frecuencia más alta de visitantes florales y la receptividad del estigma (Hernández-Peña, 2016). La sincronía con los polinizadores es un mecanismo que maximiza el encuentro con estos insectos con el fin de garantizar la reproducción, y posiblemente reducir los casos de florivoría (Augspurger, 1983). Por ejemplo, *Tillandsia deppeana* (Bromeliaceae) en Veracruz, México, coincide tanto en la floración como en la dispersión de semillas. Esta estrategia incrementa la probabilidad de recibir colibríes polinizadores y reduce la visita de granívoros (García-Franco *et al.*, 2001). Asimismo, cuando los polinizadores visitan las flores de *O. cantabrigiensis* pueden encontrar una gran disponibilidad de recursos, es por ello que la colecta de polen y néctar son las actividades más recurrentes. En este estudio se encontraron hasta 1000 granos de polen por saco polínico, sin embargo, Hernández-Peña (2016) establece que en una flor completa se pueden encontrar hasta 373,756.75 (\pm 5.91

SE) granos de polen. Además, la producción de néctar es constante a lo largo del día y se reduce con respecto a la demanda de polinizadores. Sin embargo, en 2018 la producción de néctar varió a lo largo del día, cambios que pueden relacionarse con las condiciones meteorológicas, al consumo que realizan los visitantes florales y a la reabsorción del néctar. Con respecto a este último aspecto, es posible que las flores que no fueron polinizadas en las primeras horas de la mañana o en aquellas de antesis tardía, las flores no reabsorbieran el néctar y entonces fuese posible obtener un mayor volumen de esta recompensa en las flores (Ortiz *et al.*, 1996).

Finalmente, en *O. cantabrigiensis* existen mecanismos morfológicos que reducen la incidencia de ataque. Es el caso de las espinas y glóquidas que se encuentran en los cladodios, el pericarpelo de las estructuras reproductivas y en el pericarpio de los frutos. Aún en presencia de estas barreras mecánicas la florivoría es abundante. En el desierto Chihuahuense las ratas magueyeras consumen las estructuras vegetativas y reproductivas de las cactáceas porque tienen la habilidad de desplazarse entre las espinas (Gutiérrez, 2004). Los roedores que atacan a *O. cantabrigiensis* posiblemente tienen la misma habilidad de la rata magueyera, ya que se observó que son capaces de desplazarse sobre especies vegetales con espinas, habilidad que facilitaría la florivoría de las estructuras reproductivas.

5.6 Visitantes florales

De acuerdo con la fenología floral de *O. cantabrigiensis* tal como flores de antesis diurna, con producción constante de néctar y polen, así como a la presencia de abejas solitarias como polinizadores de la especie, se puede plantear a la melitofilia como síndrome de polinización (Hernández-Peña, 2016). Los polinizadores encontrados entre 2017 y 2018 coinciden con los descritos por Hernández-Peña en 2016: *Apis mellifera*, *Ashmeadiella opuntiae*, *Bombus pensylvanicus*, *Ceratina* sp., *Diadasia* sp., *Lithurgus*

apicalis y *Macrotera sinaloana*. Sin embargo, reporta la presencia de *Augochlorella* sp., *Augochloropsis* sp., *Halictinae* sp., *Lasioglossum* sp. y *Megachile* sp. que no fueron observados en esta investigación y *Melissodes* sp. y *Augochlora* sp. no se registraron en 2016. De acuerdo con Hernández-Peña (2016), los visitantes más frecuentes son abejas solitarias: *Diadasia* sp., *Lithurge* sp., *Ceratina* sp. y *Augochloropsis* sp. En este estudio los polinizadores más frecuentes fueron *Diadasia* sp. y *Macrotera sinaloana*. La frecuencia alta de individuos del género *Diadasia* puede deberse a que es uno de los grupos de polinizadores que tiene una relación estrecha con las especies de *Opuntia* ya que han evolucionado en conjunto (Mandujano *et al.*, 1996; Reyes-Agüero *et al.*, 2006; Munguía-Soto, 2016). Los polinizadores antes descritos también visitan otras especies de cactáceas. *Myrtillocactus geometrizans* recibe visitas de *Apis mellifera*, *Megachile* sp., *Augochlorella* sp., *Lasioglossum* sp., *Macrotera* sp. y *Bombus* sp. (Cano, 2017). En *A. retusus* se registra *Apis mellifera* y *Augochlora* sp. (Cárdenas-Ramos, 2015) y en *A. fissuratus* los polinizadores *Lasioglossum* sp., *Megachilidae* sp. y *Diadasia* sp. (Martínez-Peralta y Mandujano, 2011), por lo que se sugiere que la interacción entre abejas polinizadoras y cactáceas es generalista (Munguía-Soto, 2016).

