



Casa abierta al tiempo
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA
METROPOLITANA

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

I z t a p a l a p a

Implicaciones de la asociación de nodricismo sobre la biología reproductiva y
establecimiento de nuevos individuos, de *Mammillaria carnea*.

TESIS

Que para obtener el grado de

Maestra en Biología

PRESENTA

Marisol Martínez Ramos

Fecha

28-Noviembre-2016

Director de Tesis: Dr. Alejandro Zavala Hurtado

Asesora: Dra. María Del Carmen Mandujano Sánchez

Asesor: Dr. Jordan Golubov Figueroa

La Maestría en Biología de la
Universidad Autónoma Metropolitana
pertenece al Padrón de
Postgrados de Calidad del CONACyT.



Casa abierta al tiempo

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

ACTA DE EXAMEN DE GRADO

No. 00147

Matrícula: 2143800722

IMPLICACIÓN DE LA ASOCIACIÓN DE NODRICISMO SOBRE LA BIOLOGÍA REPRODUCTIVA Y ESTABLECIMIENTO DE NUEVOS INDIVIDUOS DE *Mammillaria carnea*

En la Ciudad de México, se presentaron a las 12:00 horas del día 28 del mes de noviembre del año 2016 en la Unidad Iztapalapa de la Universidad Autónoma Metropolitana, los suscritos miembros del jurado:

- DR. PEDRO LUIS VALVERDE PADILLA
- DRA. MARIA DEL CARMEN MANDUJANO SANCHEZ
- DR. GABRIEL ARROYO COSULTCHI
- DR. JORDAN KYRIL GOLUBOV FIGUEROA

Bajo la Presidencia del primero y con carácter de Secretario el último, se reunieron para proceder al Examen de Grado cuya denominación aparece al margen, para la obtención del grado de:

MAESTRA EN BIOLOGIA

DE: MARISOL MARTINEZ RAMOS

y de acuerdo con el artículo 78 fracción III del Reglamento de Estudios Superiores de la Universidad Autónoma Metropolitana, los miembros del jurado resolvieron:

APROBAR

Acto continuo, el presidente del jurado comunicó a la interesada el resultado de la evaluación y, en caso aprobatorio, le fue tomada la protesta.



MARISOL MARTINEZ RAMOS
ALUMNA

REWSÓ

LIC. JULIO CÉSAR DE LANA ISASSI
DIRECTOR DE SISTEMAS ESCOLARES

DIRECTORA DE LA DIVISIÓN DE CBS

DRA. EDITH PONCE ALQUICIRA

PRESIDENTE

DR. PEDRO LUIS VALVERDE PADILLA

VOCAL

DRA. MARIA DEL CARMEN MANDUJANO SANCHEZ

VOCAL

DR. GABRIEL ARROYO COSULTCHI

SECRETARIO

DR. JORDAN KYRIL GOLUBOV FIGUEROA

El Jurado designado por la
División de Ciencias Biológicas y de la Salud
de la Unidad Iztapalapa aprobó la tesis que presentó
Marisol Martínez-Ramos

28 de Noviembre de 2016

Jurado

Presidente: Dr. Pedro Luis Valverde Padilla

Secretario: Dr. Jordan Golubov Figueroa

Vocal: Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez

Vocal: Dr. Gabriel Arroyo Cosultchi

DEDICATORIA

A mi familia que está apoyándome siempre y que en todo momento se encuentra en mi corazón.

A todas las personas que me inspiran a seguir aprendiendo y me enseñaron a amar la ciencia.

A todas aquellas personas que saben que la ignorancia sobre la biodiversidad y la forma en la que nos relacionamos con ella, es aún enorme, y es un problema no solo para los científicos sino para todos.

“Por el placer que obtiene del descubrimiento de nuevas verdades, el científico es en parte poeta, y por el placer que obtiene de nuevas maneras de expresar viejas verdades, el poeta es en parte científico”.

E.O.W.

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), por la beca otorgada dentro del programa de excelencia académica del posgrado.

Mis agradecimientos a el Dr. Alejandro Zavala Hurtado, a la Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez y al Dr. Jordan Golubov Figueroa, por permitirme aprender de ustedes, por su apoyo durante todo este tiempo, por dejarme molestarlos con mis dudas, por su disponibilidad para aceptar la asesoría de este trabajo, por las aportaciones hechas al mismo.

Al Dr. Gabriel Arroyo por la disponibilidad para asesorar esta tesis y por cada una de sus observaciones, comentarios y correcciones muy acertadas.

Al Dr. Pedro Luis Valverde por su disponibilidad de ser participe en las correcciones hechas a esta tesis.

A la Dra. Gabriela Castaño Meneses, a él Biól. Alejandro Navarrete y a él Biól. Jorge Orendain Méndez por su ayuda para la identificación de los visitantes florales de este trabajo, gracias por enseñarme a montar insectos y tener la paciencia para explicarme paso a paso.

A la M. en B. Esperanza Cordova, a la M. en B. Monserrat Jiménez, a la M. en C. María del Carmen Herrera Fuentes, a la M. en C. Arizbe Ponce Bautista, y al M. en B. Luis Alberto Bernal Ramírez, por acompañarme a Zapotitlán y apoyarme en las salidas a campo siempre, por ayudarme a sembrar y realizar valiosas observaciones, por acompañarme a tomar el solecito del Valle de Tehuacán.

A el Sr. Pedro Guadalupe Miranda Pacheco sin su ayuda este trabajo no hubiera sido posible, gracias por enseñarme sobre las plantas, animales, la historia, geografía de Zapotitlán de las Salinas.

ÍNDICE

RESUMEN	1
ABSTRACT	2
I. INTRODUCCIÓN	
1. <i>Diversidad del género Mammillaria en México</i>	3
2. <i>Biología reproductiva y éxito reproductivo</i>	4
3. <i>Factores que influyen sobre la biología reproductiva y el éxito reproductivo</i>	5
4. <i>Interacciones entre planta y visitantes florales</i>	8
5. <i>Establecimiento de nuevos individuos y el papel de la facilitación</i>	10
II. ANTECEDENTES	12
III. JUSTIFICACIÓN	15
IV. PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN	15
V. HIPÓTESIS	15
VI. OBJETIVOS	
<i>Objetivo General</i>	16
<i>Objetivos específicos</i>	16
VII. MÉTODOS	
1. <i>Sistema nodriza-protégido de Prosopis laevigata y Mammillaria carnea</i>	17
2. <i>Especies de estudio</i>	18
3. <i>Distribución espacial</i>	19
4. <i>Fenología y producción de estructuras reproductivas</i>	21
5. <i>Morfometría, sistema de apareamiento y marcha floral</i>	23
6. <i>Registro de visitantes florales interacciones planta-polinizador y planta-herbívoro</i>	25
7. <i>Germinación y supervivencia de nuevos individuos</i>	26
VIII. RESULTADOS	
1. <i>Distribución dentro del área de estudio y densidad poblacional de Mammillaria carnea</i>	27
2. <i>Fenología y producción de estructuras reproductivas</i>	30
3. <i>Morfometría, marcha floral y sistema de apareamiento de Mammillaria carnea</i>	32
4. <i>Registro de visitantes florales</i>	34
5. <i>Germinación y supervivencia s</i>	38
IX. DISCUSIÓN Y CLONCLUSIONES	39
X. LITERATURA CITADA	49

RESUMEN

Mammillaria carnea Zucc. ex Pfeiff. es una cactácea globosa que se distribuye en los estados de Oaxaca, y Puebla, se sabe que presenta asociación de nodricismo y que al igual que para otras cactáceas su establecimiento se encuentra relacionado con dicha interacción. En esta interacción la planta nodriza provee de condiciones microclimáticas que protegen a la planta protegida frente a las condiciones ambientales que serían más severas si no se presentara esta interacción, posibilitando así el establecimiento y crecimiento de los individuos. No obstante algunos individuos pueden encontrarse en espacios sin protección de la nodriza, por esta razón en el presente trabajo se aborda la interacción nodriza- protegido y planta-polinizador durante la etapa reproductiva de *Mammillaria carnea*, y al inicio del ciclo de vida la planta, mediante pruebas de germinación, y tiene como objetivo determinar si la condición de asociación de nodricismo o sin nodriza, tiene efectos sobre las estrategias que las plantas poseen para la reproducción sexual exitosa y establecimiento exitoso. En este trabajo se evaluó la germinación, fenología reproductiva y caracteres florales, además de la frecuencia y duración de visitantes florales, de individuos de *M. carnea* que presentan o no asociación con *P. laevigata*. Se encontró que la condición en la que se encuentran los individuos de *M. carnea* tiene efectos sobre biología reproductiva de esta especie.

ABSTRACT

Mammillaria carnea Zucc. Ex Pfeiff. is a globose cactus that is distributed in the states of Oaxaca and Puebla. It is known to have facilitation with shrubby species and that as for other cacti their establishment is related to this interaction. In the interaction, the nurse plant provides microclimatic conditions that protect protege against severe environmental conditions, thus enabling the establishment and growth of individuals. Nevertheless, some individuals can be found in spaces without protection of the nurse, and therefore the purpose of this research is to determine if the nurse-protege interaction has any effect on the reproductive success and successful establishment. Towards this end, germination, reproductive phenology and floral traits were evaluated, in addition to the frequency and duration of floral visitors of *M. carnea* individuals with and without association with *P. laevigata*. The condition in which the individuals of *M. carnea* are found had effects on the reproductive biology of this species.

I. INTRODUCCIÓN

1. *Diversidad del género Mammillaria en México.*

La diversidad más notable dentro de la familia Cactaceae en México se da dentro del género *Mammillaria* (Haworth.) uno de los más importantes, al ser de los más diversificados con 171 especies (Anderson, 2001). Arias et al., (1997) mencionan que en la región de Tehuacán se presenta más del diez por ciento de las especies del género *Mammillaria* en el mundo.

Algunas especies del género *Mammillaria* presentan rangos de distribución geográfica limitados y los endemismos son muy frecuentes. Esta rareza geográfica es de gran interés biológico, y capta la atención de coleccionistas, provocando que estas especies se encuentren sujetas a la extracción y comercialización ilegal, motivo por el cual se vuelven importantes para la biología de la conservación. Muchas de estas especies se incluyen en listas rojas de especies en riesgo de extinción, como en la NOM-059-SEMARNAT-2010, con 109 especies incluidas; 55 especies en lista roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) y, en el Convenio sobre Comercio Internacional de Especies Amenazadas (CITES) Apéndice I se enlistan dos especies, *M. pectinifera* y *M. solisioides*. Cerca del 90% de las especies del género *Mammillaria* se distribuyen en México, es el género más diverso de cactáceas en el mundo, además de ser el taxón vegetal que tiene la más alta proporción de especies endémicas en el país (Hernández y Gómez-Hinostrosa, 2015). Arias et al., (1997) reportan que México es el centro de diversificación del género. Sin embargo, de los pocos estudios que se han realizado en *Mammillaria*, abordan principalmente características morfológicas, fisiológicas y son escasos los estudios que consideran aspectos de la biología reproductiva; en particular del género se conocen en:

M. grahamii (Bowers, 2002), *M. hutzilopochtli* (Flores-Martínez *et al.*, 2013), *M. pectinifera* (Valverde *et al.*, 2015) y *M. humboldtii*; (Martínez-Ramos *et al.*, 2015). Los estudios que abordan los atributos reproductivos como la longevidad floral, el hábito diurno o nocturno de las flores, y el sistema de apareamiento y de cruzamiento nos permiten inferir el patrón de transmisión de los genes a través de las generaciones, revelando algunas causas de cuellos de botella en procesos demográficos de poblaciones silvestres y posibles factores de riesgo Barrett, 2003.

2. La biología reproductiva y el éxito reproductivo

La función primaria de las flores e inflorescencias es promover el éxito reproductivo, por medio de estrategias de apareamiento excepcionalmente versátiles (Barret, 2003). Esta variación es una consecuencia de los rasgos de su biología, incluyendo: la inmovilidad, el crecimiento modular, estructuras reproductivas múltiples, hermafroditismo, el carpelo cerrado y la diversidad de historias de vida, asociados a una extensa radiación ecológica (Barrett, 2003).

La reproducción sexual en las plantas con flores tiene dos niveles de análisis. El estudio de los sistemas de cruzamiento, que se refiere al patrón de transmisión de la información genética de una generación a la siguiente, para formar semillas; estos tipos de sistemas de cruza (autocruza, entrecruza y mixto), determinan el proceso de fertilización en las plantas y establecen la estructura genética de las poblaciones silvestres (Waser, 1993). El otro nivel es el sistema de apareamiento que se refiere a las características reproductivas (funcionales o morfológicas) a nivel de flor, individuo o población, que brindan las oportunidades o condiciones para que se dé la autogamia y/o la entrecruza (Wyatt, 1983; Richards, 1986).

Hoy se reconoce ampliamente que muchas características de las flores e inflorescencias influyen en el proceso de fertilización, así como también sobre los patrones de dispersión del polen, y que existen mecanismos que se activan después de la polinización (por ejemplo, sistemas de auto incompatibilidad). Estos rasgos reproductivos comprenden los elementos clave de las estrategias de apareamiento de las plantas con flores (Barrett, 2003).

3. Factores que influyen sobre la biología reproductiva y el éxito reproductivo

El tiempo que dure la floración puede determinar el éxito reproductivo de una planta de varias maneras (Rathcke y Lacey 1985), y los resultados de este efecto pueden ser mediados por factores que operan dentro de las plantas por ejemplo, plantas jóvenes pueden no tener los recursos suficientes para madurar frutos. Freitas *et al.*, (2011) encontraron que el tamaño de *Passiflora edulis*, así como características estructurales de las inflorescencias, afectan la cantidad de frutos producidos tanto a nivel individual en una misma población, como entre poblaciones; otro factor que afecta el éxito reproductivo de las poblaciones, es la transferencia exitosa del polen, por ejemplo en *Alstroemeria aurea*, se ha observado que las plantas que florecen de forma asincrónica no encuentran donadores de polen (Harder y Aizen, 2004), estos factores se presentan incluso entre las especies, por ejemplo es sabido que el número de polinizadores tiende a ser mayor durante la estación seca, debido a las condiciones más favorables para esta actividad, contribuyendo al éxito del proceso de polinización (Janzen, 1967; Van Schaik *et al.*, 1993, Bendix *et al.*, 2006). Durante la estación lluviosa, por el contrario, el rendimiento de los polinizadores puede estar limitado por las lluvias intensas y prolongadas, además de un aumento en el potencial de daño físico a las flores y la pérdida de una gran proporción de los granos de polen (Fisch *et al.*, 2000, Martén y Quesada, 2001). Por lo tanto, la fenología de la floración puede afectar la ecología

de una planta en múltiples niveles, incluyendo el éxito reproductivo a nivel individual, las interacciones de la planta con otros organismos, la dinámica de poblaciones de plantas y funcionamiento de los ecosistemas (Alder y Bronstein, 1994). Por ejemplo, en un estudio en donde se analizó el éxito reproductivo de una especie que florece todo el año pero con picos de floración detectables, observaron diferencias, hubo mayor abundancia de polinizadores y éxito reproductivo en las flores disponibles en los picos en relación a las épocas de menores densidades florales (Rodríguez-Pérez y Traveset, 2016).

Dentro de la gama de factores abióticos, los estímulos de luz son indispensables para el crecimiento y desarrollo. Sin embargo, las plantas tienen diferentes requisitos óptimos de intensidad y cantidad de luz. Las intensidades de luz deficientes tienden a reducir el incremento en el tamaño de las plantas, su desarrollo y reproducción. Esto se debe a que la baja cantidad de energía solar limita la tasa de fotosíntesis, tal que el umbral mínimo, por debajo del punto de compensación, reduce la tasa fotosintética y no compensa la tasa de liberación de CO₂ por la fotorrespiración (Ogren, 1984; Tolbert, 1997). En diferentes especies vegetales, la susceptibilidad a la fotoinhibición de la fotosíntesis varía ampliamente con la composición genética, el estado fisiológico y la historia de vida de las plantas y depende, además de la luz, de otras condiciones ambientales, en particular la temperatura, o la deficiencia de CO₂ (Aro *et al.*, 1993). Una fotoinhibición crónica, en que la eficiencia fotosintética en la planta no se recupera, provoca una disminución a largo plazo de la fotosíntesis y por consiguiente del crecimiento, lo que podría estar generalmente relacionado a otro estrés ambiental, como la sequía o elevadas temperaturas, que puede hacer que ocurra incluso a intensidades de luz moderadas (Long *et al.*, 1994). Una de las razones por las que los cactus no exhiben fotoinhibición crónica, es que la mayoría de sus superficies fotosintéticas son verticales y, por lo tanto, no perpendiculares al flujo de

fotones fotosintéticos (FFF) entrantes; el reciclaje de CO₂ interno también previene la fotoinhibición crónica mediante el mantenimiento de la actividad fotosintética, evitando así los efectos nocivos de la luz absorbida (Nobel, 1988). Aunque la fotoinhibición crónica es poco frecuente en cactus, la fotoinhibición dinámica, que resulta en una disminución temporal de la fotosíntesis debido a la disipación sin radiación del FFF (Taiz y Zeiger, 1998), es común, especialmente durante la sequía, cuando los niveles de CO₂ endógenos son bajos (Adams *et al.*, 1989; Barker y Adams, 1997). Además la manera en la que los cactus interceptan el FFF difiere en tallos opacos, en comparación con las hojas relativamente finas y planas de especies C₃ y C₄, para las cuales la luz incidente en cualquiera de las superficies pueden distribuirse por toda la hoja, por lo que la disminución en el FFF provoca la elongación de los tallos aunque con deficiencia fotosintética, que impide que la planta se desarrolle adecuadamente evitando la reproducción (Nobel, 2002).

Las relaciones entre el crecimiento y tamaño de la planta así como también de su fenología reproductiva, éxito reproductivo, y el grado de variabilidad espacial o temporal de estas relaciones pueden dar una idea de las fuerzas selectivas que afectan a la reproducción (Stephenson, 1981), en un contexto en el cual hay particularidades resultantes de la interacción con polinizadores, depredadores y dispersores (Howe y Westley, 1997), así como con otras plantas vecinas. Se ha demostrado que las interacciones que las plantas tienen con otros miembros de la comunidad vegetal pueden tener consecuencias importantes para la atracción de polinizadores, en ambos componentes masculinos (producción y transporte de gametos masculinos) y femeninos, (fecundación, desarrollo del fruto y las semillas) afectando el éxito reproductivo de la planta (Althoff *et al.*, 2005). Aspectos como la producción de flores, el comportamiento floral, la cantidad y calidad de

recompensas, y semillas producidas, participan de forma importante en el éxito reproductivo de las plantas, entendido como la cantidad de semillas viables producidas por una planta en un evento reproductivo (Waser, 1983).

4. *Interacciones entre planta y visitantes florales*

La transición de la fase vegetativa a la reproductiva es uno de los procesos fundamentales del ciclo de vida de una planta; este suceso le permite a la población multiplicarse. Cada especie de planta puede responder a diferentes señales, tanto endógenas como ambientales, y en su caso florecer o no florecer (Márquez *et al.*, 2013). En el transcurso del tiempo evolutivo, las plantas han desarrollado atributos y estrategias para lograr la transferencia exitosa de sus gametos. Estos métodos de transferencia de gametos pueden ser abióticos usando el agua o el viento como medio de transporte o bióticos para lo cual es necesario atraer a los polinizadores hacia las flores, lograr que colecten el polen y hacer que lo depositen en los estigmas de esa u otras flores de la misma especie (Richards, 1986; Márquez *et al.*, 2013).

Dentro de la familia Cactaceae se han reportado algunos síndromes de polinización como el quiropterófilo, melitófilo y el ornitófilo (Cruz y Casas 2002; Valiente-Banuet *et al.*, 2002; Otero-Arnaiz *et al.*, 2003, Pimienta-Barrios y Del Castillo 2002, Blair y Williamson, 2008,); estas interacciones especializadas de grandes grupos de mutualistas son importantes en términos evolutivos y ecológicos. Las interacciones entre las plantas y los insectos pueden ser positivas; por ejemplo la relación de las plantas con ciertos animales para prevenir o reducir la depredación, la polinización y dispersión de semillas. También existen interacciones negativas como la depredación de las plantas, la depredación de

estructuras reproductivas, por ejemplo en algunos casos incluso antes de que las semillas tengan la oportunidad de ser dispersadas, las plantas son atacadas por herbívoros que específicamente comen y destruyen flores, semillas o frutos (Elzinaga *et al.*, 2007). Algunos estudios revelan que la disminución en el pico de floración, ya sea temprano (Mahoro, 2002; Albrechtsen, 2000; Tarayre *et al.*, 2007) o tardío (Pilson, 2000; Eriksson, 1995; Pettersson, 1994) se asocia con la reducción de la depredación de las semillas, probablemente porque hay menos herbívoros presentes en esos momentos. Efectos similares se destacan por los estudios que indican la mayor predación de semillas durante el pico de floración (English-Loeb y Karban, 1992; Klips *et al.*, 2005; Molau *et al.*, 1989), especialmente cuando el pico de floración atrae más depredadores de semillas debido a una mayor densidad de flores y frutas. Se sabe que los mutualismos con polinizadores y dispersores aumentan el éxito reproductivo de los individuos (Aizen y Feisinger, 1994) y que la presión por herbivoría de estructuras reproductivas disminuye la fertilidad (Pettersson, 1991; Sánchez-LaFuente, 2007). En particular, la florivoría puede tener repercusiones en la fertilidad de la planta de manera directa, con el consumo de las estructuras reproductivas y de manera indirecta, con la modificación de las estructuras florales que atraen a los polinizadores (McCall y Irwin 2006). Los herbívoros florales y polinizadores pueden ser atraídos por los mismos rasgos florales, lo que resulta en una presión de selección en direcciones opuestas entre los rasgos (Theis *et al.*, 2014). Esta situación se ha encontrado para el número (Lay *et al.*, 2011), el tamaño (Kudoh y Whigham, 1998) y la forma (Galen y Cuba, 2001) de las flores, la longitud del escapo (Ehrlen *et al.*, 2002), la fragancia (Theis y Adler, 2012), la producción de néctar (Adler y Bronstein, 2004), y la fenología (Ehrlen y Munzbergova, 2009). Algunos estudios han demostrado que la exhibición y las recompensas florales pueden atraer tanto a antagonistas

como a mutualistas (Ashman *et al.*, 2004; Adler y Bronstein, 2004) y la mayoría de las plantas actúan recíproca y simultáneamente con una gran variedad de polinizadores y de herbívoros que podrían ejercer presiones selectivas que sitúan en conflicto los caracteres de las plantas (Strauss y Whittall, 2006; Adler, 2007). Si la presión negativa es muy fuerte entonces desaparecerán los rasgos que están sometidos a esta presión, aunque tengan un efecto positivo en el éxito reproductivo de la planta, es decir que los beneficios producidos por los polinizadores tendrían que ser mayores a los costos selectivos ejercidos por los herbívoros para que el rasgo se mantenga (Bronstein *et al.*, 2009).

5. Establecimiento de nuevos individuos y la función la facilitación

La abundancia local de las poblaciones de cactáceas depende en gran medida de la germinación de semillas y supervivencia de plántulas (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003). El establecimiento de plántulas y su supervivencia temprana son pasos cruciales en la regeneración de poblaciones y se encuentran en gran medida influidos por interacciones positivas y negativas que afectan la producción de semillas y posterior emergencia de las plántulas, además de la supervivencia y crecimiento en los diferentes estados del ciclo de vida. Por ejemplo, en especies longevas como *Carnegiea gigantea*, se presentan curvas de supervivencia tipo III, que se caracterizan por una alta mortalidad durante los primeros siete años, después de lo cual el número de individuos se mantiene (Steenbergh y Lowe, 1969, 1983; Pierson y Turner, 1998). El mismo patrón ocurre con *Neobuxbaumia tetetzo* (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Godínez-Álvarez *et al.*, 1999, 2002, Esparza-Olguín *et al.*, 2005), *N. mezcalensis* (Esparza-Olguín *et al.*, 2005), *N. macrocephala* (Godínez-Álvarez y Valiente-Banuet, 2004, Esparza-Olguín *et al.*, 2005) y *N. polylopha* (Arroyo-Cosultchi *et al.*, 2016). En varias especies el establecimiento es completamente dependiente de lluvias

fuertes que ocurren durante días consecutivos (Steenbergh y Lowe, 1977; Arroyo-Cosultchi *et al.*, 2016), y en muchos casos el establecimiento se logra sólo a través de la facilitación (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991), en una interacción positiva planta-planta conocida como nodricismo, donde los sitios adecuados para la germinación y la supervivencia, están bajo la copa de plantas perennes, se relaciona con el microambiente que se forma bajo la sombra del arbusto o árbol (Franco y Nobel, 1989; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Godínez-Alvarez, *et al.*, 2003; McAuliffe, 1984a,1984b). Por ejemplo, para *Pachycereus schottii*, la asociación no es el factor principal en la germinación y reclutamiento de plántulas, lo que indica que la facilitación durante las etapas iniciales del reclutamiento depende de otros factores bióticos y abióticos. Los efectos positivos de las plantas nodriza en la germinación y reclutamiento inicial de plántulas depende de las lluvias. En ausencia de precipitaciones, la germinación y el reclutamiento de plántulas no se produce, lo que indica que las plantas nodriza solo pueden facilitar el reclutamiento de cactus cuando hay suficiente lluvia (Holland y Molina-Freaner, 2013). En otras especies, como en el caso de *N. mezcalaensis* el reclutamiento exitoso ocurre solamente por debajo las copas de plantas perennes y los patrones espaciales de los individuos jóvenes o plántulas, muestran un alto grado de especificidad con plantas nodriza (Valiente-Banuet y Verdú, 2008), mientras que los adultos no, este hecho sugiere que la importancia relativa entre la competencia y la facilitación, cambia en las distintas etapas de la vida de la especie asociada y nodriza. De tal manera, la intensidad con la que ocurre la competencia o la facilitación puede verse afectada por el estrés producido por el entorno abiótico (Callaway y Walker, 1997). La capacidad de la facilitación depende en gran medida de la características estructurales y funcionales de la especie nodriza y tiempo para la aparición del efecto de facilitación, los

cuales dependen en parte de la longevidad de las especies que interactúan (Bonanomi *et al.*, 2011).

De hecho, aunque la literatura actual sugiere que las condiciones ambientales son un factor importante de las interacciones planta-planta (He *et al.*, 2013), la combinación de mediciones de factores ambientales e información filogenética (Soliveres *et al.*, 2012; Verdú *et al.*, 2012), o rasgos funcionales (Liancourt *et al.*, 2005; Schöb *et al.*, 2012; Gross *et al.*, 2013) ha demostrado ser más útiles para la interpretación de las interacciones planta-planta, por ejemplo, algunos estudios han abordado relaciones filogenéticas que revelan aspectos sobre la ecología de la polinización específicamente en las relaciones planta-planta y planta-herbívoro (Armbruster, 1997; Bogler *et al.*, 1995; Goldblatt *et al.*, 1995; Johnson y Linder, 1995; Barrett, 1996; Goldblatt y Manning 1996; Kohn *et al.*, 1996, Pellmyr, 1997).

II. ANTECEDENTES

México es el centro de diversificación del género *Mammillaria* y presenta un alto grado de endemismo, principalmente en la región de Tehuacán (Arias *et al.*, 1997). Bajo este contexto se ha documentado que dentro del Valle de Zapotitlán algunas especies del género *Mammillaria* como *M. carnea* y *M. haageana*, se encuentran asociadas a especies nodriza, generalmente arbustivas como *Prosopis laevigata* y *Mimosa luisana* (Mandujano *et al.*, 2002). Aunque el fenómeno del nodricismo ha sido estudiado dentro de la familia Cactaceae, (Yeaton, 1978, Nobel, 1980, Vandermeer, 1980, McAuliffe, 1984b, Franco y Nobel, 1989, Valiente-Banuet, 1991, Arriaga *et al.*, 1993, Cody, 1993, Flores-Martínez *et al.*, 1994, Fulbright *et al.*, 1995, Suzán *et al.*, 1996, Mandujano, 1995), dichas investigaciones abordan principalmente características como el éxito de establecimiento,

crecimiento y en algunos casos las interacciones de competencia entre el protegido y la nodriza. La mayoría de los estudios se enfocan a especies de forma de crecimiento columnar que pueden diferir de especies con forma crecimiento globoso, respecto a sus adaptaciones ecológicas. En este sentido la forma de crecimiento se encuentra fija por los genes, aunque se puede modificar como una respuesta al entorno, aunque con ciertos límites, por lo que la respuesta al entorno e interacciones que ocurren depende en gran medida de su composición genética; por ejemplo la familia Cactaceae es conocida por poseer varias adaptaciones para la aridez, y entre sus subfamilias Cactoideae incluye el mayor número de géneros y especies con la mayor diversidad de formas de crecimiento (Barthlott y Hunt, 1993; Anderson, 2001). Sus miembros se diversificaron en todo el continente americano, adaptándose a diferentes entornos y evolucionando en una variedad de formas de crecimiento (Gibson y Nobel, 1986). Por ejemplo, los bosques tropicales secos del centro de México albergan una gran radiación de cactus columnares y arborescentes, mientras que estas formas de crecimiento solo se producen en algunos linajes de varias regiones de América (Hernández-Hernández *et al.*, 2011).

Para el género *Mammillaria* son escasos los estudios que abordan aspectos de la biología reproductiva, como la morfología floral, función de los rasgos florales y la fenología de la floración. Se ha registrado, al respecto, que algunas especies presentan flores hermafroditas y hercogamia, un sistema de apareamiento xenógamo, además de requerir de polinización cruzada como en el caso de *M. grahamii* (Bowers, 2002), *M. hutzilopochtli*, (Flores-Martínez *et al.*, 2013) y *M. pectinifera* (Valverde *et al.*, 2015). La cantidad de semillas producidas por fruto varía entre especies, por ejemplo *M. magnimamma* tiene en promedio 93 semillas por fruto (Valverde *et al.*, 2004), mientras que otras especies como *M.*

crucigera (Contreras y Valverde, 2002) y *M. humboldtii* (Martínez-Ramos *et al.*, 2015) producen un promedio de 20 semillas por fruto. Algunas especies del género presentan endogamia: *M. crucigera* y *M. napina* (Cornejo-Romero *et al.*, 2013); y también se ha documentado la ginodioecia en *M. dioica* (Rebman *et al.*, 2005). Dentro de algunas poblaciones del género *Mammillaria*, como en otras especies de Cactaceae, el reclutamiento de nuevos individuos es escaso, los valores oscilan de 0.02 plántulas/m² en poblaciones de *M. hamata* a 0.2 plántulas/m² en *M. pectinifera* (Deméneghi 2013, Valverde *et al.*, 2009), mientras que en otras no se ha podido registrar reclutamiento, como en *M. crucigera*, *M. supertexta* y *M. dixanthocentron* (Contreras, 2000; Avendaño, 2007; Ramos, 2007). Las tasas de mortalidad varían dentro del género y en algunas poblaciones los valores más altos ocurren en plántulas y juveniles; por ejemplo: *M. crucigera* y *M. supertexta* (Contreras, 2000; Avendaño, 2007). En otros casos el tamaño poblacional disminuye debido a la extracción de las plantas de mayor tamaño que se incrementa en la época de floración: *M. dixanthocentron*, *M. hamata*, *M. pectinifera* y *M. humboldtii* (Ramos, 2007; Castillo, 2004; Deméneghi, 2009, Martínez-Ramos *et al.*, 2016); estas especies son endémicas y exhiben alta especificidad de hábitat.

Se han descrito los visitantes florales en algunas especies del género *Mammillaria* como *M. gaumeri*, *M. pectinifera* y *M. nivosa*, que incluyen a algunos insectos miembros de los órdenes Hymenoptera, Diptera y Coleoptera (Giovanetti *et al.*, 2007; Valverde *et al.*, 2015; Curbelo-Rodríguez *et al.*, 2012), pero se desconoce la eficiencia de polinizadores, algunos trabajos mencionan la producción de recompensas florales, al respecto se ha reportado que especies *M. pectinifera* (Valverde *et al.*, 2015) y *M. huitzilopochtli* (Flores-Martínez *et al.*, 2013), la producción de néctar es muy baja o ausente, por lo que probablemente el polen es

la principal recompensa a los visitantes; en general este fenómeno ha sido poco estudiado en el género *Mammillaria*, y representa una fase importante de la interacción con sus visitantes florales.

III. JUSTIFICACIÓN

Se sabe que algunas especies del género *Mammillaria* presentan asociación con especies nodriza (Mandujano *et al.*, 2002); sin embargo, son pocos los estudios que abordan el efecto que esta interacción tiene sobre el éxito reproductivo y establecimiento bajo condiciones *in situ* por ejemplo, el realizado por Cervera *et al* (2006) *M. gaumeri*, por lo cual determinar en qué medida las interacciones planta-planta proveen o no de nichos de regeneración de la especie protegida, da información relevante para entender cómo se estructuran las comunidades vegetales de zonas áridas.

IV. PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN

¿La asociación de *Mammillaria carnea* con *Prosopis laevigata* afecta el éxito reproductivo y establecimiento de nuevos individuos de esta cactácea?

V. HIPÓTESIS

Los individuos reproductivos que se encuentren asociados a *P. laevigata* enfrentan un ambiente con relativamente baja luminosidad que podría causar una disminución de la producción de estructuras reproductivas, y una asincronía en la fenología reproductiva, cambios en las frecuencias y elenco de visitantes florales respecto a las plantas que no presentan asociación, modificando el éxito reproductivo, esta condición podría causar diferencias en las tasas de germinación de semillas y establecimiento de plántulas.

VI. OBJETIVOS

Objetivo General:

- Analizar las consecuencias de la relación nodriza-protégido sobre la fenología reproductiva y establecimiento de nuevos individuos dentro de una población de *Mammillaria carnea*, que se compone por individuos que están asociados a *Prosopis laevigata*, e individuos no asociados.

Objetivos específicos:

- Caracterizar a los individuos de una población de *M. carnea* estratificándola en individuos asociados a *P. laevigata* e individuos no asociados.
- Registrar la fenología reproductiva de *M. carnea*, y comparar los patrones observados entre individuos que se encuentran debajo de alguna planta nodriza e individuos no asociados durante un ciclo reproductivo.
- Analizar las diferencias en la producción de estructuras reproductivas y semillas entre individuos asociados y no asociados.
- Evaluar la presencia de herbivoría o florivoría en individuos reproductivos, y determinar si ocurren cambios entre individuos asociados a *P. laevigata* y sin asociación.
- Determinar si existen diferencias en la composición del elenco de visitantes florales y la frecuencia de visitas entre individuos que se encuentran debajo de alguna planta nodriza y sin asociación.
- Determinar la existencia de diferencias entre las tasas de germinación y supervivencia, dependiendo del origen de la semilla (producidos por individuos de *M. carnea* asociados o no asociados a plantas nodriza).

VII. MÉTODOS

1. Sistema nodriza-protegido de *Prosopis laevigata* y *Mammillaria carnea*

La población de *M. carnea* estudiada se encuentra dentro del Jardín Botánico “Helia Bravo-Hollis” en la subcuenca de Zapotitlán, Puebla, se localiza en la porción suroeste del Valle de Tehuacán y en el centro de la región de Tehuacán-Cuicatlán, en el estado de Puebla, México. De acuerdo con la clasificación de Köppen, modificada por García (1973), el clima de esta región es semiárido del tipo BShw"(w)(e)g con una precipitación media anual de 380 mm. Las lluvias están concentradas entre junio y septiembre. La aridez que presenta se debe a la influencia de la Sierra Madre Oriental que impide el libre acceso de la humedad proveniente de los vientos alisios del Golfo de México (Byers, 1967). La temperatura media anual es de 21.4°C oscilando entre los 16.5°C en enero y los 24.2°C en mayo (García, 1973). El tipo de vegetación presente en la zona es el matorral xerófilo y de acuerdo con Zavala (1982) se reconocen cuatro unidades fisionómicas de vegetación: matorral espinoso, tetechera cuyo elemento dominante es el cactus columnar *Neobuxbaumia tetetzo*; cardonal e izotal. Además, como elementos importantes del paisaje se encuentran especies como *Acacia constricta*, *Parkinsonia praecox*, *Mimosa luisana* y *Prosopis laevigata*, entre otras. Los suelos son rocosos, originados de rocas sedimentarias y metamórficas; están representados por las siguientes categorías: calcáreos, salino-calcáreos, yesosos y calcáreo-yesíferos, los cuales son el producto del intemperismo in situ (Aguilera, 1970).