En las flores de *O. cantabrigiensis* es posible encontrar individuos del género *Narnia* y *Chelinidea* (Hemiptera: Coreidae) que no causan daño visible en las estructuras reproductivas en las que se posan, aunque ambos géneros están clasificados como plagas de *Opuntia*. Particularmente el género *Chelinidea* es fitófago y dentro del género *Narnia* se reporta que la especie *Narnia femorata* es frugívora y florívora de varias especies de *Opuntia* tal como *Opuntia humifusa* y *O. imbricata* (De Lestang y Miller, 2009). Palomares-Pérez *et al.*, (2012) además, describen hábitos herbívoros ya que se alimentan de los tejidos de los cladodios jóvenes e impiden su correcto crecimiento, esto genera que los

cladodios maduros tengan forma de corazón. Con respecto a esta última característica, es posible que en *O. cantabrigiensis* los individuos del género *Narnia* se alimenten de las pencas jóvenes porque se observaron cladodios con apariencia acorazonada, sin embargo, se recomienda hacer más estudios al respecto. En *O. cantabrigiensis* los individuos de la familia Cerambycidae son herbívoros de los cladodios, aunque no representan una amenaza en la permanencia de la población porque la interacción es inusual, sin embargo, son herbívoros que tienen efectos negativos en otras especies de cactáceas. Por ejemplo, en *Astrophytum asterias* el cerambícido *Moneilema semipunctatum* realiza una perforación en el centro de la planta y ocasiona la muerte del 40% de los individuos en su mayoría de talla pequeña (Martínez-Ávalos *et al.*, 2008).

Se observó un individuo de la familia Vespidae alimentarse de néctar. Los véspidos se alimentan principalmente de artrópodos, aunque también puede coleccionar hojas y flores que utilizan en la construcción de sus nidos, o néctar que permite alimentar a las crías (Colomo y Berta, 2005). Las hormigas *Pseudomyrmex gracilis* removieron el polen y consumen néctar de flores con daño de *O. cantabrigiensis*. Existen reportes que demuestran que las hormigas *P. gracilis* visitan a algunas especies de *Opuntia* de las que obtienen néctar de los nectarios extraflorales. A cambio, las plantas reciben protección contra herbívoros, interacción denominada mirmecofilia. Debido a que en *O. cantabrigiensis* aparentemente no hay nectarios externos, las hormigas roban el néctar de las flores dañadas sin protegerlas.

Los coleópteros de la subfamilia Dasytinae (Coleoptera) realizan recorridos sobre el perianto, la base de los nectarios, las anteras y en algunas ocasiones sobre el estigma de las flores de *O. cantabrigiensis*. Aunque estos visitantes tocan el estigma, no se consideraron como polinizadores porque esta actividad se registró en sólo tres ocasiones. No se descarta

la posibilidad de que promuevan la deposición de polen en el estigma, sin embargo, esta sería por autofertilización porque en raras ocasiones se desplazan hacia otras flores del mismo o de diferentes individuos. De acuerdo con lo anterior, los coleópteros que permanentemente se encontraron en las flores abiertas y cerradas, sobre los filamentos y consumiendo el polen de las anteras se consideraron como polinívoros de *O. cantabrigiensis*. Este patrón conductual se presenta en otras cactáceas y se reportó previamente por Hernández-Peña (2016). En *Lophophora diffusa* los escarabajos del género *Trichochrous* sp. (Melyridae) entran en las flores incluso antes de la apertura del perianto, permanecen en ellas y consumen el polen de las anteras (Briseño-Sánchez, 2016).

Los florívoros de *O. cantabrigiensis* han sido descritos en otras especies vegetales. Los hemípteros de la subfamilia Lygaeinae se encuentran dentro de la familia Lygidae, grupo de insectos que es reconocido mundialmente por generar la pérdida de cultivos por sus hábitos herbívoros, predadores y fitófagos (Pall, 2014). Por ejemplo, en los cultivos de fresa del Valle del Hualar en Perú, las ninfas y los adultos del género *Nysius* sp. (Lygidae) se alimentan de las semillas de la fresa. La obtención del recurso implica la destrucción de los aquenios y la deformación de los frutos maduros por la muerte del tejido o pulpa donde se ubican las semillas (González-Bustamante y Díaz-Arriola, 1994). En buena parte del Desierto Chihuahuense (Chihuahua, Coahuila, Durango y San Luis Potosí) en México, existen asociaciones específicas entre individuos de la familia Lygidae y el género *Opuntia*, para el cual estos insectos son fitófagos (Rocha Flores *et al.*, 2017). Además, de sus hábitos herbívoros, la familia Lygidae coincide con la fenología reproductiva de *O. cantabrigiensis*, lo que podría facilitar la obtención de recursos. Gómez-Martínez (2006) en Nicaragua registró la mayor abundancia de individuos del género *Geocoris* sp. (Lygidae) en marzo. Cervantes-Peredo y Elizalde-Amelco (2007) en Guerrero y Oaxaca (México)

observan el incremento poblacional de *Oncopeltus* (*Oncopeltus*) *sexmaculatus* en marzo, periodo en el que *O. cantabrigiensis* inicia la floración y es posible encontrar más botones florales, fuente principal de alimento de los individuos de la subfamilia Lygaeinae.

Las hormigas del género *Liometopum* (Formicidae) colectaron polen y pequeños segmentos del perianto de flores dañadas, sin embargo, son actividades poco comunes ya que las hormigas son principalmente nectarívoras y en menor medida polínívoras y/o florívoras (Lara Juárez *et al.*, 2015). Patrones similares se observan en las flores de *Ariocarpus retusus* a las que las hormigas remueven las anteras y los pétalos de plantas cercanas a los hormigueros (Cárdenas-Ramos, 2015).