Se ha registrado que esta especie es 9.5 veces más común bajo los arbustos como *P. laevigata* que en las zonas desnudas (Mandujano *et al.*, 2000), y presenta una alta

proporción de reclutas en sitios que les proporcionen sombra (Rodríguez y Ezcurra, 2000), Golubov *et al.*, 2010 reportan que las plantas asociadas con nodrizas, tienden a presentar un patrón espacial de tipo agregado.

2. Especies de estudio

Mammillaria carnea Zucc. ex Pfeiff. es un cactus globoso hasta cilíndrico, con el ápice redondeado, sus tubérculos piramidales, angulados hasta el ápice, con 13 mm de altura y 8 a 10 mm de espesor en la base, de color verde oscuro, axilas carentes de cerdas, aréolas más o menos circulares hasta cuadrangulares, de unos 4mm de ancho, flores de 15 a 20mm de longitud y 12 a 15mm de diámetro, de color encarnado hasta rosa pálido, filamentos de color amarillo verdoso claro, anteras amarillas, estilo verdoso o pálido (Bravo-Hollis, 1991) (Figura. 1).

P. laevigata Humb. et Bonpl. ex Willd. es un árbol, de hasta 15 m de altura, presenta follaje glabro. Hojas 1- 2 yugadas, con folíolos de 6-10 (12) mm de longitud. Inflorescencia de unos 10cm de longitud. Fruto de 12-17 cm longitud y de 1-1.4 cm de ancho, amarillo y con manchas estriadas longitudinales violáceas, semillas de contorno aovado a elíptico de 5.5-6.5 mm de longitud y 3-4.6 de ancho con 2-2.8 mm de espesor (Palacios, 2006).



Figura 1. *Mammillaria carnea* Zucc. ex Pfeiff. Durante la temporada de floración (Foto Marisol Martínez Ramos).

3. Distribución espacial.

Mediante el sistema de coordenadas polares se registró la ubicación de 50 individuos de *P. laevigata*. Se localizó mediante el sistema polar, un punto P (en nuestro caso el individuo uno) y se especificó su posición relativa, se midió la distancia (r) y el ángulo (θ) con respecto al Norte entre este punto y el individuo de *P. laevigata* más cercano. Se realizó el mismo procedimiento para el resto de los individuos, tomando como referencia al individuo anterior. Evidentemente, la posición del punto P con relación al eje polar y el polo es determinada cuando se conocen r (distancia) y θ (ángulo). Estas dos cantidades se llaman coordenadas polares del punto P (Purcell *et al.*, 2007). Cuando el polo y el eje polar del sistema polar se hacen coincidir, respectivamente, con el origen y la parte positiva del eje X del sistema rectangular (Figura. 2) se pueden efectuar las ecuaciones para transformar las coordenadas polares aun sistema cartesiano, se deducen inmediatamente las relaciones:

$$\text{De polares a rectangulares} \quad \left\{ \begin{array}{l} x = r \cdot \cos \theta \\ y = r \cdot \sin \theta \end{array} \right.$$

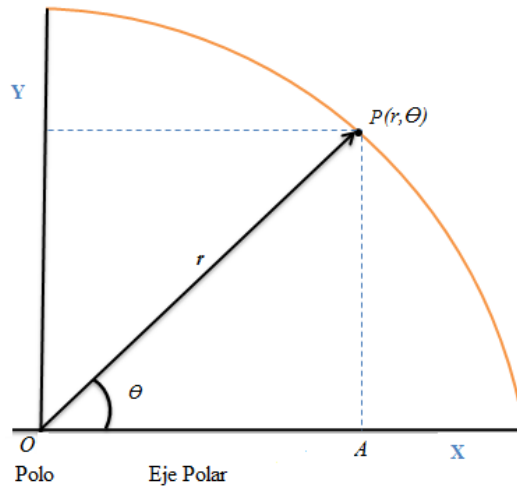


Figura 2. Sistema de coordenadas polares, sea la recta horizontal OA el eje polar (eje X) y el punto O el polo. Sea P un punto cualquiera en el plano coordenado (individuo). El segmento OP se traza y se designa su longitud por r (o distancia a la que se encuentra su vecino más próximo). Sea θ el ángulo AOP y se hace coincidir el polo con el origen del sistema de coordenadas rectangulares, el eje polar con la parte positiva del eje de la abscisa; así el eje a 90° coincide con la parte positiva del eje Y.

Paralelamente, se registraron un total de $n = 742$ individuos de *M. carnea* que se encontraron asociados a *P. laevigata* y a una distancia de no más de 30 cm de la base del árbol pues es sabido que esta especie se establece con mayor frecuencia en áreas cercanas al centro de la copa de la especie nodriza (Mandujano *et al.*, 2000); n valorada fue la misma para individuos que se seleccionaron al azar y que se encontraban sin asociación. Posteriormente se elaboraron mapas transformando las coordenadas polares a coordenadas cartesianas, indicando la ubicación de los 50 individuos de *P. laevigata*, y la ubicación de los individuos de *M. carnea*, que no presentaban asociación registrando su diámetro.

Se realizó una prueba de independencia G (McDonald, 2014), para comparar la distribución de frecuencias de los diámetros, con tres categorías de tamaño, Plántulas ($0.01 \text{ cm} > a \leq$

3.49 cm), Adulto 1 ($3.5 \geq a \leq 6$ cm) y Adulto 2 (≥ 6.01 cm); entre los dos tipos de individuos (asociados y/o sin asociación). Posteriormente y para determinar si el diámetro difiere entre individuos asociados y expuestos, se compararon los datos registrados, mediante una prueba de Análisis de varianza de una vía (Sokal y Rolfh, 2012), en la que la variable dependiente fue el diámetro de los individuos de *M. carnea*, y el factor fue la condición de asociación con nodriza con dos niveles, asociado y no asociado.

4. Fenología y producción de estructuras reproductivas

El estado fenológico de los individuos de *M. carnea* (asociados y sin asociación), se registró durante la época reproductiva, desde el mes de Abril hasta finales del mes de Mayo, anotando la presencia y número de flores y frutos en cada individuo. Se compararon los patrones temporales entre individuos con asociación y sin asociación, relacionándolos con patrones temporales de temperatura ($^{\circ}\text{C}$) y humedad relativa (RH), que se registraron diariamente con dataloggers HOBO. Con la finalidad de saber si el número de estructuras reproductivas producidas por individuos asociados a *P. laevigata* cambia dependiendo de la cantidad de energía solar, se utilizó el método indirecto de fotografía hemisférica, por medio del software GLA 2.0 (Gap Light Analyzer), para medir la radiación fotosintéticamente activa (RFA), y diferentes componentes de la estructura del dosel y flujo de radiación solar dentro de y por debajo de la cobertura de la nodriza. Este método utiliza cámara réflex con lente ojo de pez vista semiesférica de 180° , registra la posición, el tamaño y la forma de las aberturas o "huecos" en la copa. Las imágenes se toman típicamente desde el suelo hacia arriba. Estos datos se utilizan como parámetros para la medición indirecta de la radiación fotosintéticamente activa, el índice de área foliar (LAI leaf area index), la cual es una variable útil para caracterizar la dinámica y productividad de

los ecosistemas forestales; mientras que la apertura del dosel (OC open canopy), regula la cantidad de luz penetrante que controla los procesos fotodependientes. Estas mediciones se obtuvieron a través del software GLA 2.0 una vez que fueron tomadas las fotografías, durante la época reproductiva de *M. carnea*; respecto al cálculo de OC, GLA 2.0 clasifica los píxeles que corresponden a vegetación y cielo abierto, mientras que para LAI utiliza la ley de Beer–Lambert: cuando una onda electromagnética atraviesa una capa de un material, la disminución relativa de la intensidad de la onda es directamente proporcional al espesor de la capa (dosel forestal) (Frazer *et al.*, 1999).

Para comparar las variables ambientales entre individuos asociados y sin asociación, se compararon los datos registrados por los dataloggers, mediante Análisis de varianza (Sokal y Rolfh, 2012), en la que las variables dependientes fueron la temperatura y la humedad relativa, respectivamente, y el factor fue la condición de asociación. Se utilizaron modelos lineales generalizados (Crawley, 1993) con distribución de tipo Binomial, para determinar si el total de estructuras producidas por individuos de *M. carnea* asociados a *P. laevigata*, responden a los parámetros registrados del dosel (apertura del dosel OC o índice de área foliar LAI). Paralelamente con los datos registrados de diámetro de la planta y la condición en la que se encuentra (asociado o expuesto) se realizó un modelo lineal generalizado con distribución tipo Poisson, con la finalidad de conocer si la condición influye sobre la producción de estructuras reproductivas. Todas las pruebas estadísticas fueron realizadas en el software libre R (R Development Core Team, 2015).

5. *Morfometría, sistema de apareamiento y marcha floral*

Se colectaron un total de 60 flores en anthesis, ($n= 30$ por condición: asociadas y sin asociación) de diferentes individuos que se preservaron en formaldehído-alcohol (FAA: 10 partes etanol 70%: 1 parte de formol formaldehído (37%): 1 parte de ácido acético glacial) (Dafni, 1992). Posteriormente se midieron con un vernier digital de precisión $0 \approx 100$ mm, ± 0.02 mm, los siguientes caracteres florales: altura de la flor (mm), diámetro del pericarpelo (mm), altura del estilo (mm), longitud de los lóbulos del estigma (mm), longitud de los estambres (mm), distancia mínima entre anteras y estigma (mm), diámetro polar y ecuatorial de la cámara ovárica (mm). Además, se llevó a cabo el conteo del número de lóbulos del estigma, número de óvulos, número de estambres y de granos de polen, por flor. Se calcularon los parámetros de la estadística descriptiva (media, promedio y error estándar) de estos caracteres florales. Un ANOVA se usó, para determinar si existen diferencias significativas entre los rasgos florales de individuos asociados y sin asociación. Posteriormente y debido a la naturaleza multivariada de los datos de los rasgos florales, se realizó un análisis de componentes principales (ACP), mediante el software libre R, para estimar si estos rasgos en conjunto muestran un patrón diferenciable entre las diferentes condiciones de asociación. La idea central de dicho análisis es reducir la dimensionalidad de un conjunto de datos con variables correlacionadas, al tiempo que conserva tanto como sea posible de la variación presente en el conjunto de datos. Esto se consigue mediante la transformación a un nuevo conjunto de variables, los componentes principales (PC), que no están correlacionados entre sí, y que se encuentran ordenados de manera que el primer componente principal (PC) conserva la mayor parte de la variación presente en todas las variables originales (Jolliffe, 2002).

El sistema de apareamiento de la especie se infirió a partir del índice de entrecruza (OCI) de Cruden (1977) que evalúa el tamaño de la flor y la diferencia en funciones sexuales en tiempo y espacio. En el tamaño se otorga el valor de 0 = flores de 1 mm de diámetro; de 1 = flores de >1 a 2 mm de diámetro; 2 = flores de >2 a 6 mm de diámetro y 3 = flores de más de >6 mm de diámetro. La existencia de hercogamia (separación espacial de sexos) se usó los datos de morfometría floral de la altura de los estambres y del estigma, donde se asigna el valor de 0 cuando las alturas son iguales y no se presenta hercogamia y 1 si se presenta, cuando hay diferencia en la altura de estambres y estigma. Asimismo, la existencia de dicogamia (separación temporal de sexos), si no hay dicogamia y las funciones sexuales están activas simultáneamente hay homogamia y vale = 0, de lo contrario hay protandria (cuando la función masculina está activa primero) o protoginia (si la función femenina está activa primero que la masculina) y se le asigna un valor = 1. La dicogamia se evaluó seleccionando 15 primordios florales y realizando observaciones diarias hasta que se presentó la anthesis. Para determinar el sistema de apareamiento (OCI, Cruden 1977; Tabla. 1), a partir de la relación P/O se realizó la cuantificación de granos de polen por flor. La cuantificación se obtuvo dividiendo el número de granos de polen de cada flor entre su número de óvulos. Para determinar el número de granos de polen por antera se colectó una antera que no presentara dehiscencia, en un tubo eppendorf. Al tubo se le adicionó 0.5 ml de agua destilada, la cual fue homogeneizada por medio de un vortex Turbo Mixer UNICO a 3000 RPM. Una vez en suspensión, las estructuras se contaron en un hemacitómetro de una alícuota de 10 μ l, bajo un microscopio estereoscópico UNICO de 25 \times . El número obtenido fue multiplicado por el factor de dilución y por el número de anteras para obtener el número total de granos de polen por flor. Para estimar el número de óvulos, cada flor fue dividida longitudinalmente a la mitad con una hoja de bisturí a la

altura del ovario y se contaron el número total de óvulos presentes en la cámara del ovario.

Para el registro de la marcha y longevidad floral se marcaron un total de 30 flores en plantas de *M. carnea* que difieren en su asociación con nodrizas ($n = 15$ asociados y $n = 15$ no asociados) que fueron seguidas durante y post antesis. El muestreo se dividió en intervalos temporales de 60 a 90 minutos y en cada uno se registró la siguiente información: diámetro del pericarpelo (apertura entre los segmentos internos del pericarpelo, mm), receptividad del estigma (observación cualitativa de presencia de exudados y adhesión de polen), así como también la posición de los estambres respecto al estigma y dehiscencia de anteras. Una prueba de ANOVA se realizó para determinar si existen diferencias significativas entre la hora de apertura y cierre de la flor de los individuos asociados y sin asociación.

Tabla 1. Valores de índice de entrecruzamiento (OCI) y de la relación polen/óvulo que determinan el sistema de apareamiento de acuerdo con Cruden (1977).

Sistema de apareamiento	OCI	Relación P/O (promedios)
Cleistógamo	0	4.7:1
Autógamo	1	27.7:1
Autógamo facultativo	2	168.5:1
Xenógamo facultativo	3	796.6:1
Xenógamo	4	5859:1

6. Registro de visitantes florales interacciones planta-polinizador y planta-herbívoro

Para el registro de visitantes florales se eligieron 15 flores al azar de individuos que se encontraron debajo del dosel de *P. laevigata*, así como también 15 flores al azar de individuos que se encontraron sin asociación ($n=30$). Se llevó a cabo el registro del número de visitantes florales y la conducta que presentaron (caracterizada como: visita la flor, posa

sobre estructuras reproductivas, causa daño por herbivoría (depredación del tallo) o florivoría (depredación de estructuras reproductivas) durante un periodo de 5 min de observación en intervalos de 30 min, durante 4 horas a partir de la hora de apertura de la flor, por 6 días. A la par y con ayuda de cámaras letales con de acetato de etilo, se colectaron algunos ejemplares de visitantes florales, tratando de abarcar la diversidad observada. Los visitantes colectados fueron montados e identificados hasta el nivel de resolución taxonómica más fino posible, por medio de claves dicotómicas y consulta a especialistas. Se estimó, mediante pruebas de ANOVA, la existencia de diferencias significativas entre la frecuencia y duración de visitas realizadas en las plantas asociadas y plantas sin asociación. Posteriormente y mediante la elaboración de modelos lineales generalizados con distribución tipo Poisson, se analizó si la frecuencia de visitas y la duración responde a la interacción que existe entre la condición en que se encuentra la planta y la especie a la que pertenece el visitante.

7. Germinación y supervivencia de nuevos individuos

Con el propósito de evaluar si existe algún efecto de la procedencia de semillas producidas en 2014 y 2015, por individuos de *M. carnea* asociados a no asociados a nodriza, sobre la germinación y establecimiento de individuos de *M. carnea* se realizó una prueba de germinación *in situ* durante el 2016. Los factores causales incluidos incluyen a la nodriza, para ello se seleccionaron 10 sitios, debajo de *P. laevigata* y cinco en sitios donde no se encontrara la nodriza, con cuatro bloques de 60 semillas por sitio. En cada sitio, las semillas se sembraron dentro de popotes de 3 cm de altura y 8 mm de diámetro, con suelo de la localidad, dos bloques de semillas procedentes de individuos asociados y dos bloques con semillas provenientes de individuos sin asociación. Finalmente, en el experimento se probó

la edad de las semillas, para ello se usaron semillas de dos edades: de 26 meses producidas en 2014 y de 12 meses producidas en 2015 (n total = 2400 semillas, 1200 semillas para cada año, de las cuales 600 son procedentes de individuos asociados a *P. laevigata* y 600 proceden de individuos sin asociación). Durante el experimento se registraron con dataloggers las condiciones atmosféricas de temperatura °C y % RH (relativity humidity), condiciones que pueden estar influyendo en la supervivencia. También se evaluó la germinación de cada procedencia (asociadas y no asociadas) en condiciones controladas con $n = 200$ semillas de cada procedencia (100 de 26 meses y 100 de 12 meses). Las condiciones en las que se realizaron las pruebas fueron las mismas para los diferentes tipos de procedencia, la edad en esta prueba no fue considerada como un factor, semillas de ambas edades fueron en el mismo bloque, el sustrato se compuso de tierra negra 70% y agrolita 30%, esta prueba se llevó a cabo en una cámara ambiental Lab-line con una temperatura constante de 25°C y con un fotoperiodo de 12 horas luz y 12 horas de oscuridad. Para determinar si la procedencia influye en la germinación. Los resultados de las pruebas de germinación y posterior supervivencia se analizaron mediante una tabla de contingencia y pruebas de χ^2 de Pearson y residuales ajustados.