Cactophagus spinolae (Gyllenhal) (Coleoptera) conocido como picudo del nopal, es un insecto que se distribuye en México y se incluye dentro de las ocho plagas que atacan al género *Opuntia* (Rocha Flores *et al.*, 2017). Se alimenta de los cladodios jóvenes y oviposita sus larvas en los cladodios más viejos. Desde su estado larval hasta alcanzar su estadio adulto, consumen los tejidos internos de los cladodios hasta su desprendimiento (Orduño-Cruz y Venegas-Rico, 2018). Los individuos que son atacados por *C. spinolae* presentan galerías y manchas de color marrón en sus cladodios que indican la pudrición de los tejidos (Orduño-Cruz y Venegas-Rico, 2018). En este estudio se observaron estas características diagnósticas en los cladodios (observaciones personales), y sugiere que *C. spinolae* lleva a cabo su ciclo de vida en *O. cantabrigiensis* e interfiere en su crecimiento y sobrevivencia, ya que entre 2017 y 2018 se registró la muerte de nueve individuos adultos, sin embargo, se recomienda hacer más estudios al respecto. *Cactophagus spinolae* además podría influir en el éxito reproductivo de *O. cantabrigiensis* al alimentarse del gineceo de los botones florales maduros e inmaduros, porque se observó que este tipo de daño, influye negativamente en los visitantes florales, el *fruit-set*, el *seed-set* y la capacidad germinativa

de las semillas. En la literatura no se encontraron datos que indiquen hábitos florívoros de *C. spinolae*, sólo se registró la presencia del insecto en el 1% de las brácteas florales de *Hylocereus* sp. sin generar daño aparente (Ramírez-Delgadillo *et al.*, 2011). La descripción de la florivoría de *C. spinolae* es un registro nuevo en *Opuntia*.

Los ortópteros son insectos que también son reconocidos por sus actividades herbívoras. En *O. cantabrigiensis* se registraron ortópteros que se alimentan del polen y del perianto de las flores abiertas. Este patrón de florivoría no interfiere en el éxito reproductivo de la especie puesto que no es constante (22 flores) e intensa, ya que en las flores dañadas se elimina menos del 25% de los segmentos del perianto. El efecto antagónico de la florivoría sería evidente si la actividad de los ortópteros fuera más intensa, tal y como ocurre en *Ariocarpus kotschoubeyanus* donde los ortópteros se alimentan casi por completo el perianto de las flores. La florivoría reduce la formación de frutos y el reclutamiento de nuevos individuos en la población, por la ausencia de semillas en los frutos (Arroyo Pérez, 2014).

Las ninfas y adultos de *Latiblattella tarasca* (Blattodea) tienen hábitos nocturnos y se alimentan del polen y de segmentos del perianto de las flores cerradas de *O. cantabrigiensis*. Debido a que el forrajeo es poco intenso y la florivoría es específica de flores en post anthesis o seniles, es posible que el orden Blattodea no intervenga en la producción de frutos y de semillas de *O. cantabrigiensis*, sin embargo, se deja abierta la posibilidad de que sea un potencial polinizador de las flores de anthesis nocturna de la especie de estudio. En algunas especies de *Passiflora* sp., las cucarachas se alimentan de la corola de las flores cuando estas se encuentran en la fase tres o cerradas. El daño causado por los insectos no es relevante en el éxito reproductivo de la planta (Amela García, 1999).

Los roedores son organismos voraces de hábitos nocturnos, que se encuentran en una gran diversidad de ecosistemas. Son considerados granívoros, aunque su dieta también incluye tejidos vegetales de plantas con alto contenido de fibra, o con tejidos carnosos como el de las cactáceas (Pacheco *et al.*, 2015). La rata de cola pincel (*Octodontomys gliroides*) del Valle de la Paz en los Andes, consume los tejidos carnosos y los frutos de algunas especies de *Opuntia* (Pacheco *et al.*, 2015). En *O. cantabrigiensis* aparentemente los roedores no se alimentan de las estructuras vegetativas, sin embargo, son considerados florívoros nocturnos de alto impacto, porque provocan el aborto de aproximadamente 30% de los botones florales maduros e inmaduros por año. En *O. cantabrigiensis* el ataque de los roedores tiene diversos efectos negativos en la reproducción: 1) evita la polinización por la ausencia de gineceo en las flores (estigma, estilo, ovario y óvulos), 2) incrementa el número de estructuras que se abortan, lo que repercute en el número final de frutos formados por planta, 3) la baja deposición de polen y óvulos fecundos por flor resulta en pocas semillas por frutos y 4) la intensidad de florivoría interfiere en la cantidad de recursos que una planta destina a las semillas e influye en su capacidad germinativa. Esto podría tener implicaciones a largo plazo en la dinámica poblacional, al reducir el establecimiento y reclutamiento de nuevos individuos (McCall e Irwin, 2006).

Conclusión

La florivoría es una interacción muy intensa en la población de *O. cantabrigiensis*, afecta principalmente los botones florales a los cuales florívoros del orden Rodentia y el coleóptero *Cactophagus spinolae* remueven el perianto, los estambres y el gineceo. Debido a la intensidad de la florivoría, las estructuras se abortan antes de concluir el periodo reproductivo. La reducción en la cantidad, calidad y arreglo de las flores por planta podría

modificar la eficacia de los polinizadores, la cantidad de polen que se exporta a las flores vecinas y a largo plazo, modificar el sistema de cruce. El efecto de la florivoría en la función femenina reduce la formación de frutos por la ausencia de gineceo y el aborto constante de los botones florales. La florivoría de la función masculina, restringe la visita de los polinizadores en flores dañadas por la poca disponibilidad de recompensas (polen). La baja o nula deposición de polen en el estigma, reduce la formación de semillas por fruto. *Opuntia cantabrigiensis* tiene mecanismos que le permiten resguardar un excedente de frutos al final del periodo de reproducción, entre ellos se encuentra la producción masiva de botones florales, individuos con gran despliegue floral (botones y flores) y longevidad floral corta. Sin embargo, la florivoría puede tener efectos demográficos futuros. El establecimiento de nuevos individuos puede comprometerse por la formación baja de frutos, semilla y la reducción en la capacidad germinativa, que se suman a las características intrínsecas de las cactáceas tales como ciclos de vida largos, crecimiento lento y distribución restringida.