VIII. RESULTADOS

1. *Distribución dentro del área de estudio y densidad poblacional de Mammillaria. carnea.*

Un total de 1484 individuos de *M. carnea* se muestrearon bajo 50 individuos de *P. laevigata* ($n = 742$) y en espacio abierto ($n = 742$) en un área de aproximadamente 2400 m² (Figura 3). La estructura poblacional se encuentra sesgada hacia individuos con tallas de 5 a 10 cm. (Figura. 4). Los resultados de la prueba de independencia de G realizada para ver si

las proporciones de individuos asociados y sin asociación nodriza son diferentes para diferentes categorías de tamaño, basados en el diámetro: Plántulas ($0.01 \text{ cm} > a \leq 3.49 \text{ cm}$), Adulto 1 ($3.5 \geq a \leq 6 \text{ cm}$) y Adulto 2 ($\geq 6.01 \text{ cm}$) indican que no existen diferencias ($G=3.5942$, 1 *g.l.*, $P=0.1657$). Al realizar pruebas ANOVA para diámetro de individuos reproductivos ($3.5 \geq \text{cm}$), se encontraron diferencias significativas ($F=4.3952$, 1 *g.l.*, $P=0.037$), que indican la variación del diámetro de individuos en relación a la condición en la que se encuentran (asociado y/o sin asociación). El diámetro promedio para los individuos asociados fue de 8.01 cm ($EE=1.69$) mientras que los individuos localizados en áreas abiertas presentan un diámetro promedio de 8.9 cm ($EE=2.17$) (Figura. 5).

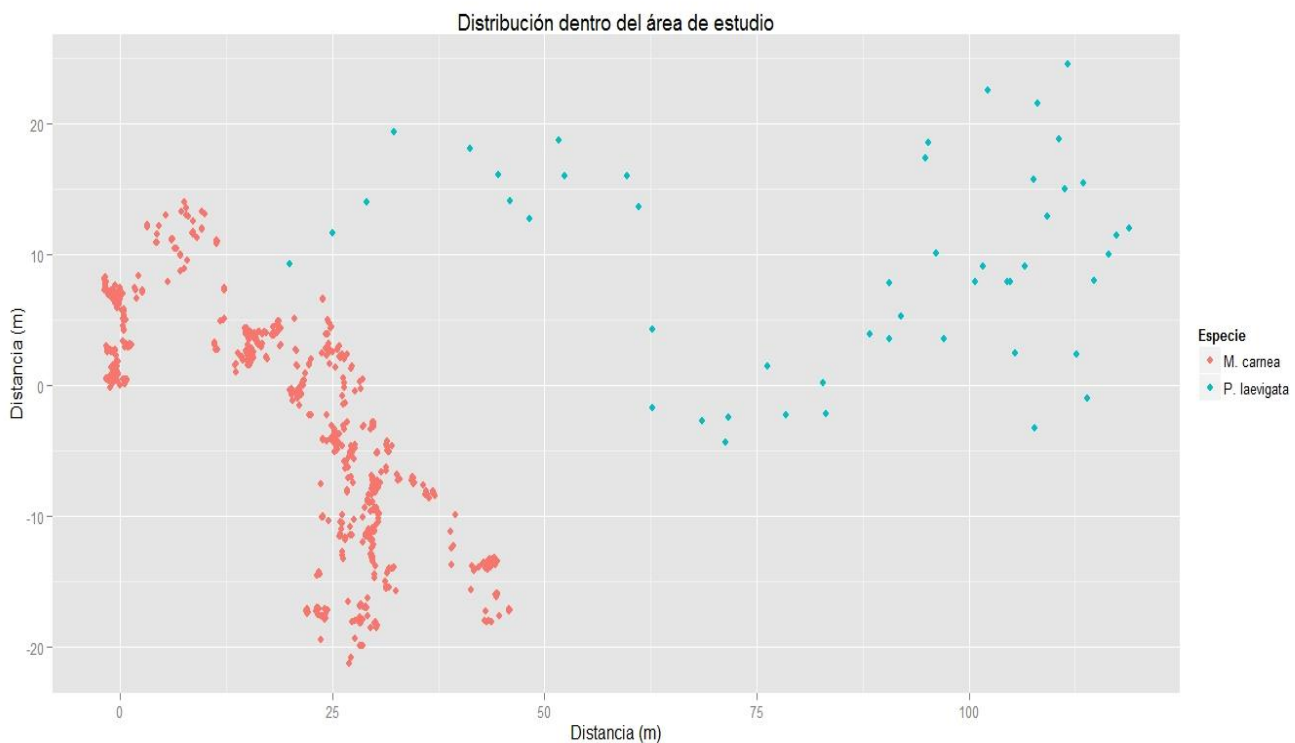


Figura 3. Distribución de individuos de *Prosopis laevigata* (círculos azules) que se encuentran en asociación con individuos de un *Mammillaria carnea*, se muestra también dentro del área de estudio los individuos de *Mammillaria carnea* que se encuentran establecidos en áreas abiertas (círculos rojos).

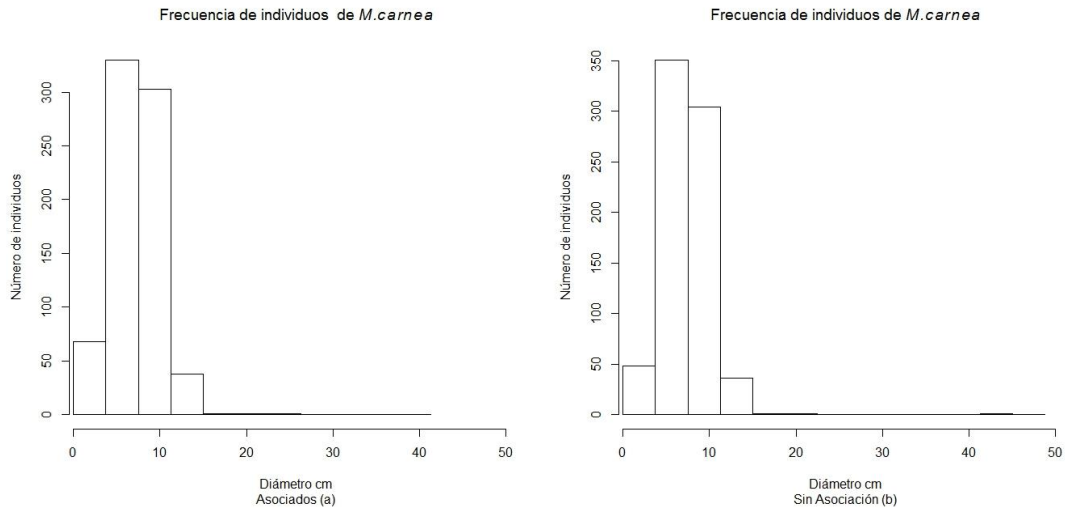


Figura 4. Histograma de la frecuencia de tamaño (diámetro cm) de los individuos de la población de *Mammillaria carnea*, estratificada en individuos asociados (a) y no asociados (b).

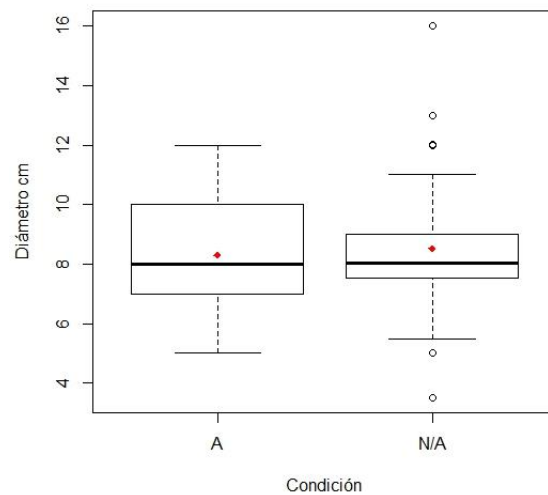


Figura 5. Diagrama de caja y bigote, donde se observa la media, Q1, Q3, mediana, promedio (en rojo) y “outliers”, se observa alta la variación en el diámetro de los individuos de *Mammillaria carnea*, que se encuentran asociados a *Prosopis laevigata* (A) y no asociados (N/A).

2. Fenología y producción de estructuras reproductivas

El desarrollo de botones en la población de *M. carnea* comenzó durante la primera semana del mes de abril alcanzando el pico de floración durante la segunda y tercera semana del mismo mes y con una disminución de la producción de estructuras reproductivas a inicios el mes de mayo, hasta finalizar el mes. La floración de *M. carnea* dura aproximadamente dos meses (62 días). Se observó fructificación de los 100 individuos muestreados durante ambos meses registrándose un solapamiento de las etapas fenológicas en individuos con ambas condiciones de asociación (desde inicios y hasta finalizar la temporada reproductiva se registró la presencia de frutos y estructuras florales) (Figura, 6). En promedio, los individuos asociados producen 163 estructuras reproductivas, mientras que los individuos expuestos producen 170, el análisis de varianza reveló que la producción de estructuras reproductivas producidas por los individuos de *M. carnea* no difieren respecto a la condición de asociación ($F = 0.45$, 1 g.l., $P = 0.501$). El ANOVA mostró que los patrones temporales de humedad relativa (RH) ($F = 66.94$, 1 g.l.1, 1240 g.l.2, $P < 0.0001$) y temperatura ($^{\circ}\text{C}$) ($F = 450.98$, 1 g.l.1, 1240 g.l.2, $P < 0.0001$), difieren significativamente entre condición de asociación (bajo la copa de *P. laevigata* y sin asociación; Figura. 8). El índice de área foliar oscila entre los valores (0.15-0.92) (usando software GLA 2.0), y la apertura del dosel varía de 44%-81%. Al realizar el modelo lineal generalizado con distribución binomial negativa, los resultados indican que la cantidad de luz medida de manera indirecta a través del índice de área foliar y la apertura del dosel influye en la producción de estructuras reproductivas por parte de los individuos de *M. carnea* que se encuentran asociados a *P. laevigata* ($P = 0.013$, $D^2 = 10.36$), como se observa en la (Figura. 7), se producen más estructuras reproductivas cuando LAI es bajo, es decir cuando la

densidad de la capa o dosel es baja, inverso a lo que ocurre cuando OC es cercano al 100%. El modelo lineal generalizado, con distribución tipo Poisson, en el que la variable respuesta es el número de estructuras reproductivas, y las variables predictoras fueron el diámetro como covariable y la asociación, mostró valores significativos para el diámetro, la asociación y la interacción $P < 0.0005$. El valor obtenido de la devianza ($D^2 = 80.4247$) indica que el modelo explica el 80% de la variabilidad en el número de estructuras reproductivas producidas por los individuos de *M. carnea*. Esto indica que probablemente el número de estructuras reproductivas producidas por individuos que se encuentran tanto en condiciones abiertas como debajo de una nodriza, responden en conjunto a condiciones específicas como tamaño del individuo y las condiciones climáticas en las que se encuentra.

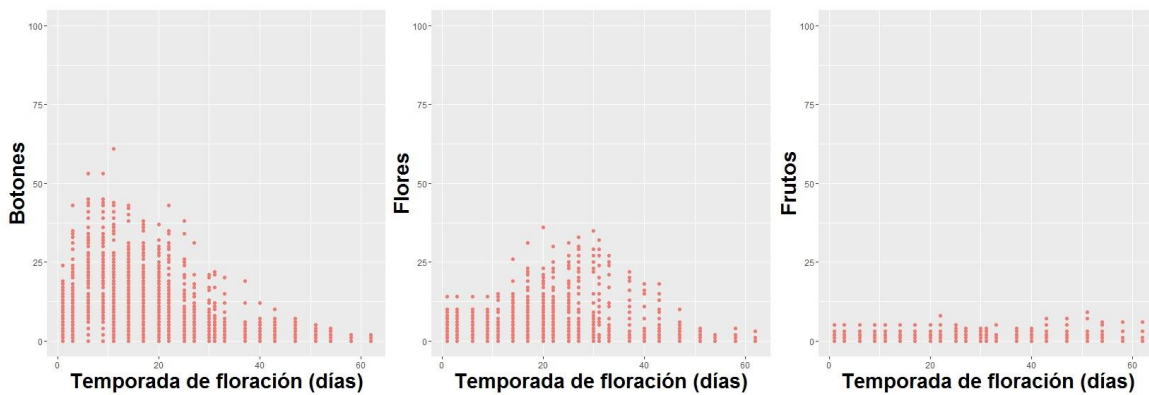


Figura 6. Etapas fenológicas de *Mammillaria carnaea*, durante la temporada reproductiva que va de inicios del mes de abril a finales de mayo.

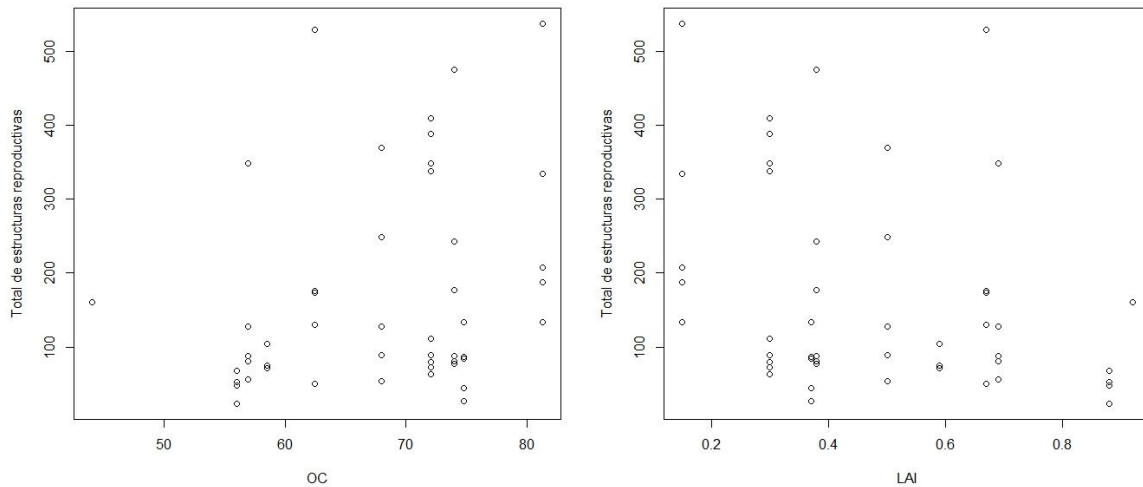


Figura 7. Estructuras reproductivas producidas por individuos de *Mammillaria carnea* asociados a individuos de *Prosopis laevigata*, con valores de OC y LAI diferentes entre individuos.

3. Morfometría, marcha floral y sistema de apareamiento de *Mammillaria carnea*

Los individuos de *M. carnea* son reproductivos, a partir de que alcanzan un diámetro de 3.5 cm. Las flores abrieron en promedio 4 ± 0.15 horas (abren a partir de las 13:40 hr y cierran a las 18:00 hr) y presentaron una longevidad promedio de 3 días. El diámetro máximo alcanzado por la corola fue de 23.09 ± 0.29 mm; el estigma fue receptivo al segundo día después del inicio de la antesis, mientras que la dehiscencia de anteras ocurrió durante las tres horas posteriores a la antesis. A partir de las 60 flores colectadas de *M. carnea* se determinó la media y error estándar para cada parámetro morfométrico (Tabla. 2). La especie presenta un sistema reproductivo monomórfico, hermafrodita, que requiere de polinización cruzada; el índice de entrecruza tuvo un valor de 5, el cual se obtuvo al tomar en cuenta el diámetro de las flores: $> 3\text{mm}$ ($= 3$); la presencia de hercogamia ($= 1$) y la existencia de dicogamia ($= 1$), lo que indicó que la especie es xenógama, la proporción

polen/ óvulo (P/O = 2435), corresponde también a un sistema que le permita llevar a cabo procesos reproductivos de entrecruza.

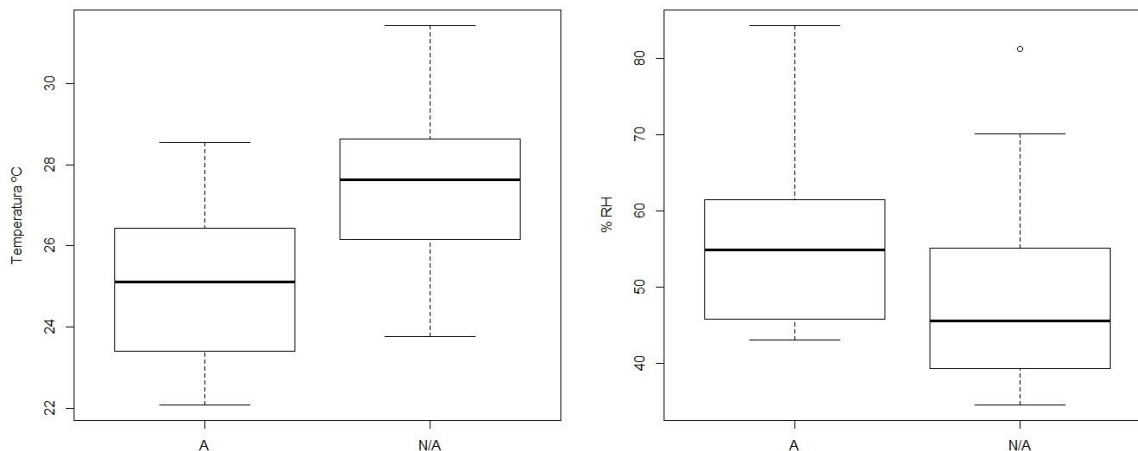


Figura 8. Diagramas de caja y bigote, en el que se muestran las diferencias de las variables ambientales de temperatura ° C y porcentaje de humedad relativa (RH) que experimentan individuos de *Mammillaria carnea* asociados a *Prosopis laevigata* (A) y no asociados (N/A).