Anexo 1. Comparación de *fruit-set* y *seed-set* entre flores sin daño y flores con florivoría natural del perianto y de gametos-perianto.

Fruit-set

Variables

| Estadístico | Modelo Lineal Generalizado (GLM) |
|-----------------------|--|
| Variable de respuesta | Frutos formados |
| Factor | Tipo de florivoría |
| Distribución | Binomial (0 = fracaso o no formación de frutos y 1 = éxito o fruto formado) |
| Link | Logit |

Expresión matemática

$$\exp \left\{ \frac{y\theta - b\theta}{a\phi} + c(y\phi) \right\}$$

donde θ es el parámetro canónico, ϕ es un parámetro *nuisance* y las funciones $a()$, $b()$, y $c()$ son conocidas.

Función de enlace o link

Binomial: $Y \sim B(n, p)$

Consideramos $\frac{Y}{n}$ = proporción de éxitos

$$E \frac{Y}{n} = p = \frac{e^\theta}{1 + e^\theta} = \frac{1}{1 + e^{-\theta}}$$

Seed-set

Variables

| Estadístico | Modelo Lineal Generalizado (GLM) |
|-----------------------|----------------------------------|
| Variable de respuesta | Semillas por fruto |
| Factor | Tipo de florivoría |
| Distribución | Poisson |
| Link | Log |

Expresión matemática

$$\exp \left\{ \frac{y\theta - b\theta}{a\phi} + c(y\phi) \right\}$$

donde θ es el parámetro canónico, ϕ es un parámetro *nuisance* y las funciones $a()$, $b()$, y $c()$ son conocidas.

Función de enlace o link

Poisson: $Y \sim P(\lambda)$

$$E(Y) = \lambda = e^{\theta}$$

Anexo 2. Comparación de la capacidad germinativa de las semillas que provienen de flores sin daño, contra las semillas procedentes de flores con niveles distintos de florivoría natural.

VARIABLES

| Estadístico | Modelo Lineal Generalizado (GLM) |
|-----------------------|----------------------------------|
| Variable de respuesta | Semillas germinadas |
| Factor | Tipo de florivoría |
| Distribución | Quasibinomial |
| Link | Logit |

Expresión matemática:

$$\exp \left\{ \frac{y\theta - b\theta}{a\phi} + c(y\phi) \right\}$$

donde θ es el parámetro canónico, ϕ es un parámetro *nuisance* y las funciones $a()$, $b()$, y $c()$ son conocidas.

Función de enlace o link

Binomial: $Y \sim B(n, p)$

Consideramos $\frac{Y}{n}$ = proporción de éxitos

$$E \frac{Y}{n} = p = \frac{e^\theta}{1 + e^\theta} = \frac{1}{1 + e^{-\theta}}$$

Anexo 3. Comparación de la frecuencia de visitantes florales entre tres tratamientos de florivoría y el grupo control (flores sin daño).

Variables

| | |
|-----------------------|-----------------------------------|
| Diseño experimental | Bloques estratificado |
| Estadístico | Modelo Lineal Generalizado (GLM) |
| Variable de respuesta | Frecuencia de visitantes florales |
| Factor | Nivel de florivoría experimental |
| Distribución | Poisson |
| Link | Logit |

Expresión matemática:

$$\exp \left\{ \frac{y\theta - b\theta}{a\phi} + c(y\phi) \right\}$$

donde θ es el parámetro canónico, ϕ es un parámetro *nuisance* y las funciones $a()$, $b()$, y $c()$ son conocidas.

Función de enlace o link

Poisson: $Y \sim P(\lambda)$

$$E(Y) = \lambda = e^\theta$$

LITERATURA CITADA

- Amela García, M. T. 1999. Biología floral y sistema reproductivo de especies nativas de *Passiflora* (Passifloraceae) de la Argentina. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Buenos Aires, Argentina.
- Arroyo Pérez, E. 2014. Características de la Historia de Vida de *Ariocarpus kotschoubeyanus* (CACTACEAE) en el Estado de Querétaro. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma Metropolitana Iztapalapa. Ciudad de México, México.
- Ashman, T. L. 1994. A dynamic perspective on the physiological cost of reproduction in plants. *The American Naturalist* 144 (2): 300-316.
- Augspurger, C. K. 1981. Reproductive synchrony of a tropical shrub: experimental studies on effects of pollinators and seed predators on *Hybanthus prunifolius* (Violaceae). *Ecology* 62: 775-778.
- Augspurger, C. K. 1983. Phenology, flowering synchrony, and fruit set of six neotropical shrubs. *Biotropica* 15 (4): 257-267.
- Aximoff, I. y Freitas, L. 2009 Composição e comportamento de aves nectarívoras em *Erythrina falcata* (Leguminosae) durante duas florações consecutivas com 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.* En:
https://jolube.files.wordpress.com/2008/06/azorin_gomez_2008_hervbivoros.pdf,
última consulta: 20 de mayo de 2016.
- Barbera, G., Carimi, F., Inglese, P. y Panno, M. 1992. Physical, morphological and chemical changes during fruit development and ripening in three cultivars of prickly