Las pruebas de ANOVA revelaron diferencias significativas solo para algunos de los caracteres morfológicos de individuos asociados e individuos sin asociación. Las flores de las plantas no asociadas son más grandes, y también la longitud del estilo, el número de estambres y el número de óvulos tuvieron valores mayores en comparación a las plantas no asociadas (Tabla 2). Sin embargo, no se observaron diferencias significativas en la longevidad floral ni hora de apertura y cierre (Tabla. 2). Debido a estos resultados, se realizó un análisis de componentes principales (ACP), que nos permitió incluir los 16 caracteres morfológicos con el objetivo de identificar cuál o cuáles rasgos contribuyeron a explicar el mayor porcentaje de variación en las flores de *M. carnea* que se encuentran en ambas condiciones (con y sin asociación). Este análisis mostró que tres componentes explican el 55.52% de la variación total de los caracteres analizados para *M. carnea*. El primer componente (PC 1) explicó el 26.20% de la varianza total y los caracteres con una

correlación entre un componente y una variable con puntaje superior a 0.25, es decir caracteres que contribuyen de manera considerable en el (PC 1) fueron: la longitud de las anteras, filamentos, estilo-estigma, diámetro de la corola, diámetro del pericarpelo, y relación polen/óvulo. El segundo componente explicó el 17.08% donde los rasgos con mayor peso son aquellos que presentan puntajes mayores a 0.25, por ejemplo el diámetro polar ovario, mientras que el tercer componente explica el 12.23% de la varianza residual, y los caracteres que mostraron mayor peso son aquellos con puntajes superiores a 0.25 que fueron número de estambres y lobulos del estigma, distancia antera-estigma y granos de polen por flor (Tabla. 3). El análisis no reveló patrones diferenciables entre los rasgos de flores asociadas y expuestas lo que sugiere que la asociación no influye sobre los rasgos florales que se midieron y puede ser plasticidad por la condición.

4. Registro de visitantes florales.

Durante la etapa de floración de *M. carnea* se registró la presencia de visitantes florales pertenecientes a seis familias de artrópodos, que incluyen 11 géneros, de los que se logró determinar 8 especies (Tabla 4). En total se registraron los visitantes florales de 6 flores que presentaran dehiscencia de anteras y receptividad estigmática, por 6 días, 4 h, 2 observadores, con un acumulado de 24 horas/observador por flor, desde el mes de abril al mes de mayo, en la temporada reproductiva de 2015. La duración mínima de una visita registrada fue de 5 segundos (s) y algunos artrópodos permanecen en la planta por más de 4 min hasta un máximo de 289 s, los visitantes florales se presentan con mayor frecuencia en individuos sin asociación a nodriza (Tabla. 5). Las pruebas de ANOVA realizadas revelan que la frecuencia (total de visitas) ($F = 0.431$, 1 *g.l.*, $P = 0.516$), y duración (tiempo que el visitante dura en la flor) ($F = 0.041$, 1 *g.l.*, $P = 0.84$), con la que ocurren las visitas no

varían significativamente entre plantas asociadas y sin asociación a nodriza. En contraste, los resultados del modelo lineal generalizado indican que la frecuencia de las visitas responde a la familia a la que pertenecen los visitantes y sí está determinada por la condición en la que se encuentra la planta (sin asociación o asociada) ($P < 2.2e-16$, $D^2 = 94.50$) por ejemplo; la familia con mayor frecuencia de visitas en ambas condiciones en las que se encuentran las planta es Apidae ($P < 0.0001$), comportamiento contrastante con la familia Halictidae con visitas escasas ($P = 0.04$), mientras que la familia Megachilidae presenta una frecuencia mayor de visitas en plantas sin asociación ($P = 0.0010$) (Figura. 9). Debido a que se observó la presencia de florivoría y/o herbivoría durante la etapa reproductiva, mediante una tabla de contingencia y pruebas de χ^2 de Pearson y residuales ajustados, se analizaron las diferencias entre el total de eventos de herbivoría de individuos asociados y sin asociación. La Tabla 6 considera el total de registros de producción de estructuras reproductivas (botones, flores y frutos) de individuos asociados y sin asociación, y si presentaron eventos de florivoría. Al hacer la prueba de χ^2 se obtienen valores de $\chi^2 = 54.618$, $g.l. = 1$, $p = < 0.0001$, lo que indicaría que están ocurriendo diferencias significativas entre el total de eventos de florivoría en los individuos que la presentaron y se encuentran asociados o no asociados a nodriza.

Tabla 2. Descripción de las características florales de *Mammillaria carnea* ($n = 30$ flores de plantas distintas, 15 de cada condición) en una población localizada en el Valle de Zapotitlán, Puebla. Valor medio, mínimo, máximo, promedio y error estándar (Ee), $p < 0.05$, de acuerdo a la condición en la que se encuentran (A) asociadas y (N/A) no asociadas.

Características	Media (min-max)	Promedio (Ee)		ANOVA
		A	N/A	P
Tamaño de la flor (mm)	15 (12.55-18.52)	14.51 (0.27)	15.55 (0.26)	0.009
Diámetro de la corola (mm)	15.16 (12.40-23.09)	15.46 (0.35)	15.64 (0.47)	0.759
Diámetro del pericarpelo (mm)	7.77 (6.20-11.54)	7.73 (0.17)	7.82 (0.23)	0.7
Diámetro polar del ovario	2.27 (1.61-3.07)	2603.92 (339.61)	2265.7 (235.30)	0.56
Diámetro ecuatorial del ovario	1.74 (1.10-2.64)	1.70 (0.04)	1.79 (0.06)	0.30
Longitud de anteras (mm)	0.70 (0.50-1.03)	0.73 (0.02)	0.70 (0.02)	0.36
Longitud de filamento (mm)	5(2.6-8.4)	4.80 (0.20)	5.20 (0.20)	0.17
Longitud del estilo con estigma	10.56 (7.73-17.19)	10.19 (0.22)	10.91 (0.27)	0.04
Número de estambres	196 (98-353)	179.83 (10.14)	212.46 (7.38)	0.01
Longitud de los lóbulos (mm)	1.78 (0.78-3.06)	1.69 (0.08)	1.87 (0.07)	0.09
Número de lóbulos del estigma	6 (4-9)	6.13 (0.21)	6.36 (0.22)	0.45
Distancia entre anteras y	5.03(2.38-9.47)	4.80 (0.23)	5.26 (0.28)	0.22
Número de óvulos	174(103-265)	165.53 (5.04)	183.16 (7.14)	0.04
Número de granos de	403900 (93000-	421425.0(54637.37)	386305.3	0.579
Relación P/O	2435(557-6925)	2603.92 (339.61)	2265.74 (235.30)	0.416
Número de Semillas	191(52-327)	201.40 (8.56)	186.08 (7.84)	0.19
Hora de apertura	2:05 pm (1:49-2:14)	2.00 (0.034)	1.94 (0.04)	0.299
Hora de cierre	6:02 pm (5:35- 6.23)	5.87 (0.04)	5.86 (0.05)	0.079
Longevidad floral	3 días (3-2)	2.86 (0.06)	2.86 (0.06)	1

Tabla 3. Resultados del Análisis de Componentes Principales, se muestran los tres primeros componentes que explican más del 50% de la variación total en los rasgos florales de *Mammillaria carnea*.

	Componente 1	Componente 2	Componente 3
Eigenvalores	4.192139e+00	2.733539e+00	1.957672e+00
Proporción de Varianza	0.2620087	0.1708462	0.1223545
Proporción Acumulada	0.2620087	0.4328549	0.5552094
Altura	-0.248	0.334	-0.010
Diámetro de la corola	-0.309	0.108	0.147
Diámetro del pericarpelo	-0.309	0.108	0.147
Diámetro polar del ovario	0.077	0.307	-0.116
Diámetro ecuatorial del ovario	0.078	0.130	-0.181
Longitud de anteras	0.232	0.003	-0.081
Longitud del filamento	-0.250	0.032	-0.159
Longitud estilo-estigma	-0.254	0.378	0.191
# de estambres	0.007	0.268	-0.473
Longitud de los lóbulos	-0.122	0.360	0.034
# de lóbulos	0.177	0.241	-0.377
Distancia anteras-estigma	-0.131	0.384	0.345
# de óvulos	0.164	0.296	-0.344
# granos de polen por anteras	-0.393	-0.239	-0.175
# granos de polen por flor	-0.387	-0.115	-0.364
Relación P/O	-0.396	-0.206	-0.267

Tabla 4. Visitantes asociados a *M. carnea* en el Valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla.

Orden	Familia	Subfamilia	Genero	Especie	
Hymenoptera	Apidae	Apinae	<i>Apis</i>	MORFO 1	
	Halictidae	Halictinae	<i>Agapostemon</i>	MORFO 1 MORFO 2	
	Megachilidae	Megachilinae	<i>Heriades</i>	MORFO 1 MORFO 2	
	Formicidae	Formicinae	<i>Brachymyrmex</i>	<i>depilis</i>	
				<i>musculus</i>	
		Myrmicinae	<i>Camponotus</i>	<i>rubrithorax</i>	
				<i>Atta</i>	<i>texana</i>
				<i>Pogonomyrex</i>	<i>barbatus</i>
				<i>Crematogaster</i>	<i>sp</i>
				<i>Cyphomyrmex</i>	<i>sp</i>
				Dolichoderinae	<i>Dorimyrmex</i>
	<i>bureni</i>				
		<i>Forelius</i>	<i>mccooki</i> (Forel)		
Trombodiformes	Anystidae			MORFO 1	
	Erythraeidae			MORFO 1	

Tabla 5. Visitantes florales de *M. carnea* durante la temporada reproductiva, se muestra la frecuencia observada, la duración promedio de la visita, así como el porcentaje de cada morfoespecie.

Familia	Morfoespecie	Frecuencia		Duración promedio en segundos		Porcentaje de Visitas	
		N/A	A	N/A	A	N/A	A
Formicidae	<i>Atta texana</i>	6	8	120	120	2.6	4.8
	<i>Brachymyrmex depilis</i>	12	3	180	183	5.2	1.8
	<i>Brachymyrmex musculus</i>	8	6	180	184	3.5	3.6
	<i>Camponotus rubritorax</i>	13	12	235.38	240	5.7	7.3
	<i>Crematogaster sp</i>	8	4	205.71	180	3.5	2.4
	<i>Dorimyrmex bureni</i>	6	6	120	117	2.6	3.6
	<i>Dorimyrmex insanus</i>	6	6	120	124	2.6	3.6
	<i>Forelius mccoki</i>	11	12	185.45	180	4.8	7.3
	<i>Pogonomyrmex barbatus</i>	12	8	185	184	5.2	4.8
Apidae	<i>Apis sp</i>	82	67	130.45	120	35.9	40.8
Halictidae	<i>Agapostemon morfo 1</i>	3	4	6.5	6	1.3	2.4
	<i>Agapostemon morfo 2</i>	3	4	6.5	6.5	1.3	2.4
Megachilidae	<i>Heriades morfo 1</i>	17	7	5.28	5	7.45	4.26
	<i>Heriades morfo 2</i>	25	6	5.46	5	10.9	3.6
Anystida	<i>Anystidae morfo 1</i>	11	6	289	220	4.8	3.6
Erythraeidae	<i>Erythraeidae morfo 1</i>	5	5	288	289	2.1	3.0

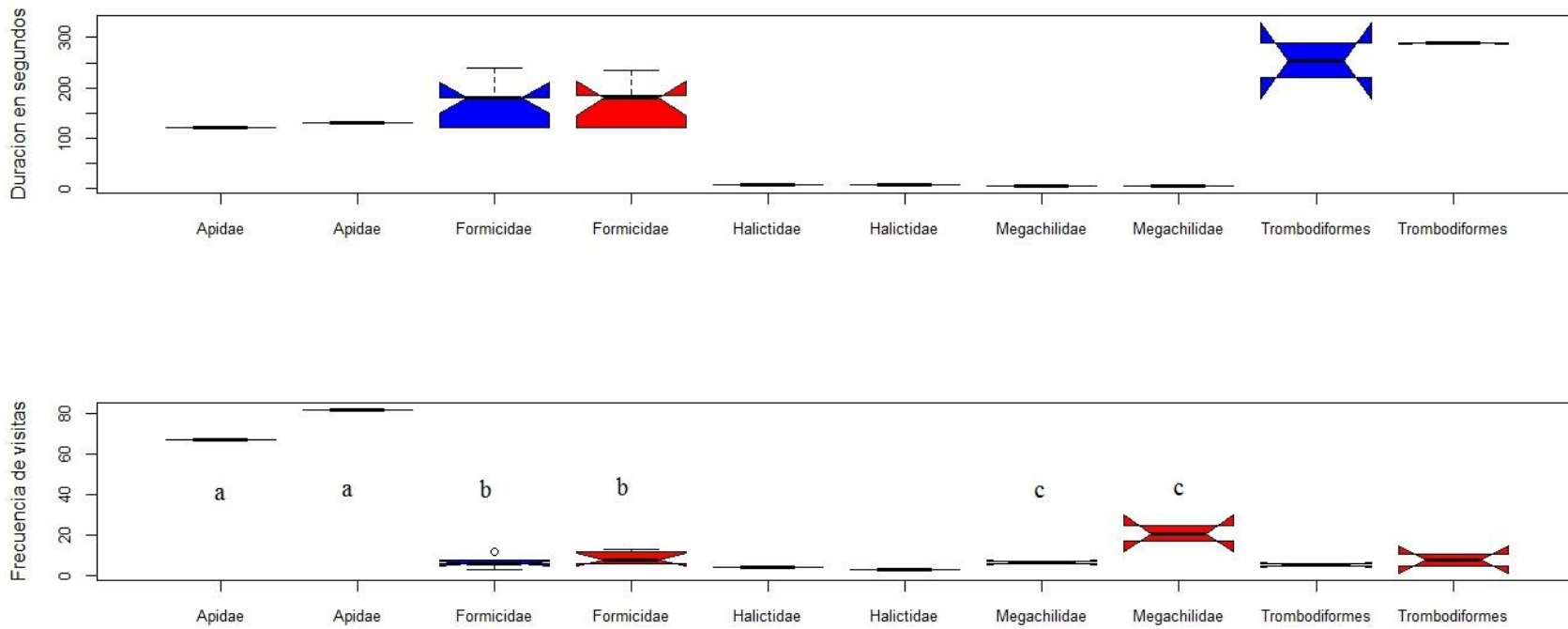


Figura 8. Diagramas de caja y bigote que muestra, mediana, Q1, Q3, max, min y “outliers”, de la duración de la visita (a) y (b) la frecuencia de visitantes florales registrados durante la época reproductiva de *Mammillaria carnea* de abril-mayo del 2015. Se muestran, de color azul, los registros en plantas que se encontraban asociadas a *Prosopis laevigata* y en rojo, los registros de las plantas que se encuentran sin asociación, las familias que mostraron diferencias significativas en la frecuencia de visitas se muestran con la letra a,b,c.

Se elaboró una tabla de contingencia, solo con el total de registros de presencia / ausencia de herbivoría de los 50 individuos asociados y los 50 individuos expuestos (Tabla. 7) que indicó que no hay un efecto diferencial de herbivoría con respecto a la condición ($\chi^2 = 3.7296$, $g.l.= 1$, $p = 0.05346$).

Tabla 6. Tabla de contingencia que muestra el total de casos en los que se presentaron estructuras reproductivas y si estas presentaron o no florivoría, en individuos de *Mammillaria carnea* que se encuentra en dos condiciones de asociación (A) asociados a nodriza y (N/A) no asociados.

Asociación	Florivoría		Total
	S	N	
A	447	158	605
N/A	342	295	637
Total	789	453	1242

Tabla 7. Tabla de contingencia que muestra el total de individuos de *Mammillaria carnea*, que se encontraban asociados (A) o sin asociación a nodriza (N/A), con el total de casos en los que dichos individuos presentaron daño por herbivoría..

Asociación	Herbivoría		Total
	S	N	
A	43	7	50
E	35	15	50
Total	78	22	100

5. Germinación, establecimiento y supervivencia de nuevos individuos

Se evaluó si la procedencia de la semilla tiene algún efecto sobre el éxito de germinación de *M. carnea*. Ambos tipos de semillas comienzan a germinar al segundo día después de la siembra. Las semillas provenientes de individuos que no se encuentran asociados a *P. levigata* continúan germinando hasta pasados 54 días después de la siembra, mientras que algunas semillas provenientes de individuos asociados germinan hasta el día 60 posterior a la siembra; la prueba de χ^2 de Pearson y residuales ajustados, indica que no hay diferencias

significativas entre el total de semillas germinadas ($\chi^2 = 0.23$, $g.l. = 1$, $P = 0.6308$); mientras que la prueba de ANOVA indica que la velocidad de germinación de las semillas provenientes de ambas procedencias es similar, ($P > 0.05$), indicando que la procedencia de las semillas no afecta el éxito de germinación. La supervivencia de las plántulas provenientes de ambas condiciones es mayor al 70% en ambos casos (Figura. 7). Para las pruebas de germinación realizadas *in situ*, los resultados fueron de 0% de germinación hasta los 4 meses posteriores a la siembra.

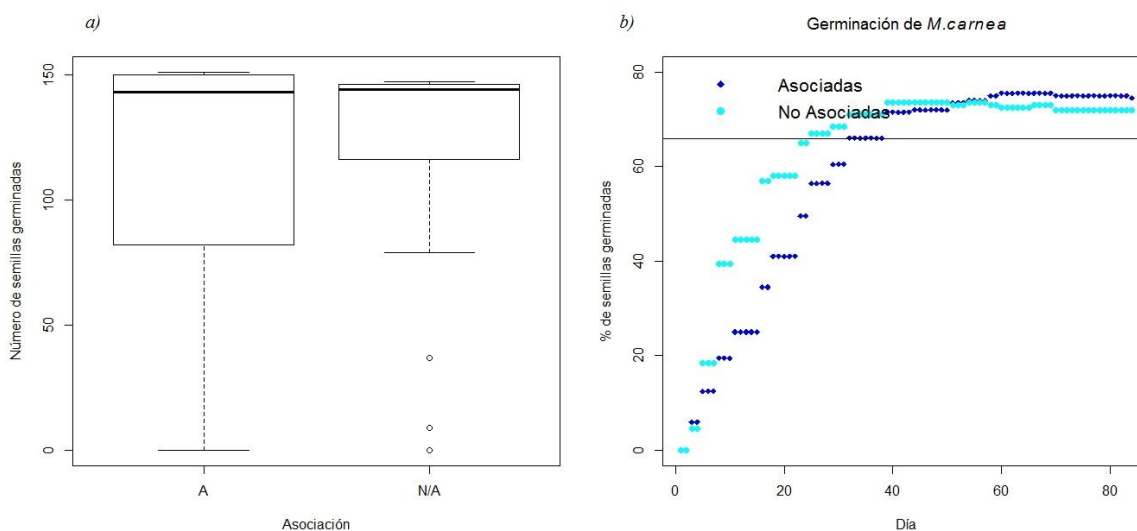


Figura 7. Diagrama de caja, donde se observa, la media, Q1, Q3, y “outliers” del (a) de semillas germinadas, se indica la procedencia, (A) para semillas que provienen de individuos asociados, y (N/A) para semillas que provienen de individuos no asociados. (b) La curva de germinación, con el porcentaje de semillas germinadas de *Mammillaria carnea* provenientes de individuos que se encuentran asociados a *Prosopis levigata* o individuos sin asociación a nodriza.

IX. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Se estudió una población de *M. carnea* que compone de $n=1484$ individuos, los cuales fueron elegidos para que el 50% presentara la condición de asociación y 50% no presentara asociación a *P. laevigata*. Se observó que en ambas condiciones la tendencia es similar respecto a las tallas y los individuos presentan en su mayoría tallas de 5 cm a 10 cm de diámetro. Se sabe que algunas poblaciones del género *Mammillaria* generalmente se

componen por individuos adultos como *M. gaumeri*, *M. crucígera*, *M. magnimamma*, *M. hutzilopochtli* y *M. humboldtii* (Contreras y Valverde, 2002; Valverde *et al.*, 2004; Ferrer *et al.*, 2011; Flores-Martínez *et al.*, 2013; Martínez-Ramos *et al.*, 2016). Similar a la población estudiada la cual se compone principalmente por individuos que alcanzan en su mayoría a ser reproductivos. Si bien, dichos estudios no mencionan si existen diferencias en las tallas de individuos que presentan asociación y los que no, en el presente estudio los resultados indicaron que existen diferencias entre el promedio de las tallas de los individuos reproductivos que se encuentran asociados a nodrizas respecto a los individuos sin asociación a nodriza. Estos últimos con tallas mayores, aunque para ambas condiciones la tendencia es la misma; son aquellos individuos con tallas mayores a los 5 cm de diámetro los que contribuyen de manera considerable a la producción de estructuras reproductivas (hasta 538 estructuras, producidas en promedio por individuo, registradas durante el periodo reproductivo que va de los meses de abril a mayo). Dentro del género *Mammillaria*, la etapa reproductiva es muy variable y cambia dependiendo de la especie; por ejemplo *M. mystax* presenta una floración otoñal (Saldivar y Carbajal, 2012), mientras que *M. pectinifera* tiene una etapa reproductiva más prolongada de noviembre a abril (Deméneghi *et al.*, 2013). Es sabido que en la familia Cactaceae se presentan diferentes periodos de floración a nivel poblacional (Mandujano *et al.*, 2010; Flores-Martínez *et al.*, 2013).

Los resultados de los modelos lineales generalizados en el que se incluye como variables el tamaño de la planta (diámetro como covariable) y la condición de asociación en la que se encuentran los individuos, revela que la varianza explicada por estos modelos es alta, este hecho sugiere que las condiciones microclimáticas que le proporciona la planta nodriza al protegido influyen de manera conjunta con el tamaño de los individuos de *M. carnea*, sobre

la cantidad de estructuras reproductivas que se producen; incluso cuando se modela a través de un modelo lineal generalizado, el total de estructuras reproductivas producidas por individuos asociados como dependientes de las covariables apertura del dosel e índice de área foliar, el resultado es significativo. Se sabe que en otras especies del género el componente reproductivo aumenta proporcionalmente al tamaño (Contreras y Valverde, 2002; Peters *et al.*, 2014; Larios-Ulloa *et al.*, 2015; Martínez-Ramos *et al.*, 2016), además, este estudio reveló que la cantidad de estructuras reproductivas producidas por los individuos de *M. carnea* responde, no solo al diámetro que presenten los individuos, sino también a la condición particular de la interacción planta-nodrizo en la que se encuentran, indicando que la cantidad de luz que penetra el dosel de la planta nodriza y que varía en cada individuo de *P. laevigata*, afecta la cantidad de estructuras que se producen, pues se observó que cuando los valores de porcentaje de OC son mayores y LAI es menor, el número de estructuras reproductivas tiende a ser mayor.

La antesis de las flores de *M. carnea* dura un promedio de tres días, además las flores exhiben hercogamia, y presentan dicogamia, primero se presenta la dehiscencia de anteras y posteriormente ocurre la receptividad estigmática, pues ambos fenómenos ocurren con un día de diferencia. Las anteras son dehiscentes unas horas después de que comienza la apertura floral mientras que la receptividad estigmática alcanza su clímax aproximadamente un día después de la antesis. Esta condición facilita la polinización cruzada en las plantas y es posible que la longevidad floral de *M. carnea* se encuentre relacionada con la dicogamia; en general la dicogamia es un rasgo poco explorado y solo se ha reportado en algunas especies de la familia Cactaceae (Mandujano *et al.*, 2010), al igual que en estos reportes *M. carnea* inicia su fase reproductiva con la función masculina.

La longevidad floral no difirió entre condiciones de asociación, y esta característica es muy poco variable en las cactáceas de las que hay reportes (Mandujano *et al.*, 2010). En particular, la longevidad prolongada de las flores es poco común predominando las especies con flores de un solo día de vida (Mandujano *et al.*, 2010), aunque puede variar de 1 o hasta 3 días por ejemplo en *Hylocereus undatus*, *Ariocarpus fissuratus*, o algunas especies del género *Opuntia* (Valiente-Banuet *et al.*, 2007; Martínez-Peralta y Mandujano, 2011; del Castillo, 1994; Mandujano *et al.*, 1996), escasas son las especies que tienen flores con un periodo de vida largo, como único reporte está *M. huitzilopochtli* de 3 a 8 días (Flores-Martínez *et al.*, 2013). La longevidad floral prolongada es un comportamiento que le permite a las especies aumentar la probabilidad de ser visitadas y por ende se espera que el éxito reproductivo aumente. En sentido inverso, el incremento en la longevidad floral puede aumentar el riesgo de perder estructuras reproductivas por depredadores y el éxito reproductivo decrece. Aparentemente en *M. carnea* este riesgo se compensa por una prolongada duración de la floración, constante y abundante producción de estructuras reproductivas, las que presentan mecanismos como la separación espacial y temporal de los sexos que favorecen entrecruza y garantizan una reproducción sexual exitosa. Esta especie presenta un sistema de apareamiento xenógamo; la xenogamia ha sido descrita dentro del género *Mammillaria* (Bowers 2002; Giovanetti *et al.*, 2007; Flores-Martínez *et al.*, 2013; Valverde *et al.*, 2015, Martínez-Ramos *et al.*, 2015) relacionándose con polinizadores generalistas, aunque el éxito reproductivo también se encuentra relacionado con otros factores como la procedencia del polen, sistemas de auto-incompatibilidad, de número de flores abiertas por día, tiempo de vida de cada flor y cantidad de polen o néctar, entre otros (Gaston, 1997; Orians, 1997, Mandujano *et al.*, 2010), la fecundación cruzada tiene ventajas a largo plazo en el que la población puede mantener altos niveles de diversidad

genética (Wyatt, 1983; Charlesworth y Charlesworth 1987); factores como la composición genética de la especie y la ausencia o ineficiencia de polinizadores también juegan un papel importante en el éxito reproductivo (Mandujano *et al.*, 1996; Gaston y Kunin, 1997; Kunin, 1997; Orians, 1997; Pimienta-Barrios y del Castillo, 2002).

Las diferencias en los rasgos morfológicos de las flores de *M. carnea* dadas por la interacción nodriza-protégido se presentan en caracteres florales muy importantes para la atracción de visitantes florales (el tamaño de la flor), para un mayor desempeño de las funciones sexuales, femenina (el número de óvulos y longitud del estigma) y masculina (número de anteras); así como también el hecho de que el total de estructuras reproductivas producidas fueron mayores en plantas asociadas a *P. laeviagata* y respondieron a las condiciones particulares en las que se encuentran, (como los porcentajes de cobertura e índice de área foliar, temperatura y humedad relativa, pueden revelar procesos ecológicos relevantes en la dinámica de la fenología reproductiva de esta especie. Las flores de mayor talla son más atractivas y se sugiere que existe una ganancia en adecuación en respuesta a este atributo (Richards, 1986), tal y como se corroboró en este trabajo porque hay mayor número de estructuras reproductivas y visitantes florales en las plantas no asociadas. Además, la presencia de más óvulos y más anteras sugiere una inversión de energía en las funciones sexuales; la exposición a mayor radiación favorece a la producción de recompensas como el polen, tamaño de las flores y número de gametos, como lo han reportado para *Pachycereus weberi*, y *Myrtillocactus geometrizans* (Córdova-Acosta, 2011; Figueroa-Castro y Valverde, 2011; Aguilar-García, 2012, Valencia, 2014).

Respecto a los visitantes florales de la familia Cactaceae se ha reportado a miembros de las familias Hymenoptera, Diptera, Lepidoptera y Coleoptera (Mandujano *et al.*, 1996, 2010; Johnson y Steiner, 2000; Giovanetti *et al.*, 2007; Curbelo-Rodríguez *et al.*, 2012; Valverde

et al., 2015). Entre los visitantes florales de *M. carnea* se observaron abejas solitarias de los géneros *Heriades* y *Agapostemon*, que incluyen especies tanto de amplia distribución como endémicas estrictas (Michener, 1941; Ramirez-Freire *et al.*, 2012). En Norteamérica, las especies de abejas que polinizan cactus son solitarias en su mayoría, nativas de las regiones desérticas (Martínez-Peralta y Mandujano, 2012), sin embargo la abeja de la miel (*Apis mellifera*), originaria de Europa, Asia y África y naturalizada en todo el mundo (Butz, 1997), también participa activamente en la polinización de algunos cactus en la actualidad (Martínez-Peralta y Mandujano, 2011).

Los recursos que ofrece *M. carnea* a sus visitantes son determinantes en su éxito reproductivo y se refleja en la frecuencia y duración de visitas, por ejemplo, el género *Apis*, ocupa más de 30% de las visitas con una duración de 2 min, provocando la reducción de recompensas y por ende una menor frecuencia y duración en la visitas de abejas solitarias de los géneros *Agapostemonn* y *Heriades* con un 2% y 6% de frecuencias respectivamente, y con visitas menores los 7 segundos. Otros visitantes florales del orden Hymenoptera, pertenecientes a la familia Formicidae fueron observados en *M. carnea*, los cuales más que polinizadores, fungen como depredadores de la estructuras reproductivas, al respecto sabe que las hormigas ocupan una posición clave dentro de los ecosistemas como ingenieros ecosistémicos, modificando la distribución, la abundancia y la dinámica de la comunidad vegetal, cambiando la disposición de recursos y alterando las condiciones del suelo (Whitford, 1978; Wilby y Shachak, 2000; Zavala-Hurtado *et al.*, 2000; Guzmán-Mendoza y Castaño-Meneses, 2007; Farji-Brener, 1992; Bestelmeyer y Wiens, 2001; Fortanelli y Servín, 2002). También se registró la presencia de miembros de la familias a Anystidae y Erythraeidae, siendo la primera vez que se reporta la presencia de (ácaros) en cactáceas, si bien la frecuencia de visitas es escasa, 6% del total de visitas registradas, la

duración de sus visitas es la más prolongada y llegan a permanecer sobre la planta por más de 4 minutos, en relación los otros visitantes del orden Hymenoptera a excepción de *Apis* que puede permanecer por periodos menores a 2 minutos. Si bien no fue posible determinar las especies y el comportamiento observado, no permitió hacer inferencias sobre su papel en la biología reproductiva de la planta visitada, al respecto se conoce que las especies que conforman las familias Anystidae y Erythraeidae, son parásitos o depredadores durante sus diferentes etapas de vida, de otros artrópodos de cuerpo blando, incluyendo huevos de insectos, (Southcott 1961, 1991; Goldarazena *et al.*, 2000; Gerson *et al.*, 2003; Saboori y Cobanoglu, 2010); también se ha demostrado que varias especies consumen polen o exudados de los nectarios extraflorales y algunas soluciones azucaradas (Pemberton, 1993; Otto y Halliday, 1991), su presencia indica que *M. carnea* ofrece recursos no solo a los polinizadores sino también a un elenco variado artrópodos que modifican, las estructuras reproductivas, como las hormigas, pueden ser polinizadores como las abejas o aprovechan los recursos que ofrece *M. carnea* durante la temporada reproductiva como los ácaros (polen, néctar, presas, etc).

Las repercusiones de los visitantes sobre el éxito reproductivo pueden ser resultado de significativas diferencias entre los caracteres florales de los individuos de *M. carnea* que se encuentran asociados e individuos sin asociación, estos últimos presentan flores de mayor talla (altura, diámetro de la corola), además un porcentaje mayor de recompensas florales como el polen (número de estambres), rasgos que provocan cambios en la frecuencia de visitantes que pueden ser depredadores o polinizadores, por ejemplo en este estudio se observó que los daño causados por herbivoría ocurren en ambas condiciones, sin embargo la frecuencia con la que ocurren estos eventos es mayor en plantas de *M. carnea* que se encuentran asociadas, durante la etapa reproductiva de esta especie además de la presencia

de herbívoros que consumen partes no reproductivas como el tallo, también se presentan herbívoros que especializan en consumir solo partes reproductivas de la planta una tipo de herbivoría por florivoría, algunos de los artrópodos florívoros en este estudio fueron miembros de la familia Formicidae, en este estudio se registró que la n frecuencia de visitas de hormigas es 4.5% mayor en individuos asociados que sin asociación, similar a lo que ocurre con las abejas *Apis* con un 5% más de visitas, este comportamiento es inverso al de las abejas solitarias del género *Heriades* las cuales visitan con mayor frecuencia 8.29% y 6 % plantas que se encuentran no asociadas a *P. laevigata*; mientras que las abejas solitarias del género *Agapostemon* parecen visitar con frecuencias similares individuos de *M. carnea* que se encuentran asociados o no. Otros de los rasgos que presentaron correlaciones altas a los tres componentes principales que explican el 50% de la variación total en los rasgos florales de *M. carnea* son rasgos relacionados a los mecanismos que aseguran la fecundación cruzada, por ejemplo la hercogamia (distancia antera-estigma, longitud de filamentos, anteras, estigma), y dicogamia (longitud del estigma, numero de lóbulos del estigma) y de la producción de gametos (granos de polen y número de óvulos), los resultados indican la plasticidad de dichos rasgos, pues se presenta una alta variación a nivel de flor respondiendo a la condición en la que se encuentra es decir asociado o expuesto, con lo que tienen mayor disponibilidad de recursos lumínicos, promoviendo una mayor producción granos de polen y óvulos además de flores de mayor tamaño similar a lo reportado por Figueroa-Castro y Valverde (2011) en *P. weberi*.

Los efectos ecológicos de las interacciones multiespecíficas durante la fenología reproductiva de *M. carnea*, pueden tener consecuencias evolutivas al moldear la selección de atributos que le permiten interactuar simultáneamente con más de una especie, y que le aseguren éxito reproductivo. Así, las plantas que se encuentran en condiciones adversas

(expuestas), producen flores más atractivas para polinizadores, presentan un mayor número de óvulos, estambres, un área estigmática mayor, presentan depredación en menor medida y la frecuencia de visitantes generalistas es mayor (abejas solitarias y *Apis*), y posiblemente cualquier cambio en la frecuencia de visitas aunque poca puede marcar la diferencia entre asegurar o no el éxito reproductivo, entendido como el total de semillas producidas.

Se han realizado estudios sobre rasgos funcionales relacionados a las recompensas florales o la defensa, y se sabe que promueven la preadaptación, demostrado que hay grados similares de labilidad (incluyendo homoplasia) en la evolución de las relaciones de polinizadores y sistemas de apareamiento (por ejemplo, Armbruster, 1997; Bogler *et al.*, 1995; Goldblatt *et al.*, 1995; Johnson y Linder, 1995; Barrett, 1996; Goldblatt y Manning 1996; Kohn *et al.*, 1996), la preadaptación también ha sido implicada en la evolución de la polinización activa por las polillas de yuca (Pellmyr, 1997). En la mayoría de estos casos, la preadaptación probablemente desempeñó papeles importantes en los cambios evolutivos en la ecología de la polinización. Así, estudiar simultáneamente la importancia de las condiciones ambientales, filogenia o rasgos funcionales como mecanismos de las interacciones planta-planta aclararían cómo tales interacciones influyen en la distribución de las especies en condiciones ambientales cambiantes (Soliveres *et al.*, 2014).

Por ejemplo en este estudio se observó que estos rasgos se encuentran en conflicto de selección durante las diferentes fases de la fenología reproductiva de *M. carnea* y algunos son seleccionados positivamente por polinizadores pero negativamente por depredadores (flores, frutos, semillas), razón por la que se debe de considerar la temporalidad en la que los rasgos expresados están sujetos a selección natural. Así otros rasgos evaluados fueron la germinación y supervivencia; si bien el total de semillas producidas puede ser un factor clave en el reclutamiento de nuevos individuos a la población, no es un factor determinante,

la heterogeneidad ambiental también tiene una función importante, pues es en mayor medida la que condiciona la germinación y supervivencia de los individuos, como lo indicaron las pruebas de germinación en campo e invernadero, a pesar de sembrar semillas de diferentes años y ambas procedencias, el resultado obtenido fue el mismo para las condiciones naturales (0% germinación), mientras que las pruebas de germinación bajo las mismas condiciones para ambos tipos de semilla y de diferentes años, fue de más del 98% de las semillas germinadas y posterior supervivencia de plántulas, hecho que sugiere que cada semilla producida por ambos tipos de progenitores tiene una alta probabilidad de ser viable y poder germinar, aunque las condiciones ambientales en las que se encuentren las semillas es en mayor medida determinante.