- pear (*Opuntia ficus-indica* (L.) Miller). *Journal of Horticultural Science and Biotechnology* 67 (3): 307-3012. DOI: 10.1080/00221589.1992.11516253.
- Barrales-Alcalá, D. Carrillo-Ángeles, I. G. y Golubov, J. 2012. Nota sobre *Cotinis mutabilis* (Coleóptera: Scarabaeidae) alimentándose de frutos de *Opuntia robusta* (Cactaceae) en Cadereyta, Querétaro, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 57 (3): 86-91.
- Bolmgren, K. 1998. The use of synchronization measures in studies of plant reproductive phenology. *Oikos* 82: 411-415.
- Bravo-Hollis, H. 1978. Las Cactáceas de México. Volumen 1. UNAM. México, D. F.
- Briseño-Sánchez, M. I. 2016. Estructura poblacional y biología de la reproducción de *Lophophora diffusa* (Croizat) Bravo (Cactaceae) en Querétaro, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. Estado de México, México.
- Britton, N. L y Rose, J. N. 1919. *The Cactaceae. Descriptions and illustrations of plants of the cactus family*. Gibson Brothers. Washington, USA.
- Burgess, K. H. 1991. *Florivory: the ecology of flower feeding insects and their host plants*. Harvard University Press. Cambridge, USA.
- Campbell, D. R. 1985. Pollinator sharing and seed set of *Stellaria pubera*: competition for pollination. *Ecology* 66: 544-553. DOI: <https://doi.org/10.2307/1940403>.
- Cano Rodríguez, M. 2018. Biología floral y uso de *Mytillocactus geometrizans* (Mart. ex Pfeiff) Console (Cactaceae) en Cadereyta de Montes Querétaro, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México, México.

- Cárdenas-Ramos, D. 2015. Efecto de la florivoría en la reproducción de *Ariocarpus retusus* Scheidweiler en Miquihuana, Tamaulipas, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México, México.
- CEA-CONCYTEQ, W. E. 2019. Forecast for cadereyta, queretaro. <https://www.wunderground.com/history/monthly/mx/el-marqu%C3%A9s/MMQT/date/2017-1>. Fecha de la última consulta: 14 de marzo de 2019.
- Cervantes Mayagoitia, J. F. y Huacuja Zamudio, A. H. 2017. *Guía de los ácaros e insectos herbívoros de México Vol. 3. Ácaros e insectos dendrófagos de importancia agrícola y forestal*. Universidad Autónoma Metropolitana, México.
- 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.
- Chávez Martínez, R. J. y Hernández Magaña, R. 2009. Flora silvestre del Jardín Botánico Regional de Cadereyta "Ing. Manuel González de Cosío". Disponible en: <https://es.scribd.com/document/16178745/Flora-Silvestre-del-Jardin-Botanico-de-Cadereyta>.
- Colomo, M. V. y Berta, D. C. 2005. Los Ejemplares Tipo de Masarinae y Polistinae (Hymenoptera: Vespidae) depositados en la Colección del Instituto Fundación Miguel Lillo (IFML), Argentina. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 64: 71-84.
- Crawley, M. J. 1983. *Herbivory*. University of California Press. Berkeley, USA.
- Crawley, M. J. 1993, GLIM for Ecologist. Blackwell Scientific Publications. Oxford, USA.

- Cuevas-García, E., Alcalá-Guerra, A., Baños-Bravo, Y. E. 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.
- De Lestang, F. N. y Miller, C. W. 2009. Effects of Diet on Development and Survivorship of *Narnia femorata* Nymphs (Hemiptera: Coreidae). *Florida Entomologist Society* 92 (3): 511-512. DOI: <https://doi.org/10.1653/024.092.0317>.
- De Paz, M. y Raffaele, E. 2013. Cattle change plant reproductive phenology, promoting community changes in a post-fire *Nothofagus* forest in northern Patagonia, Argentina. *Journal of Plant Ecology* 6 (6): 459–467. DOI:10.1093/jpe/rtt004.
- Delgado-Sánchez, P., Ortega-Amaro, M. A., Jiménez-Bremont, J. F. y Flores, J. 2011. Are fungi important for breaking seed dormancy in desert species? Experimental evidence in *Opuntia streptacantha* (Cactaceae). *Plant Biology* 13: 154-159.
- Dohzono, I., Kawate Kunitake, Y., Yokoyama, J. y Goka, K. 2008. Alien bumblebee affects native plant reproduction through interactions with native bumblebees. *Ecology* 99 (11): 3082-3092.
- Ehrlén, J. 2015. Selection on flowering time in a life-cycle context. *Oikos* 124: 92-101.
- Elizondo, E. J., López, J. J. y Dueñez, G. J. 1987. *El Género Opuntia (Tournefort) Miller y su Distribución en el Estado de Coahuila*. 2ª Reunión Nacional sobre el Conocimiento y Aprovechamiento del Nopal. Instituto de Biología, UNAM, México.
- Espinosa Henríquez, F. L. 2017. Caracterización de semillas de diferentes accesiones de tunas (*Opuntia ficus-indica* (L.) Mill.), en relación a su ploidía y apomixis. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias Agronómicas, Universidad de Chile. Santiago, Chile.

- Figuroa Castro, D. M. 2001. Efecto de la herbivoría floral sobre el éxito reproductivo de *Dahlia coccinea* (Asteraceae) en el Pedregal de San Ángel. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad 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.
- García-Franco, J., Martínez, B. y Pérez, T. M. 2001. Humming bird Flower Mites and *Tillandsia* spp. (Bromeliaceae): Polyphagy in a Cloud Forest of Veracruz, México. *Biotropica* 33 (3): 558-542.
- Garrido, J. L., Rey, P. J. y Herrera, C. M. 2005. Fuentes de variación en el tamaño de la semilla de la herbácea perenne *Helleborus foetidus* L. (Ranunculaceae). *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 62(2): 115-125.
- Golubov, J. y Mandujano, M. C. 2009. ¿Porque los polinizadores visitan las flores?. *Casa del Tiempo* 21: 39-41.
- Gómez-Martínez, J. A. 2006. Descripción del comportamiento de insectos y enfermedades asociadas al cultivo de fresa (*Fragaria* spp., L.) en el municipio de la Sabana, departamento de Madriz. Tesis de Licenciatura. Facultad de Agronomía, Universidad Nacional Agraria. Managua, Nicaragua.
- Gómez-Otamendi, E., Ortiz-Arteaga, Y., Ávila-Gómez, E. S., Pérez-Toledo, G., *et al.* 2018. Diversidad de hormigas epigeas en cultivos de nopal tunero (*Opuntia albicarpa*) y matorrales de *Opuntia* spp. del estado de Hidalgo, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 89 (2): 454-465. DOI: <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2018.2.2293>.

- González-Bustamante, L. y Díaz-Arriola, S. 1994. *Nysius* sp. (Hemiptera-Lygaeidae) en fresa cultivada en el valle de Huaral (Lima). *Revista Peruana de Entomología* 36: 19-21.
- González-Leiva, L. 2017. Fenología reproductiva y polinización de *Harpalyce macrocarpa* (Fabaceae). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Central “Marta Abreu” de Las Villas. Santa Clara, Cuba.
- González-Vanegas, P. A., Baena, M. L. y Rös, M. 2018. Abejas nativas: nuestras vecinas inadvertidas. *Biodiversitas* 139: 2-5.
- Gramacho, M., Santander, T. y Farji-Brener, A. G. 2001. Efectos de la herbivoría sobre la cantidad de óvulos en *Loasa speciosa* (Loasaceae). *Revista Biológica Trópic* 49 (2): 513-516.
- Granados-Sánchez, D., Ruíz-Puga, P. y Barrera-Escorcía, H. A. D. 2008. Ecología de la herbivoría. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 14 (1): 51-63.
- Gudiño, W. y De la Barrera, E. 2014. Fenología reproductiva y tolerancia a temperaturas altas en *Stenocereus queretaroensis*. *Polibotánica* 37: 63-78.
- Gutiérrez, M. 2004. *Animales Extraordinarios del Desierto de Chihuahua*. Southwest Missouri State University. Missouri, USA.
- Hernández Aroca, M. D. 2012. Respuestas al cambio climático en la fenología de plantas y animales en la Región de Murcia. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Católica San Antonio. Murcia, España.
- Hernández-Peña, R. 2016. Biología reproductiva de *Opuntia cantabrigiensis* Lynch (Cactacea) en la localidad de Cadereyta de Montes, Querétaro, México. Tesis de

- Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México, México.
- Hidalgo, M. I. y Cabezudo, B. 1995. Producción de néctar en matorrales del Sur de España (Andalucía). *Acta Botanica Malacitana* 20: 125.
- Janzen, D. H. 1971. Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2: 465-492.
- JB, Jardines Botánicos. 2012. *Contribución a la conservación vegetal de México*. En: <http://www.biodiversidad.gob.mx/pais/emcv/pdf/JardinesBotanicos_baja.pdf>, última consulta: 14 de marzo de 2017.
- Kelly D. 1994. The evolutionary ecology of mast seeding. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 465–470.
- Krupnick, G. A. y Weis, A. E. 1999 .The effect of floral herbivory on male and female reproductive success in *Isomeris arborea*. *Ecology* 80 (1): 135–149.
- 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.
- Lara Juárez, P., Aguirre Rivera, J. R., Castillo Lara, P. y Reyes-Agüero, J. A. 2015. Biología y aprovechamiento de la hormiga de escamoles, *Liometopum apiculatum* Mayr (Hymenoptera: Formicidae). *Acta Zoológica Mexicana* 31 (2): 251-264.
- López Contreras, M. Y. 2013. Florivoría en *Ariocarpus kotschoubeyanus* (Cactaceae). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México, México.
- Lowenberg, G. J. 1994. Effects of floral herbivory on maternal reproduction in *Sanicula arctopoides* (Apiaceae). *Ecology* 75 (2): 359-369.