En este estudio se mostró cómo la interacción nodriza-protégido y planta-polinizador es compleja, además de tener efectos sobre la biología reproductiva promoviendo la plasticidad en rasgos florales, como una estrategia en la que las plantas otorgan ventajas para la reproducción sexual exitosa. Estas interacciones cambian en las diferentes etapas del ciclo de vida, durante las primeras etapas, el costo de establecerse asociado a una nodriza es reducir la producción de prole, sin embargo la probabilidad de establecimiento es alta, mientras que durante la etapa reproductiva, el beneficio de encontrarse sin asociación se refleja en la producción de estructuras reproductivas más atractivas para los polinizadores que les aseguran el éxito reproductivo es mayor.

X. LITERATURA CITADA

- Adams, W. W. III., Diaz, M., y K. Winter. 1989. Diurnal changes in photochemical efficiency, the reduction state of Q, radiationless energy dissipation, and nonphotochemical fluorescence quenching in cacti exposed to natural sunlight in northern Venezuela. *Oecologia*. 80: 553–561.
- Adler, L. 2007. Selection by pollinators and herbivores on attraction and defense. K. J. Tilmon [ed.], Specialization, speciation and radiation: The evolutionary biology of herbivorous insects, 162–173. University of California Press, Berkeley, California, USA.
- Adler, L.S., y J.L. Bronstein. 2004. Attracting antagonists: Does floral nectar increase leaf herbivory? *Ecology*. 85:1519–1526.
- Aguilar-García, S. A. 2012. Caracterización del polen de *Pachycereus weberi* (Cactaceae): efecto de la orientación de las flores. Tesis de Licenciatura, Benemerita Universidad Autónoma de Puebla, Puebla, México, 68 pp.
- Aguilera, H. N. 1970. Suelo de las zonas áridas de Tehuacán, Puebla y sus relaciones con las cactáceas. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. 15:51-61.
- Aizen, A.M., y P. Feisinger. 1994. Forest Fragmentation, Pollination, and Plant Reproduction in a Chaco Dry Forest, Argentina. *Ecology*. 75:330-351.
- Albrechtsen, B.R. (2000) Flowering phenology and seed predation by a tephritid fly: escape of seeds in time and space. *Ecoscience*. 7:433–438.
- Althoff, D. M., Segraves, K., y O. Pellmyr. 2005. Community context of an obligate mutualism: pollinator and florivore effects on *Yucca filamentosa*. *Ecology*. 86(4):905–913.
- Álvarez, R. H., Godínez-Álvarez., U. Guzmán., y P. Dávila. 2004. Aspectos ecológicos de dos cactáceas mexicanas amenazadas: implicaciones para su conservación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 75:7-16.
- Anderson E.F. 2001. The cactus family. Timber, Portland, OR.
- Arias, S., Gama, S., y L. U. Guzmán. 1997. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Fascículo 14. Cactaceae A. L. Juss. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Armbruster, W. S. 1997. Exaptations Link Evolution of Plant-Herbivore and Plant-Pollinator Interactions: a phylogenetic inquiry. *Ecology*. 78(6): 1661-1672.
- Aro, E.M., Virgin, I., y B. Andersson. 1993 Photoinhibition of photosystem II. Inactivation, protein damage and turnover. *Biochim Biophys Acta*. 1143: 113–134.
- Arriaga, L., Maya, Y., Díaz, S., y J. Cancino. 1993. Association between cacti and nurse perennials in a heterogeneous tropical dry forest in northwestern Mexico. *Journal of Vegetation Science*. 4:349- 356.
- Arroyo-Cosultchi, G., Golubov, J., y M.C. Manujano. 2016. Pulse seedling recruitment on the population dynamics of a columnar cactus: Effect of an extreme rainfall event. *Acta Oecologica*. 71: 52-60.
- Ashman, T. L., D. H. Cole y M. Bradburn. 2004. Sex-differential resistance and tolerance to herbivory in a gynodioecious wild strawberry. *Ecology*. 85:2550-2559.
- Avendaño, T. J. 2007. Dinámica poblacional de *Mammillaria supertexta*. Mart ex Pfeiff, en el Valle de Cuicatlán, Oaxaca, México. Tesis de Maestría en Ciencias. CIIDIR, Oaxaca, Instituto Politécnico Nacional. Mexico. 77 pp.

- Barker, D. H., y W. W. Adams. III. 1997. The xanthophyll cycle and energy dissipation in differently oriented faces of the cactus *Opuntia macrorhiza*. *Oecologia*. 109: 353–361.
- Barrett, S. C. H. 1996. Mating-system evolution in flowering plants: micro and macroevolutionary approaches. *Acta Botanica Neerlandica*. 44:385-402.
- Barrett, S.C.H. 2003. Mating strategies in flowering plants: the outcrossing–selfing paradigm and beyond. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*. 358:991–1004.
- Bendix, J., Homeier, J., Cueva Ortiz, E., Emck, P., Breckle, S.W., Richter, M. y Beck, E., 2006. Seasonality of weather and tree phenology in a tropical evergreen mountain rain forest. *International Journal of Biometeorology*. 50(6): 370-384.
- Bestelmeyer, B.T. y J.A. Wiens. 2001. Ant biodiversity in semiarid landscape mosaics: The consequences of grazing vs. natural heterogeneity. *Ecological Applications*. 11(4): 1123-1140.
- Biology and Uses Park S. Nobel. University of California Press Berkeley and Los Angeles, California University of California Press, Ltd. London, England 2002.*
- Blair, A.W., y P.S. Williamson. 2008. Effectiveness and Importance of Pollinators to the Star Cactus (*Astrophytum asterias*). *The Southwestern Naturalist*. 53(4):423-430.
- Bogler, D. J., Neff, J. L., y B. B. Simpson. 1995. Multiple origins of the yucca-yucca moth association. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 92:6864-6867.
- Bonomi, G., Incerti G., y S. Mazzoleni. 2011. Assessing occurrence, specificity, and mechanisms of plant facilitation in terrestrial ecosystems. *Plant Ecol*. 212:1777–1790.
- Bowers, J. E. 2002. Flowering patterns and reproductive ecology of *Mammillaria grahamii* (Cactaceae), a common, small cactus in the Sonoran Desert. *Madroño*. 49:201-206.
- Bravo-Hollis, H., y H. Sánchez-Mejorada. 1991. Las Cactáceas de México. Vol 3. UNAM. D.F. México.
- Bronstein, J.L., Huxman, T., Horvath, B., Farabee, M., y G. Davidowitz. 2009. Reproductive biology of *Datura wrightii*: the benefits of a herbivorous pollinator. *Annals of Botany*. 103:1435-1443.
- Butz, H.V.M. 1997. Ecological impacts of introduced honey bees. *Quart Rev Biol*. 72:275-297.
- Byers, Douglas (editor). 1967. The Prehistory of the Tehuacan Valley, Vol.1: Environment and Subsistence. University of Texas Press, Austin.
- Callaway, R.M. y L.R. Walker. 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*. 78, 1958–1965.
- Castillo A.D. 2004. Estado actual de la población y fenología reproductiva de *Mammillaria hamata* en la localidad de los Ángeles Tetela, Puebla. Tesis de Licenciatura. Escuela de Biología. BUAP. Puebla, México.
- Cervera, J.C., Andrade, J. L., Simá J. L., y E. A. Graham. 2006. Microhabitats, germination, and establishment for *Mammillaria gaumeri* (cactaceae), a rare species from Yucatan. *Int. J. Plant Sci*. 167(2):311–319.
- Charlesworth, D., y B. Charlesworth. 1987. Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 18: 237–268.
- CITES 2013. Apéndice I; II y III. <http://www.cites.org/esp/app/appendices.php>

- Cody, M. L. 1993. Do cholla cacti (*Opuntia* spp., Subgenus *Cylindropuntia*) use or need nurse plants in the Mojave desert? *Journal of Arid Environments*. 24:139–154.
- Contreras, C. 2000. Dinámica poblacional de *Mammillaria crucigera* (Cactaceae) una especie rara de la región de Tehuacán Cuicatlán. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. México, D.F.
- Contreras, C. y T. Valverde. 2002. Evaluation of the conservation status of a rare cactus (*Mammillaria crucigera*) through the analysis of its population dynamics. *Journal of Arid Environments*. 51:89-102.
- Córdova-Acosta E. 2011. Efecto de la orientación y caracteres de las flores en el éxito reproductivo de *Pachycereus weberien* la región de Tehuacán-Cuicatlán, Tesis de Maestría, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, México, D.F., México, 73 pp.
- Cornejo-Romero A., Vargas-Mendoza C.F., Valverde, P. y B. Rendón-Aguilar. 2013. Estructura genética y filogeografía en cactáceas. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. 58(1): 4-28.
- Cortés, R. P. 2003. Contribución al conocimiento de la dinámica poblacional de *Mammillaria zephyrantoides* en Cuautinchán, Puebla. Tesis de licenciatura. Escuela de Biología. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. México.
- Crawley, M. 1993. GLIM for Ecologists. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Cruden, R.W. 1977. Pollen/ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution*. 31:32-46.
- Cruz, M. y A. Casas. 2002. Morphological variation and reproductive biology of *Polaskia chende* (Cactaceae) under domestication in Central México. *Journal of Arid Environments*. 51:561-576.
- Curbelo-Rodríguez, J.C., Meléndez-Ackerman, E.J., Rojas-Sandoval, J. y A. Segarra-Carmona. 2012. New distribution record of *Cybocephalus kathrynae* (Coleoptera, Cybocephalidae) on Mona Island, Puerto Rico. *Revista Brasileira de Entomologia*. 56(1): 119–121.
- Dafni A. 1992. Pollination ecology. Oxford University Press, Oxford.
- Deméneghi A. 2009. Dinámica poblacional de *Mammillaria pectinifera*, en el municipio de Santa Clara Huitziltepec, Puebla. Tesis de Licenciatura. Escuela de Biología. BUAP. Puebla, México.
- Deméneghi, A.P., Navarro, M.C. y Saldivar S. 2013. Dinámica poblacional de *Mammillaria pectinifera*, en el municipio de Santa Clara Huitziltepec, Puebla, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. 59(3):68-81.
- Ehrlen, J., Kack, S. y J. Agren. 2002. Pollen limitation, seed predation and scape length in *Primula farinosa*. *Oikos*. 97: 45–51.
- Ehrlen, J., y Z. Munzbergova. 2009. Timing of flowering: Opposed selection on different fitness components and trait covariation. *American Naturalist*. 173:819–830.
- English-Loeb, G.M., y R. Karban. 1992. Consequences of variation in flowering phenology for seed head herbivory and reproductive success in *Erigeron glaucus* (Compositae). *Oecologia*. 89, 588–595
- Eriksson, O. 1995. Asynchronous flowering reduces seed predation in the perennial forest herb *Actaea spicata*. *Acta Oecol.* 16:195–203.
- Farji-Brener, A.G. 1992. Modificaciones al suelo realizadas por hormigas cortadoras de hojas (Formicidae: Attini): una revisión de sus efectos sobre la vegetación. *Ecología Austral*. 2:87-94.

- Ferrer, M., Durán, R., Méndez, M., Dorantes, A. y G. Dzib. 2011. Dinámica poblacional de genets y ramets de *Mammillaria gaumeri* cactácea endémica de Yucatán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 89:83-105.
- Figueroa-Castro, D. M. y P. L. Valverde. 2011. Flower orientation in *Pachycereus weberi* (Cactaceae): Effects on ovule production, seed production and seed weight. *Journal of Arid Environments*. 75: 1214-1217.
- Fisch, S.T.V., Nogueira, J.R.L.R., y W. Mantonvani. 2000. Fenología reproductiva de *Euterpe edulis* Mart. na Mata Atlântica (Reserva Biológica do Trabiçu, Pindamonhangaba - SP). *Revista Biociências*. 6(2):2, 31-37.
- Flores-Martínez, A., Ezcurra, E. y S. Sánchez-Colón. 1994. Effect of *Neobuxbaumia tetetzo* on growth and fecundity of its nurse plant *Mimosa luisana*. *Journal of Ecology*. 82: 325-330.
- Flores-Martínez, A., Manzanero-Medina, G., Golubov, J., y M.C. Mandujano. 2013. Biología floral de *Mammillaria huitzilopochtli*, una especie rara que habita acantilados. *Botanical Science*. 91:349-356.
- Fortanelli, M.J. y M.E. Servín. 2002. Desechos de hormiga arriera (*Atta mexicana* Smith), un abono orgánico para la producción hortícola. *Terra*. 20 (2):153-160.
- Franco, A.C., y P. S. Nobel. 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and grow of Cacti. *Journal of Ecology*. 77 (3):870-886.
- Frazer, G.W., Canham, C. D., y K. P. Lertzman. 1999. Gap Light Analyzer (GLA). User's manual. Simon Fraser University. Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York. 36 p.
- Freitas, P.X., de Oliveira, J. E., da Cruz Neto A., y L. Ribeiro dos Santos. Evaluation of genetic resources of yellow passion fruit. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*. 46 (9): 1013-1020.
- Fulbright, T. E., Kuti J. O., y A. R. Tipton. 1995. Effects of nurse-plant canopy temperatures on shrub seed germination and seedling growth. *Acta Oecologica*. 16:621-632.
- Galen, C., y J. Cuba. 2001. Down the tube: Pollinators, predators, and the evolution of flower shape in the alpine skypilot, *Polemonium viscosum*. *Evolution*. 55: 1963-1971.
- García, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación de Koeppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). México. Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Gaston, K. J. 1994. Rarity. London: Chapman and Hall. Eds. The Biology of Rarity: Causes and Consequences of Rare-Common Differences. 190-208 p.
- Gaston, K. J. 1994. What is rarity? P. 30-47 en W. E. Kunin and K. J. Gaston, editors. The biology of rarity. Causes and consequences of rare-common differences. Chapman and Hall, London, UK.
- Gerson, U., Smiley R.L., y R. Ochoa. 2003. Mites (Acari) for Pest Control. Blackwell Science, Oxford, 539 pp.
- Giovanetti, M., Cervera, J.C., y J.L. Andrade. 2007. Pollinators of an endemic and endangered species, *Mammillaria gaumeri* (Cactaceae), in its natural hábitat (coastal dune) and in a botanical garden. *Madroño* 54:286-292.
- Godínez-Álvarez, H., Valiente-Banuet, A. y L. Valiente-Banuet. 1999. Biotic interactions and the population dynamics of the longlived columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo* in the Tehuacan Valley, Mexico. *Canadian Journal of Botany*. 77:203-208.

- Godínez-Álvarez, H., Valiente-Banuet, A. y A. Rojas-Martínez. 2002. The role of seed dispersers in the population dynamics of the columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo*. *Ecology*.83: 2617-2629.
- Godínez-Álvarez, H., Valiente-Banuet, A. y Rojas-Martínez, A. 2002. The role of seed dispersers in the population dynamics of the columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo*. *Ecology*.83:2617-2629.
- Godínez-Álvarez, H., Valverde, T. y P. Ortega-Baes. 2003. Demographic trends in the Cactaceae. *Botanical Review*. 69:173-203.
- Godínez-Álvarez, H., y A. Valiente-Banuet. 2004. Demography of the columnar cactus *Neobuxbaumia macrocephala*: a comparative approach using population projection matrices. *Plant Ecology*. 174:109-118.
- Goldarazena. A., Zhang Z.Q., y R. Jordana. 2000. A new species and a new record of ectoparasitic mites from thrips in Turkey (Acari, Trombidiidae and Erythraeidae). *Systematic Parasitology*. 45: 75–80.
- Goldblatt, P., y J. C. Manning. 1996. Phylogeny and speciation in *Lapeirousia* subgenus *Lapeirousia* (Iridaceae: Ixioidae). *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 83(3):346-361
- Golubov J., Martínez-Valenzuela P. A., Durán C. E. J. y C. Y. Martínez. 2010. Distribución espacial y nodricismo en *Mammillaria carnea* en el municipio de Valerio Trujano, Cuicatlán, Oaxaca. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. 55(2):56-64.
- Gross, N., Börger, L., Soriano-Morales, S.I., Le Bagousse-Pinguet, Y., Quero, J.L.,García-Gómez, M., Valencia-Gómez, E., y F.T. Maestre. 2013. Uncovering multi-scale effects of aridity and biotic interactions on the functional structure of Mediterranean shrublands. *Journal of Ecology*. 101:637–649.
- Guzmán-Mendoza, R. y G. Castaño-Meneses. 2007. Selected foraging activity of *Camponotus rubrithorax* Forel (Hymenoptera: Formicidae) in the Zapotitlán Salinas valley, Puebla. *Sociobiology*. 50(2):435-448.
- Harder, L. D., y M. A. Aizen. 2004. The Functional Significance of Synchronous Protandry in *Alstroemeria aurea*. *Functional Ecology*. 18(3):467-474.
- He, Q., Bertness, M.D., y A.H. Altieri. 2013. Global shifts towards positive species interactions with increasing environmental stress. *Ecology Letters*. 16: 695-706.
- Hernández, H. M. y C. Gómez-Hinostrosa. 2015. *Mapping the cacti of Mexico.Part II. Mammillaria. Succulent plant research* (9) Milborne Port, England:dh Books.
- Holland, J. N. y F. Molina-Freaner. 2013. Hierarchical effects of rainfall, nurse plants, granivory and seed banks on cactus recruitment. *Journal of Vegetation Science*. 24:1053–1061.
- Howe H.F. y Westley, L.C. 1997. Ecology of Pollination and seed dispersal. In: M.J. Crawley (Ed), *Plant Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Janzen, D.H., 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within dry season in Central America. *Evolution. International Journal of Organic Evolution*. 21(3): 620-637.
- Johnson, S.D., y K.E. Steiner. 2000. Generalization versus specialization in plant pollination systems. *Trends in Ecology y Evolution*. 15(4):140-143.
- Jolliffe, I. T. 2002. *Principal Component Analysis*. 2nd ed. Springer Series in Statistics, Springer-Verlag, 488 pp.