- Mandujano, M. C., Montaña, C. y Eguiarte, L. E. 1996. Reproductive ecology and inbreeding depression in *Opuntia rastrera* (Cactaceae) in the Chihuahuan Desert: why are sexually derived recruitments so rare?. *American Journal of Botany* 83: 63–70.
- Mandujano, M. C., Golubov, J. y Montaña, C. 1997. Dormancy and endozoochorous dispersal of *Opuntia rastrera* seeds in the Chihuahuan Desert. *Journal of Arid Environments* 36:259-266.
- Mandujano, M. C., Montaña, C. y Rojas-Aréchiga, M. 2005. Breaking seed dormancy in *Opuntia rastrera* from the Chihuahuan Desert. *Journal of Arid Environments* 62: 15-21.
- Mandujano, M. C., Plasencia López, L., Aguilar Morales, G., Jiménez Guzmán, G., *et al.* 2014. Sistema sexual de *Opuntia tomentosa* Salm-Dyck (Cactaceae, Opuntioideae) en un pedregal de origen volcánico. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 59 (4): 100-120.
- Marquis, R. J. 1988. Phenological variation in the neotropical understory shrub *Piperariefianum*: causes and consequences. *Ecology* 69: 1552-1565.
- Marquis, R. J. 1992. The selective impact of herbivores. *In: Plant Resistance to Herbivores and Pathogens: Ecology, Evolution, and Genetics*. Eds. Fritz, R.S. y Simms, E.L. The University of Chicago Press. Chicago, USA.
- Martínez-Ávalos, J. G., Golubov, J., Mandujano, M. C. y Jurado, E. 2008. Causas de mortalidad individual del “falso peyote” *Astrophytum asterias* (cactaceae); una cactácea amenazada: el efecto de daño de herbivoría en poblaciones mexicanas. *CienciaUAT* 3: 70-74.
- Martínez-Peralta, C. y Mandujano, M. C. 2011. Reproductive ecology of the endangered living rock cactus, *Ariocarpus fissuratus* (Cactaceae). *The Journal of the Torre y*

- Botanical Society* 138 (2): 145-155. DOI: <https://doi.org/10.3159/TORREY-D-10-00010.1>.
- McCall, A. C. e Irwin, R. E. 2006. Florivory: the intersection of pollination and herbivory. *Ecology Letters* 9 (12): 1351-1365.
- Méndez, M. 2017. *Useful indices in plant reproductive ecology*. En: <biodiversos.org/wp-content/uploads/2017/02/indices.pdf>, última consulta: 10 de abril de 2017.
- Mondragón Jacobo, C. y Bordelón, B. 2002. Presencia de apomixis en cruza de nopales mexicanos y su identificación molecular preliminar. *Revista Fitotecnia Mexicana* 25 (3): 247-252.
- Montiel, S. y Montaña, C. 2003. Seed bank dynamics of the desert cactus *Opuntia rastrera* in two habitats from the Chihuahuan Desert. *Plant Ecology* 166: 241-248.
- Mothershead, K. y Marquis, R. J. 2000. Fitness impacts of herbivory through indirect effects on plant–pollinator interactions in *Oenothera macrocarpa*. *Ecology* 81: 30-40.
- Munguía-Soto, E. O. 2016. Facilitación en la polinización por abejas generalistas y especialistas de cactáceas del semidesierto de Querétaro. Tesis de Maestría. Departamento de Biología, Universidad Autónoma Metropolitana. Ciudad de México, México.
- Nobel, P.S. y Castañeda, M. 1998. Seasonal, light, and temperature influences on organ initiation for unrooted cladodes of the prickly pear cactus *Opuntia ficus-indica*". *J. Amer. Soc. Hort.* 123 (1) : 47-51.
- Núñez Avellaneda, L. A. 2014. Patrones de asociación entre insectos polinizadores y palmas silvestres en Colombia con énfasis en palmas de importancia económica.

- Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias Bogotá, D.C., Universidad Nacional de Colombia. Bogota, Colombia.
- Orduño-Cruz, N. y Venegas-Rico, J. M. 2018. Arthropoda Mexicana: *Cactophagus spinolae* (Gyllenhal) "Picudo del nopal". *Boletín de la Sociedad Mexicana de Entomología* 4 (1): 13-17.
- Orozco-Segovia, A., Márquez-Guzmán, J., Sánchez-Coronado, M. E., Gamboa de Buen, A., *et al.*, 2007. Seed Anatomy and Water Uptake in Relation to Seed Dormancy in *Opuntia tomentosa* (Cactaceae, Opuntioideae). *Annals of Botany* 99(4): 581–592.
DOI: 10.1093/aob/mcm001
- Ortega González, P. F. 2016. Florivoría de *Neobuxbaumia mezcalaensis* (Cactaceae) en la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán, Puebla, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de México. Ciudad de México, México.
- Ortiz, P. L., Arista, M. y Talavera, S. 1996. Producción de néctar y frecuencia de polinizadores en *Ceratonia siliqua* L. (Caesalpiniaceae). *Anales Jardín Botánico de Madrid* 54: 540-546.
- Pacheco, L. F., Aparicio, J., Benavides, C., Escobar, M., *et al.* 2015. Interacciones entre plantas y animales en el Valle de La paz, Bolivia. En: *Historia natural de un valle en los Andes: La Paz*. Eds. Moya, I., Meneses, R. I. y Sarmiento, J. Instituto de Ecología, UMSA. Bolivia.
- Paige, K. N. 1992. Overcompensation in Response to Mammalian Herbivory: From Mutualistic to Antagonistic Interactions. *Ecology* 73 (6): 2076-2085.

- Pall, J. L. M. 2014. Biodiversidad y conservación de Hemiptera: Heteroptera (Insecta) en la provincia de La Pampa, Argentina. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. Argentina.
- Pellmyr, O. y Huth, C. J. 1994. Evolutionary stability of mutualism between yucca and yucca moths. *Nature* 372: 257-260.
- Palomares-Pérez, M., Galeana-de la Cruz, M., Carrillo-Fonseca, C. y Sancén-Plaza, A. 2012. Reporte de *Narnia femorata* Stal (Hemiptera: Coreidae) sobre *Opuntia ficus indica* L. (Miller) en Milpa Alta, Ciudad de México. *Southwestern Entomologist* 37: 3.
- Pimienta-Barrios, E. y Nobel, P. S. 1995. Reproductive characteristics of pitayo (*Stenocereus queretaroensis*) and their relationships with soluble sugars and irrigation. *Journal of American Society of Horticultural Science* 120: 1082-1086.
- Piña, H. H., Montaña, C. y Mandujano, M. C. 2010. *Olycella* aff. *Junctolineella* (Lepidoptera: Pyralidae) florivory en *Opuntia microdasys*, a Chihuahuan Desert endemic cactus. *Journal of Arid Environments* 74 (8): 918-923.
- 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.
- R Core Team. 2017. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. En: <https://www.R-project.org/>.
- Ramírez-Delgadillo, J. J., Rodríguez-Leyva, E., Livera-Muñoz, M., Pedroza-Sandoval, A., et al. 2011. First report of *Cactophagus spinolae* (Gyllenhal) (Coleoptera:

- Curculionidae) on three species of *Hylocereus* (Cactaceae) in Morelos, México. *Acta zoológica mexicana* 27 (3): 863-866.
- Reyes Agüero, J. A., Aguirre R., J. R. y Valiente-Banuet, A. 2006. Reproductive biology of *Opuntia*: a review. *Journal of Arid Environments* 64 (4): 549–585.
- Rocha Flores, F. G., García Martínez, O., Villarreal Quintanilla, J. A. y Sánchez Peña, S. R. 2017. Especies de Hemiptera-Heteroptera asociadas a *Opuntia* spp. y *Nopalea* spp. en el desierto chihuahuense mexicano. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas* 8 (8): 1773-1784.
- Rojas-Aréchiga, M., Aguilar, K. M., Golubov, J., y Mandujano, M. C. 2011. Effect of gibberellic acid on germination of seeds of five species of cacti from the Chihuahuan desert, Northern Mexico. *The Southwestern Naturalist* 56 (3): 393–400.
- Salas Araiza, M. D., Alatorre García, P. y Uribe González, E. 2006. Contribución al conocimiento de los Acridoideos (Insecta: Irthoptera) del estado de Querétaro, México. *Acta Zoológica Mexicana* 22 (2): 33-43.
- Sánchez-Lafuente, A. M. 2007. Corolla Herbivory, Pollination Success and Fruit Predation in Complex Flowers: An Experimental Study with *Linaria lilacina* (Scrophulariaceae). *Annals of botany* 99 (2): 355–364.
- 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.
- Schlesinger, W. H., Reynolds, J. F., Cunningham, G. L., Huenneke, L. F., *et al.* 1981. Insect herbivore relationship to the state of the host plant: Biotic regulation of ecosystem nutrient Cycling through ecological succession. *Oikos* 37 (1): 126-130.

- Silvertown, J. W. 1980. The evolutionary ecology of mast seeding in trees. *Biological Journal of the Linnean Society* 14: 235–250.
- Staton, M. L. y Preston, R. E. 1988. Ecological consequences and phenotypic correlates of petal size variation in wild radish, *Raphanus sativus* (Brassicaceae). *American Journal of Botany* 75 (4): 528-539.
- Strauss, S. Y. y Agrawal, A. A. 1999. The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology and Evolution* 14 (5): 179–185.
- Teixido, A. L., Méndez, M., y Valladares, F. 2011. Flower size and longevity influence florivory in the large-flowered shrub *Cistus ladanifer*. *Acta Oecologica* 37: 418-421.
- Thomson, J. D. 2010. Flowering phenology, fruiting success and progressive deterioration of pollination in an early-flowering geophyte. *The Royal Society* 365: 3187-3199.
- Tsuji, K. y Ohgushi, T. 2018. Florivory indirectly decreases the plant reproductive output through changes in pollinator attraction. *Ecology and Evolution* 8: 2993–3001. DOI: <https://doi.org/10.1002/ece3.3921>.
- Valverde, T., Meave, J. A., Carabias, J. y Cano-Santana, Z. 2005. *Ecología y Medio Ambiente*. Pearson, México.
- Vargas Mendoza, A. Flores Hernández, A. y Basaldua Suárez, J. F. 2008. Dinámica poblacional de las principales plagas de nopal *Opuntia* spp. en la zona semiárida de Querétaro. *Revista Chapingo Serie Zonas Áridas* 7 (1): 21-27.
- Verela, C. W., Taisma, M. A. y Castañeda, C. 2010. Manipulación de las flores de *Ludwigia peruviana* (L.) H. Hara (onagraceae) y su efecto sobre la frecuencia de visitas de insectos polinizadores. *Faraute de Ciencias y Tecnología* 8 (1): 18-26.
- Zar, J. H. 1984. *Biostatistical analysis*, 2nd ed., Prentice Hall. New Jersey, USA.