- Klips, R.A., Sweeney, P. M., Bauman, E. K. F y A. A. Snow. 2005. Temporal and geographic variation in predispersal seed predation on *Hibiscus moscheutos* L. (Malvaceae) in Ohio and Maryland, USA. *Am. Midl. Nat.* 154, 286–295.
- Kohn, J. R., Graham, S. W., Morton, B., Doyle, J. J., y S.C. H. Barrett. 1996. Reconstruction of the evolution of reproductive characters in Pontederiaceae using phylogenetic evidence from chloroplast DNA restriction-site variation. *Evolution*. 50:1454-1469.
- Kudoh, H., y D. F. Whigham. 1998. The effect of petal size manipulation on pollinator/seed- predator mediated female reproductive success of *Hibiscus moscheutos*. *Oecologia*. 117: 70-79.
- Kunin, W.E. 1997. Population size and density effects in pollination: pollinator foraging and plant reproductive success in experimental arrays of *Brassica kaber*. *Journal of Ecology*, 85, 225–234.
- Lay, C. R., Linhart, Y. B., y P. K. Diggle. 2011. The good, the bad and the flexible: Plant interactions with pollinators and herbivores over space and time are moderated by plant compensatory responses. *Annals of Botany*. 108: 749-763.
- Liancourt, P., Callaway, R.M., y R. Michalet. 2005. Stress tolerance and competitive response ability determine the outcome of biotic interactions. *Ecology*. 86:1611–1618.
- Long, S.P., Humphries, S., y P.G. Falkowski. 1994. Photoinhibition of Photosynthesis in Nature *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*. 45: 633-662
- Mahoro, S. 2002. Individual flowering schedule, fruit set, and flower and seed predation in *Vaccinium hirtum* Thunb. (Ericaceae). *Can. J. Bot.* 80: 82–92.
- Mandujano M.C., Montaña C. y L. E. Eguiarte. 1996. Reproductive ecology and inbreeding depression in *Opuntia rastrera* (Cactaceae) in the Chihuahuan Desert: Why are sexually derived recruitments so rare? *American Journal of Botany*. 83:63-70.
- Mandujano Sánchez, M. C. 1995. Establecimiento por semilla y propagación vegetativa de *Opuntia rastrera* en dos ambientes contrastantes en la reserva de la biósfera de Mapimí, Durango. Tesis de Doctorado, Centro de Ecología, UNAM.
- Mandujano, M. C., Carrillo-Ángeles, I. MartínezPeralta, C. y J. Golubov. 2010. Reproductive Biology of Cactaceae. En K.G. Ramawat (ed.). *Desert Plants: Biology and biotechnology*. Springer-Verlag. Berlin, Heidelberg.
- Mandujano, M. C., Flores-Martínez, A., Golubov, J y E. Ezcurra. 2002. Spatial distribution of three globose cacti in relation to different nurse-plant canopies and bare areas. *The Southwestern Naturalist*. 47(2):162-168.
- Márquez, G. J., Collazo, Martínez, O. M., Orozco, G. M., y S. S. Vázquez. 2013. Biología de las Angiospermas. Universidad Nacional Autónoma de México. 622 pp.
- Martén, S. y Quesada, M., 2001. Phenology, sexual expression, and reproductive success of the rare neotropical palm *Geonoma epetiolata*. *Biotropica*. 33(4):596-605.
- Martínez-Peralta C. y Mandujano M.C. 2011. Reproductive ecology of the endangered living rock cactus, *Ariocarpus fissuratus* (Cactaceae). *Journal of the Torrey Botanical Society*. 138:145-155.
- Martínez-Peralta, C., y Mandujano M. C. 2012. Biología de la polinización y fenología reproductiva del género *Ariocarpus Schedweiler* (Cactaceae). *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. 57(4): 114-127.

- Martínez-Ramos, M., Arroyo-Cosultchi, G., Golubov, J. y M. Mandujano. 2015. Fenología y sistema de apareamiento de *Mammillaria humboldtii*: una especie en peligro de extinción. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. 60(3): 80-90.
- Martínez-Ramos, M., Arroyo-Cosultchi, G., Mandujano, M y J. Golubov. 2016. Dinámica poblacional de *Mammillaria humboldtii* una cactácea endémica de Hidalgo, México. *Botanical Science*. 94(2):199-208.
- McAuliffe J.R. (1984b). Sahuaro-nurse tree associations in the Sonoran Desert: Competitive effects of sahuaros. *Oecologia*. 64:319-321.
- McAuliffe, J. R. (1984a). Prey refugia and the distributions of two Sonoran Desert cacti. *Oecologia* 65, pp. 82–85.
- McCall, C. A. y R.E. Irwin. 2006. Florivory: the intersection of polinitation and herbivory. *Ecology letters*. 9:1351-1365.
- McDonald, J.H. 2014. Handbook of Biological Statistics, 3rd ed. Sparky House Publishing, Baltimore, Maryland.
- Michener. C. D. 1941. A Generic Revision of the American Osmiinae with Descriptive Notes on Old World Genera (Hymenoptera, Megachilidae). *The American Midland Naturalist*. 26(1): 147-167.
- Molau, U., Eriksen, B., y J.T. Knudsen.1989) Predispersal seed predation in *Bartsia alpina*. *Oecologia*. 81:181–185.
- Nobel, P. S. 1988. Environmental Biology of Agaves and Cacti. Cambridge University Press, New York.
- Nobel, P.S. 1980. Morphology, nurse plants, and minimum apical temperatures for young *Carnegiea gigantea*. *Botanical Gazette*. 141: 188-191.
- Ogren, W. L. 1984. Photorespiration: pathways, regulation and modification. *Annual Review of Plant Physiology*. 35: 415-442.
- Orians G.H. 1997. Evolved consequences of rarity. En: Kunin W.E. y Gaston K.J.
- Otero-Arnaiz, A., Casas, A., y J.L. Hamrick. 2005. Direct and indirect estimates of gene flow among wild and managed populations of *Polaskia chichipe*, an endemic columnar cactus in Central Mexico. *Molecular Ecology*. 14(14): 4313-4322.
- Otto, J.C. y R. B. Halliday. 1991. Systematic and biology of a predatory mite (*Anystis* sp.) introduced into Australia for biological control of redlegged mite. *P. Protect. Q.* 6:181–5.
- Pacini, E., L. Viegi y G. Franchi. 2008. Types, evolution and significance of plant-animal interactions. *Rendiconti Lincei*.19:75-101.
- Palacios, A. R. 2006. Los Mezquites Mexicanos: Biodiversidad y Distribución Geográfica. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*. 41(1-2): 99-121.
- Pellmyr, O. 1997. Pollinating seed eaters: why is active pollination so rare? *Ecology*. 78:1655-1660.
- Pemberton, R.W. 1993. Observations on extrafloral nectar feeding by predaceous and fungivorous mites. *Proc. Entomol. Soc. Wash.* 95:642–3.
- Peters, E.M., Martorell, C. y E. Ezcurra. 2011. The effects of serotiny and rainfall-cued dispersal on fitness: bet-hedging in the threatened cactus *Mammillaria pectinifera*. *Population Ecology*. 53: 383-392.

- Pettersson M. W. 1991. Pollination by a Guild of Fluctuating Moth Populations: Option for Unspecialization in *Silene Vulgaris*. *Journal of Ecology*. 79(3):591-604.
- Pettersson, M.W. 1994. Large plant size counteracts early seedpredation during the extended flowering season of a *Silene uniflora* (Caryophyllaceae) population. *Ecography*. 17, 264–27.
- Pierson, E. A., y R. M. Turner. 1998. An 85-yr study of saguaro (*Carnegiea gigantea*) demography at the Desert Laboratory, Tumamoc Hill. *Ecology*. 79: 2676-2693.
- Pilson, D. 2000. Herbivory and natural selection on flowering phenology in wild sunflower, *Helianthus annuus*. *Oecologia* 1. 22: 72–82.
- Pimienta-Barrios, E. y R. F. Del Castillo. 2002. “Reproductive biology”. In: Nobel, P.S. (Ed.). *Cacti: Biology and Uses*. University of California Press. Berkeley. pp. 75-90.
- Purcell, E. J., Varberg, D., y S. T. Rigdon. 2007. *Cálculo diferencial e integral*. Pearson Educación.
- R Development Core Team. 2015. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Website <http://www.R-project.org>.
- Ramírez-Freire, L. Alanís-Flores, G. J., Ayala-Barajas, R., Quiroz –Martínez, H., C. G. Velazco-Macías. 2012. Las abejas del género *Agapostemon* (Hymenoptera: Halictidae) del estado de Nuevo León, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 83: 63-72.
- Ramos López A, L. 2007. Estudio poblacional de *Mamillaria dixanthocentron* Backeb. Ex Mottram en el valle de Cuicatlán, Oaxaca. Tesis de Maestría en Ciencias. CIDIR, IPN, México.
- Rathcke, B. y E. P. Lacey. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. 16: 179-214.
- Rebman J.P. Oberbauer T. A. y J. L. León de la Luz. 2005. La flora de Isla Guadalupe y sus islotes adyacentes. En Santos del Prado K y Peters E (Comps), *Isla Guadalupe Restauración y Conservación*. (pp. 67-83). Instituto Nacional de Ecología (INE-SEMARNAT) Periférico sur 5000, colonia Insurgentes Cuicuilco, C.P. 04530. México, D.F.
- Richards, A. J. 1986. *Plant breeding systems*. George Allen y Unwin (ed.), London.
- Rodríguez, O. C. E y E. Ezcurra. 2000. Distribución espacial en el hábitat de *Mammillaria pectinifera* y *M. carnea* en el valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. 45(1):4-14.
- Saboori, A. y S. Cobanoglu. 2010. A new species of larval *Erythraeus* and a new record of larval *Grandjeanella* (Acari: Erythraeidae) from Turkey. *International Journal of Acarology*. 36(3): 249–253.
- Saldívar, S. y M. C. Navarro. 2012. Estudio demográfico de *Mammillaria mystax* en Cañada Morelos, Puebla, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. 57(2):47-63.
- 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):355-64.
- Schöb, C., Butterfield, B.J., y F.I. Pugnaire. 2012. Foundation species influence trait based community assembly. *New Phytology*. 196:824–834.
- SEMARNAT. 2010. Norma Oficial Mexicana. Nom-059-Ecol-2010. Diario Oficial de la Federación 30 de diciembre del 2010. México, D.F.

- Sokal R R & Rohlf F.J. 2012. Biomeiry: the principles and practice of statistics in biological research. San Francisco: W.H. Freeman. 859 p.
- Soliveres S., Maestre F.T., Bowker M.A., Torices R., Quero J.L., García-Gomez M., Cabrera O., Cea A.P., Coaguila D., David E.J., Espinosa C.I., Hemmings F., Monerris J.J., Tighe M., Delgado-Baquerizo M., Escolar C., García-Palacios P., Gozalo B., Ochoa V., Blones J., Derak M., Ghiloufi W., Gutiérrez J.R., Hernández R.M. y Z. Noumi. 2014. Functional traits determine plant co-occurrence more than environment or evolutionary relatedness in global drylands. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 16:164–173.
- Soliveres, S., Torices, R., y F.T. Maestre. 2012. Evolutionary relatedness can be more important than abiotic conditions in predicting the outcome of plant–plant interactions. *Oikos*. 121:1638–1648.
- Southcott R.V. 1961. Studies on systematics and biology of Erythraeoidea (Acarina), with critical revision of genera and subfamilies. *Australian Journal of Zoology*. 9(3): 367–610.
- Southcott R.V. 1991. A further revision of *Charletonia* (Acarina: Erythraeidae) based on larvae, protonymphs and deutonymphs. *Invertebrate Taxonomy* 5: 61–131.
- Steenbergh, H., y H. Lowe. 1969. Critical factors during the first years of life of saguaro (*Cereus giganteus*) at Saguaro National Monument, Arizona. *Ecology*. 50: 825–834.
- Steenbergh, H., y H. Lowe. 1983. Ecology of the Saguaro: III, Growth and demography. National Park Service scientific monograph N° 17. Government Printing Office, Washington D.C.
- Steenbergh, W.F. y C.H. Lowe. 1977. Ecology of the Saguaro: II, Reproduction, Germination, Establishment, Growth, and Survival of the young plant. National Park Service scientific monograph N° 8. Government Printing Office, Washington D.C.
- Stephenson A. G. 1981. Flower and Fruit Abortion: Proximate Causes and Ultimate Functions. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 12:253-279.
- Strauss, S. Y. y J. B. Whittall. 2006. Non-pollinator agents of selection on floral traits. En: L. D. Harder and S. C. H. Barrett [eds.], *Ecology and evolution of flowers* 120–138. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Suzán, H., Nabhan, G., y P. Duncan. 1996. The importance of *Olneya tesota* as nurse plant in the Sonoran Desert. *Journal of Vegetation Science*. 7:635– 644.
- Taiz, L., y E. Zeiger. 1998. *Plant Physiology*, 2nd ed. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Tarayre, M., Bowman, G., Schermann-Legionnet, A., Barat, M., y A. Atlan. 2007. Flowering phenology of *Ulex europaeus*: ecological consequences of variation within and among populations. *Evol. Ecol.* 21, 395–409.
- Theis, N., y L. S. Adler. 2012. Advertising to the enemy: Enhanced floral fragrance increases beetle attraction and reduces plant reproduction. *Ecology*. 93: 430-435.
- Theis, N., Barber, N., Gillespie, S. D., Hazzard R. H. y L. Adler. 2014. Attracting mutualists and antagonists: plant trait variation explains the distribution of specialist floral herbivores and pollinators on crops and wild gourds. *American Journal of Botany*. 101 (8): 1314-1322.
- Tolbert, N. E., 1997. The C2 oxidative photosynthetic carbon cycle. *Annual Review of Plant Physiolog and Plant Molecular Biology*. 48, 1-25.

- UICN. 2001. Categorías y Criterios de la Lista Roja de la UICN: Versión 3.1. Comisión de Supervivencia de Especies de la UICN. UICN, Gland, Suiza y Cambridge, Reino Unido. II 33p
- Valencia, M. C. Efecto de la orientación de las flores en el éxito de la polinización en *Myrtillocactus geometrizans* (Cactaceae) Tesis de Maestría, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, México, D.F., México, 53pp.
- Valiente-Banuet A, y E. Ezcurra. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacan Valley, Mexico. *Journal of Ecology*. 79:961-971.
- Valiente-Banuet, A. 1991. Dinámica del establecimiento de cactáceas. Patrones generales y consecuencias de los procesos de facilitación por plantas nodrizas en los desiertos. Tesis Doctoral. México. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Valiente-Banuet, A., Arizmendi, Ma. del C., Rojas-Martínez, A., Casas, A.; Godínez Alvarez, H.; Silva, C. y P. Dávila-Vindiola. 2002. Biotic interactions and population dynamics of columnar cacti. p. 225-240 en Fleming, T. H. y A. Valiente-Banuet (eds.) Columnar cacti and their mutualistic: evolution, ecology and conservation. University of Arizona Press. Tucson, Arizona.
- Valiente-Banuet, A., y M. Verdú. 2008. Temporal shifts from facilitation to competition occur between closely related taxa. *Journal of Ecology*. 96: 489-494.
- Valverde, P. L., Zavala-Hurtado, J. A., Jiménez-Sierra, C., Rendón-Aguilar, B., Cornejo-Romero, A., Rivas-Arancibia, S., López-Ortega, G., y M. A. Pérez-Hernández. 2009. Evaluación del riesgo de extinción de *Mammillaria pectinifera*, cactácea endémica de la región de Tehuacán-Cuicatlán. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 80: 219- 230.
- Valverde, P.L., Jiménez-Sierra, C., Lopez-Ortega, G., Zavala-Hurtado, J.A., Rivas-Arancibia, S., Rendón-Aguilar, B., Pérez-Hernández, M., Cornejo-Romero, A. y H. Carrillo-Ruiz. 2015. Floral morphometry, anthesis, and pollination success of *Mammillaria pectinifera* (Cactaceae), a rare and threatened endemic species of Central Mexico. *Journal of Arid Environments*. 116:29-32.
- Valverde, T., Quijas, S., López-Villavicencio, M. y S. Castillo. 2004. Population dynamics of *Mammillaria magnimamma* Haworth. (Cactaceae) in a lava-field in central Mexico. *Plant Ecology* 170:167-184.
- Valverde, T., Quijas, S., López-Villavicencio, M., y S. Castillo. 2004. Population Dynamics of *Mammillaria magnimamma* Haworth. (Cactaceae) in a Lava-Field in Central México. *Plant Ecology* 2:167-184.
- Van Schaik, C.P., Terborgh, J.W. and Wright, S.J., 1993. The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 24(1). 353-377.
- Vandermeer, J. 1980. Saguars and nurse trees: a new hypothesis to account for population fluctuations. *The Southwestern Naturalist*. 25: 357-360.
- Verdú, M., Gómez-Aparicio, L., y A. Valiente-Banuet. 2012. Phylogenetic relatedness as a tool in restoration ecology: a meta-analysis. *Proc. R. Soc. London B*. 279:1761–1767.
- Waser, N.M.1993. Sex, mating systems, inbreeding and outbreeding, páginas 1-13. En N. W. Thornhill (ed.).The natural history of inbreeding and outbreeding. The University of Chicago Press, Chicago,USA.
- Whitford, E.G. 1978. Foraging in seed harvester-ants *Pogonomyrmex* spp. *Ecology* 59(1):185-189.

- Wilby, A. y M. Shachak. 2000. Harvester ant response to spatial and temporal heterogeneity in seed availability: pattern in the process of granivory. *Oecologia* 125(4):495-503.
- Wyatt, R. 1983. Pollinator-plant interactions and the evolution of breeding systems. En L. Real (ed.). *Pollination biology*. Academic Press. Orlando, USA.
- Yeaton, L.R. 1978. A cyclical relationship between *Larrea tridentata* and *Opuntia leptocaulis* in the northern Chihuahuan desert. *Journal of Ecology*. 74: 587-595.
- Zavala Hurtado, J.A. 1982. Estudios ecológicos en el valle semiárido de Zapotitlán, Puebla I. Clasificación numérica de la vegetación basada en atributos binarios de presencia o ausencia de las especies. *Biotica*. 7: 99-120.
- Zavala-Hurtado, J.A., P.L. Valverde, M.C. Herrera-Fuentes y A. Díaz-Solís. 2000. Influence of leaf-cutting ants (*Atta mexicana*) on performance and dispersion patterns of perennial desert shrubs in an Inter-tropical region of Central Mexico. *Journal of Arid Environments*. 46(1):93-102.